Gayana, Bot. 43 (1-4):19-46, 1986 ISSN 0016-5301

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LAS ALGAS CORALINACEAS CRUSTOSAS

STATE OF THE ART IN THE STUDY OF CRUSTOSE CORALLINE ALGAE

Isabel Meneses C.*

RESUMEN

El grupo de especies crustosas pertenecientes a la familia Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales) ha sido escasamente estudiado en Chile. Cualquier intento de esclarecer la taxonomía de estas especies, comunes en las costas rocosas de Chile Central, requiere de una revisión de la literatura pertinente al grupo.

La familia Corallinaceae fue dividida temprano en dos categorías, las cuales carecen de valor taxonómico bajo los recientes esquemas de clasificación. Estas dos categorías son fácilmente distinguibles, sobre bases morfológicas, en coralinas articuladas y coralinas no articuladas o crustosas. Ambos grupos muestran una estructura calcificada característica debido a los depósitos de carbonato de calcio, en forma de calcita, presentes en sus paredes celulares. Además, sus estructuras reproductivas se encuentran localizadas en el interior de cavidades o conceptáculos inmersos en el talo de la planta. Por otra parte, las coralinas no articuladas o crustosas poseen una disposición específica de las capas celulares (epitalo, peritalo e hipotalo) que conforman su estructura vegetativa.

Históricamente, las algas coralinas crustosas han sido clasificadas desde material no viviente hasta organismos animales. Sólo durante los últimos 20 años la taxonomía del grupo ha sido establecida sobre bases genéricas y específicas, y durante el curso de estos estudios, numerosos cambios han surgido en el énfasis de los caracteres diagnóstico utilizados.

Por otra parte, mientras la morfología del grupo dificulta su distribución entre taxa, facilita la utilización de estas algas en estudios ecológicos. Relativamente fáciles de cultivar y simples de medir en términos de cobertura, las algas coralinas crustosas son material útil para evaluar el efecto de factores bióticos y abióticos sobre su crecimiento, morfología y reproducción. Varios trabajos de crecimiento y distribución demuestran, a pesar de su estructura aparentemente similar, que estas algas son capaces de reaccionar de manera especie-específica bajo los efectos de intensidad luminosa, temperatura y herbivoría.

Su presencia en todas las costas del mundo las señala como un grupo cosmopolita, sin embargo, ciertas especies parecen estar restringidas a áreas específicas permitiendo el catalogarlas como especies tropicales, subárticas, etc. Por su parte, los intentos de encontrar patrones biogeográficos genéricos parecen dar resultado en algunas áreas del mundo. En Chile, las algas coralinas crustosas han sido principalmente estudiadas en la zona austral por expediciones realizadas a principios de este siglo, sin embargo, la información disponible consiste solamente en descripciones en su mayoría incompletas de las especies registradas para esas regiones. La posterior mención de este grupo en nuestras costas se limita a su aparición en estudios descriptivos como componente de una conspicua franja en el límite intermareal-submareal en distintas regiones del país.

Con estos antecedentes el propósito de esta revisión es el de aclarar el conocimiento actual de las algas calcáreas crustosas y el del estudio de este grupo prácticamente intocado en Chile y que constituye un componente importante dentro de la comunidad tanto intermareal como submareal en nuestras costas.

ABSTRACT

The group of crustose species belonging to the family Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales) has been scarcely studied in Chile. Any attempt of clarifying the taxonomy of these species common on the rocky shores of Central Chile, requires a revision of the pertinent literature of the group.

The family Corallinaceae has been early divided in two different categories which do not have taxonomic value under the present classification schemes. These two categories are easily distinguishable on morphological grounds, in articulated corallines and non-articulated or crustose corallines. Both groups show a characteristic calcified structure due to the depositions of calcium carbonate, in calcite form, in their cell walls. Furthermore, their reproductive structures are placed inside cavities or conceptacles immersed in the thallus of the plant. In addition, the non-articulated or crustose corallines have, a specific disposition of the cellular layers; (epithallus, perithallus and hypothallus) which conform their vegetative structure.

*3190 Mailey Way, Department of Botany, University of Hawaii, Honolulu, HI 96822, USA.

Historically, crustose corallines have been classified from non-living material up to animals. Only during the last 20 years the taxonomy of the group has settled on generic and specific basis and, during the course of these studies, numerous changes have arised in the emphasis of the used diagnostic characters.

On the other hand, while the morphology of the group raise difficulties in their distinction among taxa, it makes easier the use of these algae in ecological studies. Relatively easy to culture and simple to evaluate its abundance in cover terms, the crustose corallines on useful material to test the effects of biotic and abiotic factors upon their groth, morphology and reproduction. Several studies of growth and distribution demonstrate, in spite of their apparently similar structure, that these algae are able to react in species-specific way under the effects of light intensity temperature and herbivory.

The worldwide presence of these algae point them out as a cosmopolitan group, nevertheless, certain species are restricted to specific regions allowing to classify them as tropical species, subartic species, etc. Furthermore, attempts of finding generic biogeographic patterns seem to work out in some areas of the world. In Chile, crustose corallines have been mainly studied in southern regions due to the expeditions done at the beginning of this century, however, the information available consists only in mostly incomplete descriptions of the species reported from those regions. Later, the only mention of the group appears in descriptive studies, of the intertidal in different regions of the country, as a conspicuous belt in the limit between the intertidal and the subtidal.

With these antecedents, the purpose of these literature review is to clarify the present knowledge of the calcareous crustose algae and to encourage the study of this groups which constitutes an important component within the intertidal and subtidal communities of our coasts.

KEYWORDS: Corallinaceae, melobesioides, clasificación, algas calcáreas crustosas.

INTRODUCCION

La familia Corallinaceae fue legítimamente establecida como tal por Lamouroux (1812; Littler, 1972; Lebednik, 1977). Las algas pertenecientes a esta familia se caracterizan por poseer (a excepción del género endofítico *Schmitziella*) incrustaciones de carbonato de calcio en sus paredes celulares, estructuras reproductivas circunscritas a cavidades denominadas conceptáculos y dos tipos de crecimiento combinados, intercalar y apical. Habitan tanto ambientes intermareales como submareales y su distribución geográfica se extiende desde las latitudes más altas en ambos hemisferios hasta el trópico, donde parecen ser más conspicuas. Allí ellas contribuyen en forma significativa a la biomasa de los arrecifes calcáreos.

La familia pertenece al orden Cryptonemiales (Kylin, 1956) de la división Rhodophyta en base al carácter accesorio del filamento en que se encuentra la célula auxiliar. Originalmente se consideró que la célula auxiliar de este grupo era la célula de soporte de la rama carpogonial (Suneson, 1943). Posteriormente han surgido nuevas interpretaciones (Lebednik, 1977) que, aun cuando sitúan a la célula auxiliar como parte de un complejo de filamentos periféricos a los filamentos carpogoniales, mantienen a la familia Corallinaceae dentro del orden Cryptonemiales.

De acuerdo a sus características estructurales es posible distinguir dos grupos en esta familia: las coralináceas articuladas y las coralináceas no articuladas o crustosas. Las primeras están formadas por una base crustosa de la cual se elevan ramificaciones compuestas por porciones calcificadas llamadas intergenículas y porciones no calcificadas o genículas (Fig. 1a). Las coralináceas no articuladas se caracterizan por ser formas incrustantes de diverso grosor que a veces presentan protuberancias o ramificaciones erectas no geniculadas (Fig. 1b).

Las algas crustosas pertenecientes a la familia Corallinaceae denominadas comúnmente "melobesioides" poseen una serie de rasgos morfológicos comunes. Sus células se organizan en filamentos verticales al sustrato, que conforman una construcción pseudoparenquimatosa.

Cualquiera sea el tejido vegetativo que se observe, las células se encuentran unidas por conexiones intercelulares del tipo "pit-connections" primarias.

Al observar el tejido de una alga crustosa en un corte perpendicular al sustrato (Fig. 1c), se encuentra una o varias filas celulares dispuestas en forma horizontal recostadas sobre el sustrato y que forman el hipotalo. Estos filamentos se elevan verticalmente formando el peritalo cuyas células adyacentes pueden estar unidas por fusiones celulares o conexiones intercelulares secundarias (pit-connections). Los filamentos peritálicos terminan en células

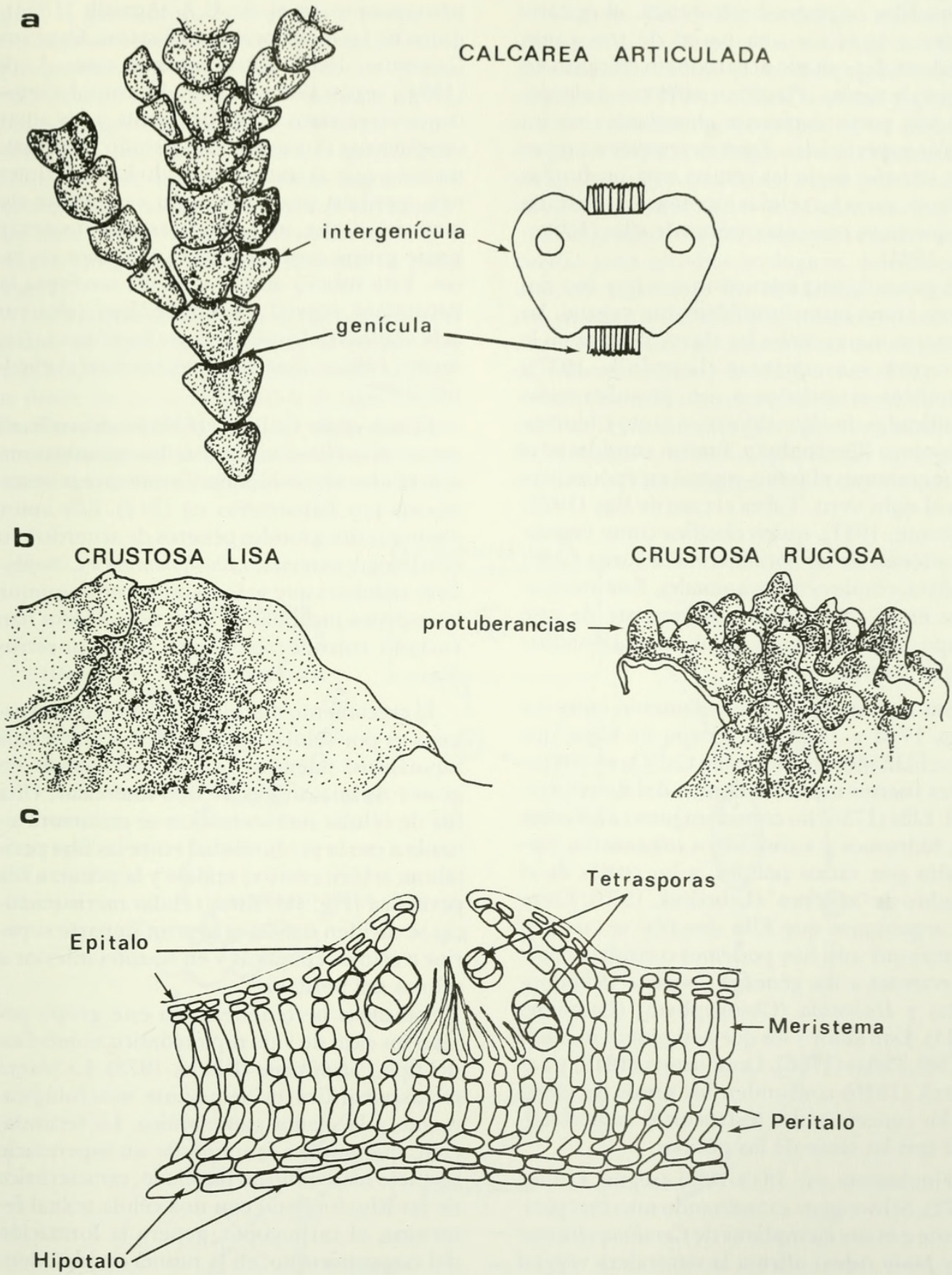


FIG. 1. a) Esquema de una alga calcárea articulada mostrando los segmentos calcificados (intergenículas) y no-calcificados (genículas).
b) Esquemas de algas calcáreas de hábito crustoso mostrando morfología lisa y rugosa.
c) Esquema de un corte transversal a través de un alga calcárea crustosa mostrando la posición de sus tejidos y de un conceptáculo esporangial.

más pequeñas y aplanadas que forman una o varias filas celulares horizontales, el epitalo. Rodea a la célula una pared de tres capas donde es depositado el carbonato de calcio en forma de calcita. Plastidios esféricos y alargados son particularmente abundantes en las células superficiales. Estos decrecen en número y tamaño hacia las células más profundas hasta alcanzar las células hipotálicas o medulares que en su mayoría carecen de ellos (Johansen, 1981).

A pesar de esta estructura que hoy reconocemos como inconfundiblemente vegetal, las primeras menciones a las algas calcáreas en la literatura son confusas (Lebednik, 1977). Miembros articulados o con protuberancias ramificadas de algas calcáreas, tanto Chlorophyta como Rhodophyta, fueron consideradas pertenecientes al reino vegetal en épocas previas al siglo XVIII. Tal es el caso de Ray (1924; Lemoine, 1911), quien clasifica como vegetales, además de las coralináceas, a varias Chlorophyta, corales y otros animales. Este autor se basa en la morfología arborescente de este grupo de organismos y en su sistema de adhesión al sustrato.

Sin embargo, aproximadamente entre los años 1740 y 1820 este grupo de algas que presentan incrustaciones de $CaCO_3$ en sus paredes fueron incluidas dentro del Reino Animal. Ellis (1756) las considera junto a los corales, hidrozoos y varios otros organismos formados por varios pólipos, a los cuales da el nombre de "zoofitos" (Lebednik, 1977). Entre los organismos que Ellis describe se cuentan formas que aún hoy podemos considerar pertenecientes a los géneros *Corallina* (Rhodophyta) y *Halimeda* (Chlorophyta) (Lemoine, 1911). Este autor y los que le siguen; Linnaeus (1758), Pallas (1766), Lamouroux (1812) y Lamarck (1816) confunden los poros de salida de los conceptáculos (estructuras reproductivas) con las tecas de los pólipos.

Finalmente en 1818-1826 (según Littler, 1972), Schweigger examinando microscópicamente e *in situ* ejemplares de *Corallina officinalis* y *Jania rubens* afirma la naturaleza vegetal de estas algas. Gray (1821; Lebednik, 1977) retorna ambos géneros al Reino Vegetal. Sin embargo, a pesar del trabajo de Schweigger, durante los años siguientes varios autores no reconocen la calidad de plantas en este grupo de algas. El ejemplo más conspicuo de este pensamiento es el de C.A. Agardh (1824), quien no las menciona en su Sistema Algarum (Lemoine, 1911). Otros autores como Link (1834), según Littler (1972), no consideraron como seres vivos específicamente a las algas coralináceas crustosas. Esto debido principalmente a que al tratar con ácido los especímenes, quedaba poco o ningún remanente de material celular, induciendo esto a considerar a este grupo como depósitos calcáreos no vivos. Este mismo autor, a su vez confirma la naturaleza vegetal de varias algas calcáreas articuladas confundidas entre los pólipos (*Halimeda*, *Udotea*, *Acetabularia*, *Corallina*) (Lebednik, 1977).

El trabajo de Philippi (1837) establece finalmente el carácter vegetal de los miembros no articulados de la familia Corallinaceae (establecida por Lamouroux en 1812). Este autor distingue dos grandes géneros de acuerdo a su morfología externa: *Lithothamnium* y *Lithophyllum*; nombres que se han conservado, aunque las especies incluidas en estos dos géneros han variado considerablemente hasta nuestros días.

El crecimiento marginal de las formas crustosas es por células apicales de los filamentos hipotálicos, mientras que el crecimiento en grosor de la costra es de tipo intercalar. Una fila de células meristemáticas se encuentra situada a cierta profundidad entre las filas peritálicas, o bien entre el epitalo y la primera fila peritálica (Fig. 1c). Estas células meristemáticas se dividen dando origen en su parte superior a células epitálicas y en su zona inferior a células del peritalo.

Las algas pertenecientes a este grupo poseen un ciclo de vida diplobióntico isomórfico del tipo *Polysiphonia* (Dixon, 1973). La planta tetrasporofítica es semejante morfológicamente a la planta gametofítica. La fecundación, que implica la unión de un espermacio (gameto masculino no flagelado, característico de las Rhodophyta) con una célula sexual femenina, el carpogonio, genera la formación del carposporofito, en la misma cavidad donde se encuentran las estructuras femeninas (Bold & Wynne, 1978). Producto de estos eventos son la carposporas con dotación cromosómica diploide que al ser liberadas se pueden asentar y dar origen a la fase esporofítica.

El esporofito diploide, morfológicamente igual al gametofito, es crustoso y posee sus estructuras reproductivas en conceptáculos que pueden ser uni o multiporados. Existe evidencia de la formación de bisporas diploides que regeneran la fase esporofítica (Suneson, 1943), pero lo más común es que a través del proceso de meiosis se formen paquetes de tetrasporas zonadas. Estas tetrasporas haploides dan origen a gametofitos femeninos y masculinos que pueden repetir el ciclo (Fig. 2).

Los rangos de distribución geográfica del grupo de algas coralináceas crustosas son muy amplios. Su distribución latitudinal abarca desde los polos al Ecuador (Littler, 1972). En términos batimétricos las algas calcáreas son capaces de alcanzar profundidades mayores que otras algas bentónicas, a veces hasta el límite inferior de la zona fótica (Adey & MacIntyre, 1973). Sin embargo, en hábitat intermareales este grupo se restringe normalmente a lugares bajo el dosel de algas frondosas (Littler, 1973c), o bien a pozas y grietas donde la desecación es mínima. Se les encuentra generalmente en lugares muy expuestos al oleaje, lo cual no quiere decir que estén limitadas a estas zonas (Adey & MacIntyre, 1973).

Este grupo de algas crustosas resultan adecuadas para estudios ecológicos, puesto que, una vez superados los obstáculos taxonómicos, pueden utilizarse fácilmente en estos estudios expresando su abundancia en términos de cobertura (Adey & MacIntyre, 1973).

Su presencia o ausencia tanto como su crecimiento está influido por factores ambientales (Johansen, 1981). Los estudios de reproducción y tasas de crecimiento demuestran

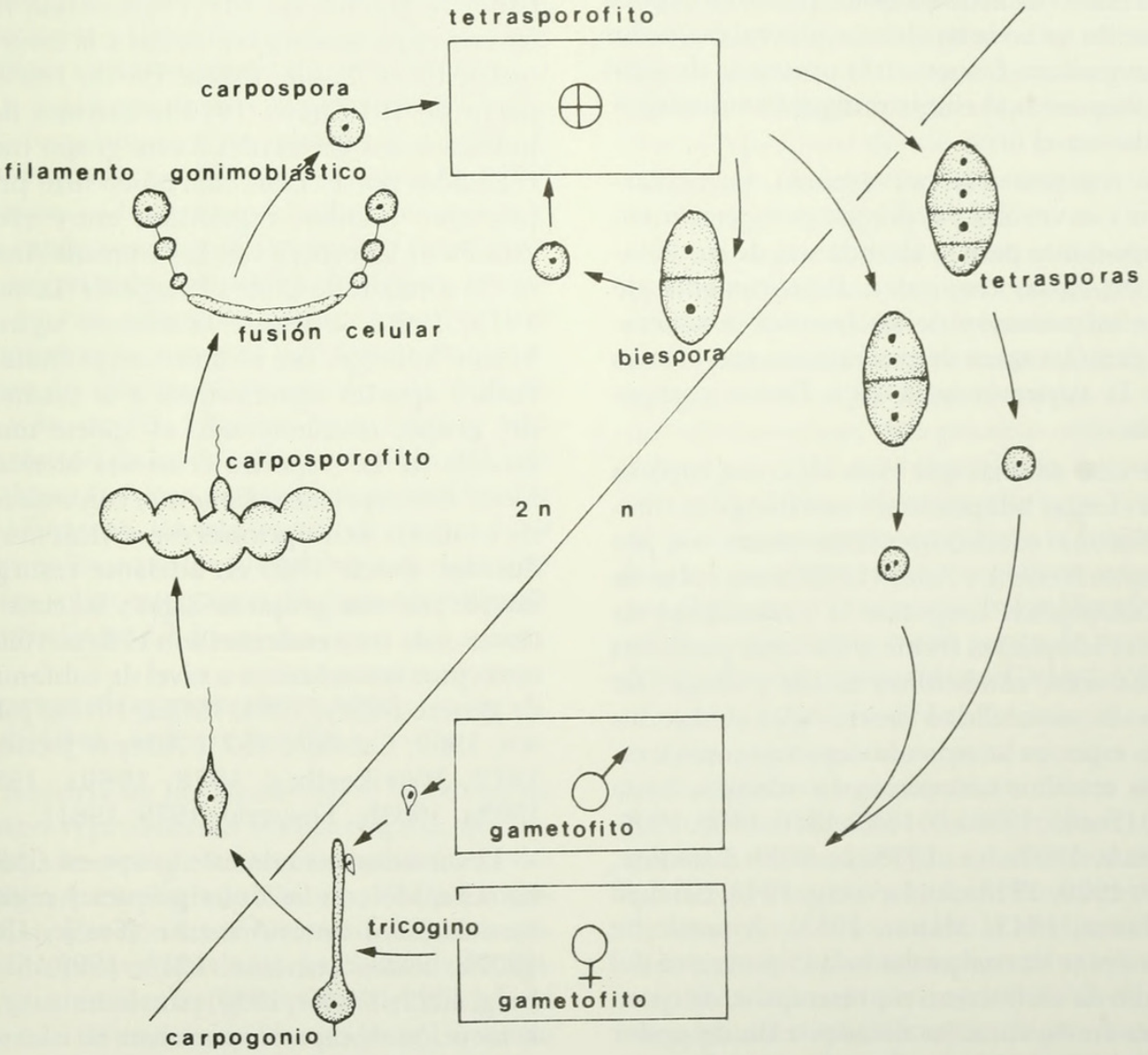


FIG. 2. Esquema del ciclo reproductivo de algas coralináceas crustosas (modificado de Johansen, 1981).

que los factores primarios en controlar su distribución son temperatura, por su efecto en reproducción y crecimiento y luz, por su efecto en fotosíntesis y crecimiento. La intensidad luminosa se ve reflejada como factor preponderantemente responsable de la distribución en profundidad de las coralináceas crustosas. La temperatura se manifiesta como factor controlador en la existencia de ciertos géneros restringidos a áreas tropicales o subtropicales y en la reproducción de especies características de aguas frías. Existen evidencias que indican que el sustrato controla la distribución de ciertas especies (Adey, 1970d) y se sugiere que la acción del oleaje sería responsable de la presencia conspicua de "melobesioides" en lugares expuestos a movimiento de agua, sin embargo, no hay estudios que permitan explicar una relación clara con el movimiento del agua o si esta relación es de tipo indirecto.

El efecto de actividades de pastoreo es poco conocido, pero la tendencia general es que los pastoreadores favorecen la presencia de algas melobesioides al eliminar algas frondosas instaladas en el área.

La competencia por espacio, particularmente con corales y esponjas, es especialmente importante para la abundancia de coralináceas en aguas tropicales. Prácticamente no existe información de los factores involucrados, pero las tasas de crecimiento son críticas para la supervivencia bajo fuerte competencia.

Se sabe además que estas algas son capaces de presentar adaptaciones morfológicas frente a distintas condiciones ambientales. Así, por ejemplo, Steneck y Adey (1976) comprobaron en *Lithophyllum congestum* la variabilidad de formas adoptadas frente a distintas presiones de pastoreo, condiciones de luz y oleaje. De hecho la variabilidad morfológica de las distintas especies ha sido escasamente considerada en estudios taxonómicos realizados hasta 1960 (Foslie, 1898a,b, 1899, 1900, 1902, 1905, 1906a,b, 1907a,b,c, 1908a,b, 1909; Lemoine, 1913, 1920, 1928a,b.; Levring, 1943; Setchell & Mason, 1943; Mason, 1953). A partir de entonces se ha comprobado la importancia del estudio de un número representativo de ejemplares en distintas localidades a fin de poder entender límites específicos dentro del grupo.

En el intermareal rocoso de Chile central, las coralináceas crustosas constituyen un cinturón ubicado en el límite con el submareal.

Se describen como presentes especialmente en lugares no expuestos a desecación tales como grietas y pozas intermareales. Observaciones personales indican que estas algas pueden encontrarse a alturas mayores, expuestas a desecación durante las horas de marea baja. No obstante, la abundancia de este grupo de algas tanto en hábitat submareales como intermareales no han sido objeto de estudios sistemáticos específicos en nuestras costas y los trabajos taxonómicos realizados en otras regiones del mundo no son especialmente numerosos, pudiendo resumirse la literatura publicada con relativa facilidad.

Entre los años 1890 y 1910 el 75% de los trabajos referentes a coralináceas no articuladas fue publicado por M. Foslie a base de colecciones de las costas de casi todo el mundo (Adey & MacIntyre, 1973) incluyendo registros de expediciones realizadas a la zona austral de Chile (Foslie, 1898b; 1907b; 1908b). A partir de 1910 hasta 1940 la mayoría de las publicaciones referentes a este grupo fueron realizadas por P. Lemoine, quien hizo principalmente estudios regionales, entre ellos el estudio de las especies de la Península Antártica y la zona sur de Chile y Patagonia (Lemoine, 1913, 1920). Durante la década siguiente Svante Suneson fue el único especialista que realizó aportes significativos a la taxonomía del grupo, disminuyendo el aporte total al estudio de las especies crustosas al mínimo hasta 1965 aproximadamente, con excepción de contadas descripciones específicas muy reducidas. Desde 1965 en adelante resurge el interés por este grupo de algas y las contribuciones más trascendentes son el desarrollo de conceptos taxonómicos a nivel de subfamilia y de género (Adey, 1964, 1966a, 1970a; Johansen, 1969; Cabioch, 1971; Adey & Johansen, 1972; Woelkerling, 1978, 1980a, 1980b, 1983a, 1983b; Towsend, 1979, 1981).

El conocimiento de este grupo en Chile se ha detenido con las descripciones y registros mencionados anteriormente (Foslie, 1898b, 1907b, 1908; Lemoine, 1913, 1920; Skottsberg, 1922; Taylor, 1938) para la zona sur y en la mención de especies presentes en islas oceánicas (Levring, 1943) y zonas del norte de Chile (Howe, 1914). La mención de este grupo

de algas es habitual en publicaciones cuyo objetivo central no es el estudio de estas especies, como *Lithothamnion*, "algas Lithothamnioides" o "algas melobesioides", debido a las limitaciones morfológico-taxonómicas del reconocimiento en terreno de estas algas, lo que contribuye a que sean tratadas como una entidad sin diferenciación a nivel genérico o específico.

Se les menciona como habitantes de la zona intermareal baja (Alveal, 1970, 1971; Alveal & Romo, 1977a; Guiler, 1959a, 1959b) en estudios descriptivos del intermareal de algunas localidades. A pesar de este tratamiento no diferenciado de las algas coralináceas crustosas denominadas como "Lithothamnia" (Stephenson & Stephenson, 1972), algunas evidencias (Guiler, 1959a) sugieren que: a) se trata en realidad de entidades taxonómicamente distintas y b) la distribución vertical no es equivalente para todo el grupo, sino que existen variaciones (Alveal & Romo, 1977b) interespecíficas en el intermareal rocoso de Chile.

La siguiente es una revisión bibliográfica cuyo propósito es el de entregar una visión lo más acabada posible de los aspectos tanto taxonómico-históricos del grupo de especies que conforman las algas coralináceas crustosas, así como de los estudios ecológicos realizados en este grupo de algas. Se pretende al mismo tiempo entregar una reseña de los patrones de distribución geográfica de estas algas y su posible filogenia para finalizar con una síntesis de los estudios realizados en Chile en algas crustosas pertenecientes a la familia Corallinaceae. De esta manera se intenta dar a conocer los aspectos probablemente más relevantes sobre este grupo de algas escasamente estudiadas en Chile.

Características generales o nivel de división, orden y familia

La mayoría de las algas rojas o Rhodophyta poseen reproducción sexual oogama que involucra una célula femenina especializada denominada carpogonio (Fritsch, 1965). Esta célula, de porción basal levemente dilatada posee una proyección distal denominada tricógino y se encuentra generalmente ubicada al extremo de una rama lateral de tres a cuatro células, la rama carpogonial. En la familia Corallinaceae la rama carpogonial consta de sólo dos células y se ubica en grupos en el interior de cavidades especiales denominadas conceptáculos.

Las estructuras reproductivas masculinas o espermacios de las algas Rhodophyta no poseen motilidad propia y contactan al carpogonio a través del tricógino con el cual se fusionan. Producida la fecundación se transfiere el núcleo diploide a otra célula, la célula auxiliar, de la cual se genera el carposporofito a través de sucesivas divisiones celulares y fusiones con células cercanas. La transferencia de este núcleo puede realizarse a través de una pequeña célula originada a partir del carpogonio o bien a través de un filamento conectivo.

La inclusión de la familia Corallinaceae en el Orden Cryptonemiales fue determinada por Kylin (1928; según Lebednik, 1977) basándose en sus estudios de conceptáculos femeninos y cistocárpicos en *Melobesia membranacea*. El Orden Cryptonemiales se define por poseer la célula auxiliar generativa en un filamento accesorio (no vegetativo), originada a partir de la célula de soporte (procarpial) de la rama carpogonial donde el carpogonio es fecundado, o bien de una rama carpogonial lejana (no procarpial), (Bold & Wynne, 1978).

El concepto de célula auxiliar ha sido aplicado por diferentes autores con distintos significados (Dixon, 1961), de modo que es necesario revisar el término con especial énfasis en su significado en las Cryptonemiales. El término "célula auxiliar" fue primero utilizado por Schmitz en 1883 para describir la fusión de la célula hipogina con el carpogonio en *Naccaria*. Al parecer este autor considera la función de la célula auxiliar como principalmente nutritiva. Aunque en la mayoría de las Florideae, la célula auxiliar sirve como punto de partida al desarrollo del gonimoblasto (Dixon, 1961).

Kylin (1928) redefinió el término de célula auxiliar restringiéndolo para aquellas células que originan al gonimoblasto. Estas células fueron denominadas células auxiliares típicas, mientras que las que eran solamente nutritivas quedaron con ese nombre. Posteriormente, de acuerdo a Dixon (1961), Kylin en 1937 restringió la definición indicando que la célula auxiliar no puede ser una célula de la rama carpogonial. Opinión criticada por Svedelius en 1942 y Papenfuss en 1955 (según Dixon, 1961).

En un análisis de la organización e interrelaciones de carposporofitos en Floridae, Drew (1954) entregó la siguiente definición del concepto: la célula auxiliar es una célula específica para la formación del gonimoblasto, o bien, es una célula con la que el gonimoblasto primario se fusiona. La célula auxiliar puede poseer solamente función nutricia, en caso de no haber transferencia de núcleo, o combinar las funciones nutricias y generativas en caso que el núcleo de fertilización o su derivado sea transferido a esta célula y se inicie allí el desarrollo del gonimoblasto secundario.

Se define la célula auxiliar en Corallinaceae como la célula de soporte de la rama carpogonial (Suneson, 1943). En *Lithophyllum expansum* las células basales dan origen a una célula de soporte que a su vez origina una rama, carpogonial de dos células. Grupos de ramas carpogoniales desarrolladas se ubican en el centro del conceptáculo, mientras que en el borde, los filamentos celulares sólo poseen esbozos de ramas carpogoniales. Estos haces constituyen las ramas de células auxiliares, ya que ellos están formados por células basales y células de soporte sin rama carpogonial. Después de la fecundación de un carpogonio éste se une con la célula auxiliar o de soporte. Luego las células auxiliares se funden formando una célula de fusión que abarca todo el piso del conceptáculo, de los bordes de la cual, más tarde aparecen los filamentos gonimoblásticos (Kylin, 1956). Lo mismo ocurre en *Dermatolithon coralline*, *Melobesia lichenoides* y *Epilithon membranaceum* según Suneson (1943). De acuerdo a esto, la condición será procárpica aunque no sea distinguible si la célula de soporte es una célula auxiliar típica (*sensu* Kylin) o una célula auxiliar nutritiva (Suneson, 1943).

Ha surgido una nueva interpretación, sin embargo, para los eventos postfecundación en la subfamilia Melobesioideae (Lebednik, 1977). Se ha observado que los conceptáculos de *Melobesia*, *Clathromorphum* y *Mesophyllum* presentan una disposición central de filamentos carpogoniales (complejo carpogonial) y una disposición periférica de ramas no carpogoniales (complejo auxiliar), siendo las células basales y de soporte de ambos complejos muy semejantes. Estos filamentos periféricos se habían considerado como procarpos no desarrollados (Fritsch, 1965) y no como filamentos de células auxiliares. Lebednik, sin embargo, considera a la célula de soporte del sistema de rama carpogonial fertilizado, no como célula auxiliar, ya que ésta no da origen directo a los filamentos gonimoblásticos (como célula auxiliar típica de Kylin) sino que contribuye en primera instancia a la formación de una célula de fusión.

En estos tres géneros se advierte la presencia de un filamento conectivo que se extiende desde la célula de fusión a la periferia del conceptáculo femenino. Desde el margen de la célula de fusión, que en los géneros estudiados ocupa sólo la región central del disco del conceptáculo, varios filamentos conectivos, compuestos de células separadas por "pit-plugs", crecen radialmente hacia afuera entre el sistema de ramas periféricas. El filamento conectivo establece comunicación con células del sistema periférico que se encuentran en posición comparable a la de la célula basal y de soporte de los filamentos carpogoniales. Estos sistemas de ramas periféricas consistirían en el sistema de ramas auxiliares por su fusión con los filamentos conectivos y por la formación subsecuente de los carposporangios en el ápice de estos filamentos. El autor concluye que la separación de los filamentos de células auxiliares del carpogonio conforma una condición no procárpica para las Melobesioideae (Lebednik, 1977). Una de las más recientes revisiones a nivel de órdenes dentro de las Florideophyceae (Pueschel & Cole, 1982) sugiere el elevar a la familia Corallinaceae al status de orden en base a la utilización de las características ultraestructurales de los denominados "pit-plugs" como carácter taxonómico.

Las algas rojas se distinguen por poseer las denominadas pit-connections o conexiones intercelulares primarias entre células de un mismo filamento. Estas estructuras no son un "pit" así como tampoco una conexión entre las células involucradas, pero sí un tapón lenticular (Ramus, 1969) formado como entidad estructural distintiva del citoplasma representando una discontinuidad celular. Dentro del contexto citológico sigue haciéndose referencia a estas entidades como "pit-plugs". Pueschel y Cole (1982) reconocen la existencia de membranas secundarias que bordean al tapón y cuyo número y estructura varía en cada órden de Floridophyceae.

En el caso de la familia Corallinaceae sus

componentes presentan pit-plugs en forma de disco y con dos membranas en forma de cúpula o casi globosas a diferencia de las restantes familias de Rhodophyta; de las cuales aparte de las Peyssonneliaceae e Hildenbrandtiaceae carecen de estas membranas secundarias. De éstas sólo la familia Peyssonneliaceae presenta dos capas delgadas, cuya forma no posee ninguna semejanza con las dos capas de las especies de Corallinaceae. Existen también representantes del orden Nemaliales cuyo "tapón" de forma globular las diferencia del tapón con forma de disco de las Corallinaceae. Este carácter exclusivo dentro de las Cryptonemiales, unido a otras propiedades de la familia, como son los depósitos de $CaCO_3$ en la matriz de la pared celular, las estructuras reproductivas contenidas en conceptáculos, tetrasporas zonadas y un meristema intercalar, tetrasporangios y gametangios derivados de células intercalares y finalmente las particularidades de su desarrollo postfertilización son suficientes antecedentes según estos autores para establecer el orden Corallinales.

Conceptos usados en la clasificación supragenérica

La característica morfológica más conspicua que permite subdividir a la familia Corallinaceae es la presencia o ausencia de genículas. Este es el carácter que permitió a Lamouroux, en 1812, separar la familia en las categorías de pólipos articulados y no-articulados; categorías que no poseen un rango taxónomico legítimo. Johnston (1842) colocó los genéros articulados en la familia Corallinaceae y el único género no articulado que este autor reconoció, *Nullipora* Lamarck, en la familia Nulliporaceae. No obstante, no se conoce tipo para el género *Nullipora*. Kutzing en 1834 (según Dixon, 1961) propuso otra familia, Spongitaceae, para incluir aquellos géneros no articulados: *Spongites*, *Hapalidium*, *Melobesia* y *Pneophyllum*; proposición tampoco válida puesto que *Spongites* no posee tipo alguno. Esta característica de algunos géneros de presentar ramificaciones continúa siendo válida hasta hoy para separar en primera instancia las subfamilias.

Los primeros nombres válidos a nivel de subfamilia son los de Corallinoideae y Melobesioideae, establecidos por Gray (1821) y por Yendo (1902), respectivamente, y se basan en la presencia o ausencia de porciones celulares no calcificadas (Tabla I). Este criterio fue usado por otros autores para separar la familia a nivel de tribus, Corallinae y Melobesiae (Areschoug, 1852; Johansen, 1969).

Posteriormente se reconocieron más de dos grupos dentro de la familia. Así, Foslie en 1903 reconoció siete grupos que Svedelius más tarde (de acuerdo a Johansen, 1969) estableció como tribus. Separaciones similares fueron hechas por Setchell (1943), Kylin (1956) y Hamel y Lemoine (1953), cuyas categorías taxonómicas no son siempre válidas (Lebednik, 1977)

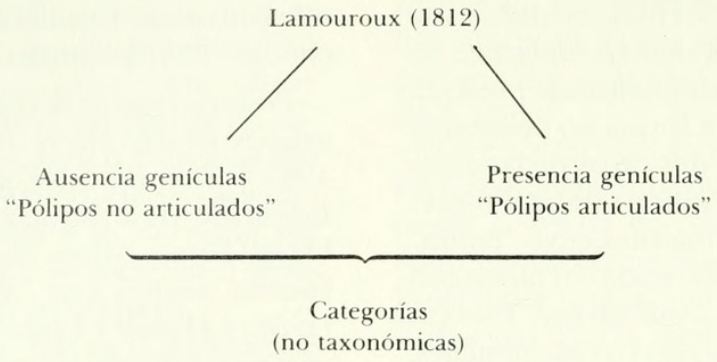
La presencia o ausencia de genículas continúa siendo un carácter de primordial importancia (Johansen, 1969; Adey y Johansen, 1972) como base para la clasificación subfamiliar por cuanto constituye un carácter de significado filogenético. Estas estructuras no calcificadas son notoriamente diferentes al tejido calcificado incluso de las especies articuladas. Las formas de *Yamadea* y *Chiharaea* a pesar de presentar un talo articulado probablemente reducido, continúan presentando la estructura genicular típica. En formas articuladas estas porciones no calcificadas pueden ser unizonales o multizonales, es decir, estar formadas por una sola fila de células alargadas que cubren todo el largo de la genícula como en el caso de las especies de Corallinoideae. O bien estar constituidas por varias filas celulares en que a menudo las filas varían de largo en forma intercalar como en las coralináceas articuladas, Amphiroideae, es capaz de presentar ambos tipos de genícula.

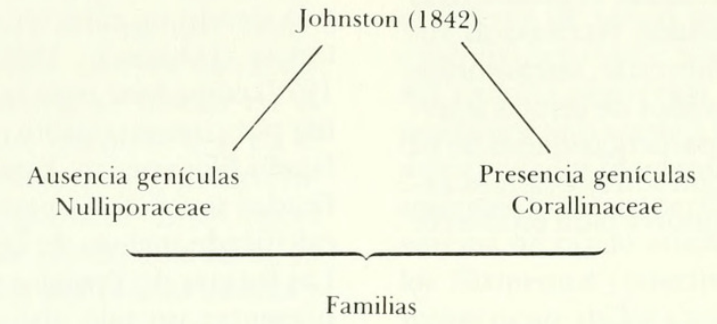
En formas no articuladas, se ha considerado la formación de los conceptáculos esporangiales como importantes para la clasificación supragenérica. El techo de esta cavidad, que encierra las estructuras reproductivas en las Melobesioideae (J. Aresch.) Mason (1953), está formado por filamentos celulares que crecen entre los esporangios, estos filamentos pueden conservarse o desaparecer dando origen a que cada esporangio posea su propio poro de salida.

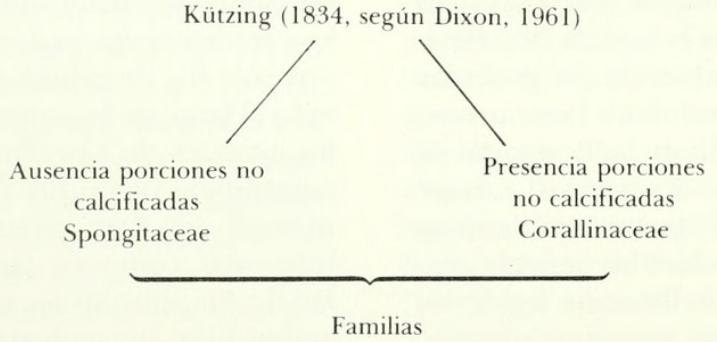
Johansen (1969) separa la subfamilia Melobesioideae en dos tribus: Melobesiae, en que el tejido interesporangial desaparece de modo que cada conceptáculo posee varios esporan-

Tabla I

PRIMEROS INTENTOS DE CLASIFICACION DE LAS ALGAS CORALLINACEAE EN 2 SUBGRUPOS EN BASE A LA PRESENCIA/AUSENCIA DE GENICULAS







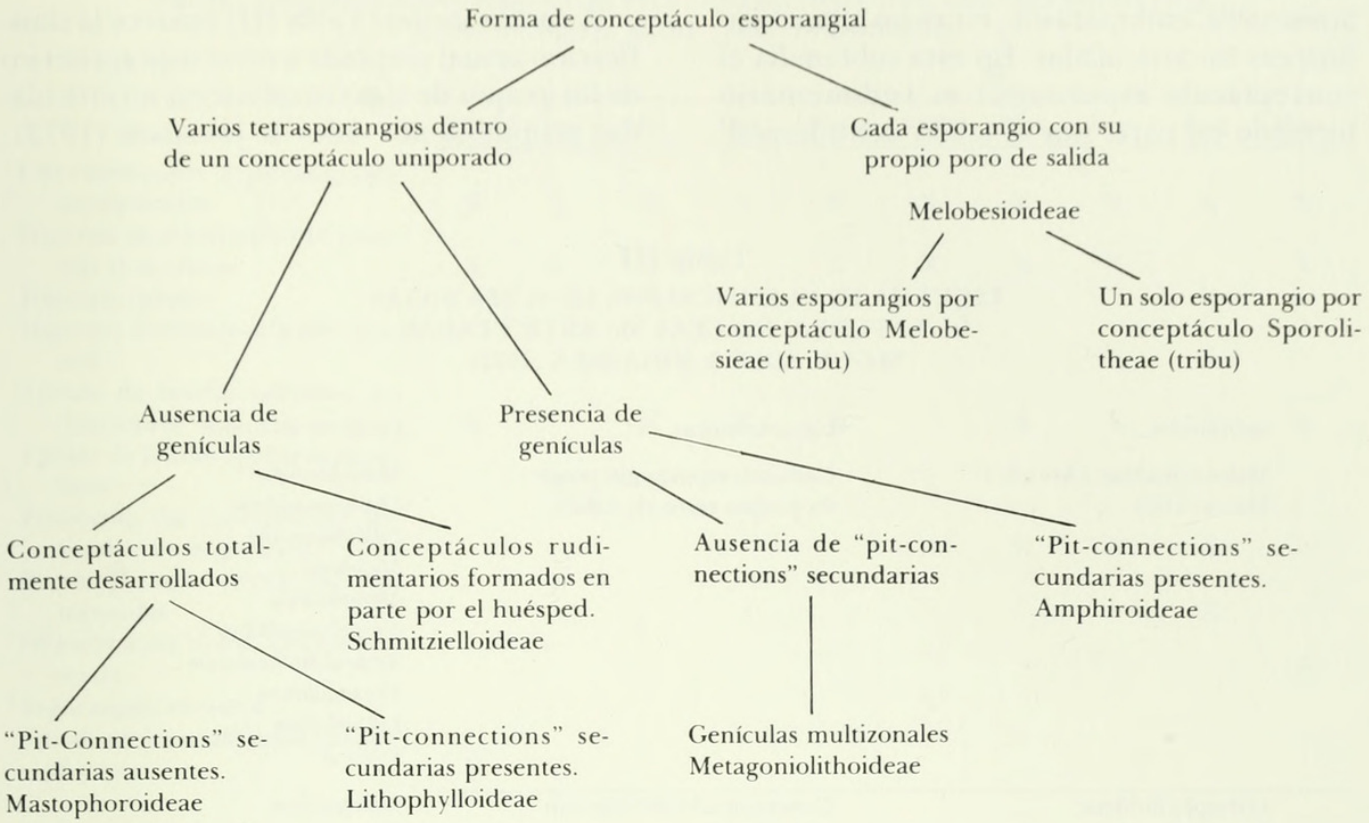
Yendo (1902)	Gray (1921)
Genículas ausentes	Genículas presentes
Melobesioideae	Corallinoideae
(Subfamilia)	(Subfamilia)

gios y Sporolitheae, cuyo tejido interesporangial se mantiene de modo que el conceptáculo maduro contiene un solo esporangio (Tabla II). Esta última tribu no es reconocida como tal por Adey y Johansen (1972), ya que en *Sporolithon-Archaeolithothamnium*, el género tipo posee un meristema característico de la tribu Melobesiae.

La observación del desarrollo del conceptáculo esporangial permite demostrar que en

Tabla II

ESQUEMA DE CLASIFICACION A NIVEL DE SUBFAMILIAS PARA LA FAMILIA CORALLINACEAE SEGUN JOHANSEN (1969)



la familia Melobesioideae existen diferencias. El primordio del conceptáculo es posible encontrarlo adventicio en el peritalo o bien en el meristema (Adey, 1970a), el primer caso es característico de los géneros *Phymatolithon* y *Leptophytum*. Adey y Johansen (1972) establecen para estos géneros la tribu Phymatolitheae. Las restantes subfamilias de algas calcáreas no articuladas poseen conceptáculos uniporados, cuyo techo es formado por el crecimiento de filamentos del tejido adyacente al conceptáculo; Lithophylloideae Setchell (1943) y Mastophoroideae (Svedelius) Setchell (1943).

La presencia o ausencia de pit-connections secundarias ha sido usada como carácter significativo a nivel supragenérico en las coralináceas. Cabioch (1971) establece un sistema de clasificación en el que este carácter tiene prioridad sobre la presencia o ausencia de genículas. De este modo el sistema de clasificación de Cabioch posee subfamilias que comparten géneros articulados y no articulados. Las pit-connections secundarias se presentan entre células de filamentos adyacentes principalmente del peritalo; son conspicuas por estar caracterizadas con la presencia de "pit-plugs" que se tiñen fuertemente con hematoxilina fosfotungstica (Johansen, 1981). Se encuentran en la subfamilia Lithophylloideae de las coralináceas no articuladas y en la subfamilia Amphiroideae de las articuladas (Johansen, 1969).

Existen otros caracteres estructurales los cuales se mantienen en duda actualmente como definitorios a nivel supragenérico. Cabioch (en Adey & Johansen, 1972), hace hincapié en la importancia de los heterocistos, células de tamaño mayor a las del tejido en que se encuentra, de contenido hialino, que pueden estar distribuidas unitariamente o en grupos. Sin embargo, Adey & Johansen (1972) las rechazan, ya que suponen que factores ecológicos podrían influir en su desarrollo.

Por otra parte el origen del tejido que forma el conceptáculo esporangial (Johansen, 1969) permitió separar la subfamilia Schmitzielloideae, la cual posee un único género, *Schmitziella*, endoparásito, entre las algas coralináceas no articuladas. En esta subfamilia el conceptáculo esporangial es rudimentario formado en parte por el tejido del huésped. No obstante, Adey & Johansen (1972) no incluyen esta subfamilia en su clasificación por considerar al género en una posición taxonómica incierta.

A continuación (Tabla III) aparece la clasificación actual aceptada a nivel supragenérico de los grupos de algas coralináceas no articuladas propuesta por Adey & Johansen (1972).

Tabla III

ESQUEMA DE CLASIFICACION DE SUBFAMILIAS DE LAS CORALINACEAS NO ARTICULADAS SEGUN ADEY & JOHANSEN (1972)

Subfamilia	Características	Géneros incluidos
Melobesioideae (Aresch.) Mason 1953	Cada tetrasporangio posee su propio poro de salida.	*Mastophoropsis** *Clathromorphum* *Lithothamnium* *Melobesia* *Mesophyllum* *Neopolyporolithon* *Archeolithothamnium* *Phymatolithon* *Leptophytum* *Kvaleya*
Lithophylloideae Setchell 1943	Conceptáculo tetrasporangial uniporado. "Pit-connections" secundarias presentes.	*Lithophyllum* *Tenarea* *Ezo**
Mastophoroideae (Sved.) Setchell 1943	Conceptáculo tetrasporangial uniporado. "Pit-connections" secundarias ausentes.	*Chroeonema* *Fosliella* *Heteroderma* *Hydrolithon* *Lithophorella* *Mastophora* *Metamastophora* *Neogoniolithon* *Porolithon* *Pseudolithophyllum*

*Géneros no incluidos por los autores en las subfamilias indicadas pero pertenecientes a ellas por sus características estructurales.

Criterios de clasificación genérica

La diferenciación entre géneros de melobesioides se basó, en un principio, en la morfología de estructuras externas. Como ya se indicó, Philippi (1837) separó, sobre la base de este carácter, los dos primeros géneros reconocidos de melobesioides: *Lithothamnium* para aquellas formas erectas y ramificadas y *Lithophyllum* para las formas crustosas aplanadas. La contribución de Decaisne en el año 1842 (de acuerdo a Littler, 1972) fue la de entregar información anatómica basada en estudios microscópicos de melobesioides recién colectadas. De este modo se inició la utilización de características del aparato reproductivo como base para distinguir entre géneros. Posteriormente Rosanoff (1866), al reconocer las dos capas de tejido existentes en algunas melobe-

Tabla IV

CARACTERES UTILIZADOS ACTUALMENTE PARA DIFERENCIAR LOS GENEROS DE LA SUBFAMILIA MELOBESIOIDEAE. CLA.: *CLATHROMORPHUM*, LTM.: *LITHOTHAMNIUM*, MEL.: *MELOBESIA*, MES.: *MESOPHYLLUM*, NEO.: *NEOPOLYPOROLITHON*, ARCH.: *ARCHAEOLITHOTHAMNIUM*, PHY.: *PHYMATOLITHON*, LEP.: *LEPTOPHYTUM*, KVA.: *KVALEYA*, MAST.: *MASTOPHOROPSIS*

	Cla.	Ltm.	Mel.	Mes.	Neo.	Arch.	Phy.	Lep.	Kva.	Mast.
Conceptáculos esporangiales multiporados	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Hipotalo multiestratificado paralelo al sustrato	X	X			X	X	X	X		X
Hipotalo simple			X						X	
Hipotalo multiestratificado coaxial				X						
Epitalo de bordes celulares redondeados	X		X	X	X		X	X	X	X
Epitalo de bordes celulares angulares		X				X				
Primordio del conceptáculo adventicio en el peritalo							X	X	X	
Planta parásita, células no pigmentadas									X	
Organización dorso ventral del tejido										X
Esporangios en soros						X				
Epitalo multiestratificado (más de 3 capas)	X									

sioides, acentuó el uso de la estructura interna como carácter taxonómico.

Entre los años 1897 y 1900, Heydrich y Foslie sugirieron varias alternativas en el sistema de clasificación. Heydrich (1897) se basó en caracteres vegetativos, los cuales en forma independiente son de poca ayuda e inducen a error. Posteriormente el mismo autor utilizó la disposición de los tetrasporangios con lo cual funde los géneros *Melobesia* y *Lithophyllum* en uno solo. El último sistema propuesto por Heydrich está basado en el desarrollo de los cistocarpos. Por su parte Foslie (1900) reconoció los errores de diferenciar a nivel genérico las melobesioides en base a caracteres vegetativos y decidió utilizar estructuras reproductivas, en especial el desarrollo de los esporangios. Nichols (1908) criticó este último carácter, ya que al diferenciar *Melobesia* de *Lithophyllum* Foslie no tomó en cuenta una de las especies de este último género. Según Foslie, *Lithophyllum* posee los tetrasporangios en la periferia del piso del conceptáculo, ya que en el centro el piso está levemente arqueado. *Melobesia* presenta tetrasporangios en todo el piso teniendo como base células pedicelares. Nichols encuentra una especie de *Lithophyllum* que posee tetrasporangios en todo el piso y células pedicelares, caracteres que se supone pertenecen al género *Melobesia*, lo cual indica que estas estructuras no son excluyentes para otros géneros.

Actualmente a nivel supragenérico tanto la morfología de los conceptáculos asexuales, como la presencia-ausencia de conexiones intercelulares del tipo pit-connections secundarias se utilizan para distinguir subfamilias. Las tribus dentro de las Melobesioideae son definidas según el lugar donde se desarrolla el primordio del conceptáculo; ya sea adventicio en el peritalo o en el meristema intercalar, pudiendo en el primer caso estar superficiales o profundos en el peritalo (Adey, 1970a; Adey & Johansen, 1972).

En las Melobesioideae, los caracteres anatómicos y el desarrollo de los conceptáculos masculinos son utilizados para diferenciar géneros. Entre los caracteres anatómicos se cuenta

la morfología del hipotalo, el cual puede ser coaxial (células dispuestas en filas concéntricas) como en *Mesophyllum*, o bien, en el caso de no serlo, puede presentarse multiestraficado o estar constituido por una sola fila celular (*Melobesia*). Existe entre las especies de esta familia la posibilidad de poseer un epitalo monostromático con células de bordes angulares como *Lithothamnium*, un epitalo monostromático de células de bordes redondeados como en la mayoría de los géneros y por último, un epitalo multiestratificado como en el caso de *Clathromorphum*. Los dos géneros más difíciles de distinguir en esta familia son *Phymatolithon* y *Leptophytum* cuya diferencia es la profundidad a la cual se encuentran sus conceptáculos tetrasporangiales.

En la subfamilia Lithophylloideae se consideran principalmente caracteres vegetativos como diferencias entre géneros, la presencia o ausencia de conexiones intercelulares secundarias, la forma de las células del hipotalo y su número de filas celulares así como la presencia o ausencia de heterocistos y disposición de éstos.

Tabla V

CARACTERES UTILIZADOS ACTUALMENTE PARA DIFERENCIAR LOS GENEROS DE LA SUBFAMILIA LITHOPHYLLOIDEAE

	Lithophyllum	*Tenarea*	*Ezo*
Presencia de pit-connections secundarias	X	X	X
Presencia de pit-connections	X	X	X
Hipotalo simple o multiestratificado coaxial	X		
Hipotalo simple de células alargadas verticalmente (forma de empalizada)		X	
Planta parasítica, posee haustorios			X

Conceptos a nivel específico

La separación a nivel específico de las melobesioides es poco clara a excepción de las especies distribuidas en unas pocas áreas bien estudiadas como el Atlántico Norte (Adey & MacIntyre, 1973) y para especies muy conspicuas. La mayoría de las descripciones específicas están basadas en características relativamente insuficientes y no consideran la variación inherente o inducida por condiciones ambientales. Se requiere de aproximaciones citológicas, anatómicas y poblacionales, además del estudio de colecciones tipo para superar esta dificultad.

Suneson (1943) es quien primero señaló la necesidad del estudio en terreno de las melobesioides. Hasta ese momento las descripciones fueron realizadas en base a pocos especímenes, para los cuales se detallan los caracteres morfológicos externos e internos incluyendo datos cuantitativos como las dimensiones celulares, los diámetros de conceptáculos sexuales y asexuales así como los tamaños de los esporangios (Foslie, 1898a,b; 1905; 1906 a,b; 1907 a,b; 1908 a,b; 1909; Lemoine, 1911; 1913; 1928 a,b; Setchell, 1943; Setchell & Mason, 1943).

El estudio de especies a través de especímenes colectados en varias localidades y en distintas épocas del año permite observar que ciertas características previamente consideradas estables son altamente variables frente a factores ambientales. Adey (1964), al estudiar las especies de *Phymatolithon* en el Golfo de Maine, encontró que existen pequeñas diferencias en el largo y ancho de las células del hipotalo para plantas que se encuentran a distintas profundidades del submareal. Además tanto en *P. rugulosum* como en *P. laevigatum* el peritalo varía de tamaño celular a lo largo de las estaciones del año.

Las diferencias entre especies actualmente aceptadas se basan por lo tanto no sólo en dimensiones de las estructuras citológicas y reproductivas, sino también en las relaciones entre estas dimensiones y su posición en el talo. Por ejemplo *P. laevigatum* y *P. rugulosum* difieren en el diámetro medio de las células del peritalo que se encuentran a 100 µm de profundidad en el tejido (Adey, 1964), así como *Pseudolithophyllum orbiculatum* no presenta una relación consistente entre las dimensiones de las células peritálicas y la profundidad de éstas en el tejido (Adey, 1966a).

Las distinciones sobre la base de morfología externa han sido prácticamente desterradas como carácter taxonómico válido para distin-

guir especies. Woelkerling (1980b) incluyó las 5 especies descritas, para el género *Metamastophora* en un análisis de grupos (Cluster analysis), en el que utilizó 67 caracteres de tipo numérico (grosor de los tejidos, tamaños celulares, distancias intercelulares, etc.). Como resultado obtuvo un género nuevo *Mastophoropsis* (Woelkerling, 1978) de la especie considerada como *Metamostophora canaliculata*, y una sola especie (*Metamastophora flabellata*) que incluyó las 4 restantes. Esto a causa de que las variaciones entre plantas de distintas localidades superan las variaciones previamente consideradas características de cada especie.

Filogenia de la familia Corallinaceae

La estructura calcárea de las algas coralináceas les permitió permanecer conservadas como fósiles a partir de su aparición en el Cretácico tardío hasta nuestros días (Littler, 1972). Los numerosos depósitos de piedra caliza en las cuales abundan estos organismos han permitido su estudio por geólogos. Los especialistas indican que este grupo de algas es en gran parte responsable de la formación de arrecifes tanto antiguos como actuales. Son también estos organismos frecuentes indicadores climáticos así como indicadores geológicos de los movimientos oscilatorios verticales de las mareas (David & Sweet, 1904- según Littler, 1972).

Los primeros representantes de la familia Corallinaceae aparecen en el registro fósil del Jurásico (Johansen, 1981). Se consideran derivadas de las Solenoporaceae, un grupo de algas fósiles presentes desde el Paleozoico temprano. Las Solenoporaceae se caracterizaron por tener las paredes celulares con incrustaciones de $CaCO_3$, pero a diferencia de las Corallinaceae, sus células eran de mayor tamaño, 30 a 60 μm de ancho. En estas algas, cuyos representantes son todos crustosos, difícilmente se encuentran diferencias entre peritalo e hipotalo. Por otra parte no hay rastro en ellas de estructuras reproductivas, probablemente porque éstas eran superficiales y no estaban envueltas en material calcáreo.

En los depósitos del Paleozoico tardío se han encontrado, además de las Solenoporaceae, restos de otro grupo de algas que se ha dado en llamar Corallinas ancestrales (Johansen, 1981) por su parecido estructural a las representantes de la familia Corallinaceae actuales. Sin embargo, este grupo desapareció y no se le encontró en el registro fósil del Triásico, poco antes de la aparición definitiva de las coralináceas en el Jurásico. Estos primeros representantes de la familia Corallinaceae son crustosas cuyo tamaño celular oscila alrededor de los 15 μm, a diferencia de las representantes de las Solenoporaceae.

La historia evolutiva hipotética de las corallinas crustosas se resume en la Figura 3 de Adey & MacIntyre (1973, p. 891). En ella exponen las tres posibles líneas evolutivas independientes para cada subfamilia; distinguiéndose las Melobesioideae por el desarrollo de varios poros en los conceptáculos asexuales. Las restantes subfamilias se diferencian por la presencia-ausencia de pit-connections secundarias en el tejido vegetativo. No se incluyen aquí géneros cuya aparición fue posterior a la publicación de esta figura, vale decir, *Mastophoropsis* (Woelkerling, 1978), *Ezo* (Adey, Masaki & Akioka, 1974) y *Sinarthrophyton* (Townsend, 1979).

Cursos de evolución de las Corallinaceae, particularmente de las Melobesioides han sido sugeridos por Lebednik (1977) basados en las características del conceptáculo femenino y su desarrollo post-fecundación. Lebednik sugiere un progenitor de algas coralináceas con un conceptáculo femenino en cuyo disco todos los filamentos son carpogoniales, este ancestro probablemente sería policarpogonial (Norris, 1957). La presión de selección para la formación de un mayor número de carposporas que requieran de una sola fecundación, induciría a la fusión del sistema carpogonial fertilizado con los sistemas adyacentes de filamentos no fecundados. Esto se transformaría en una segregación absoluta de funciones en que parte de los filamentos conformarían un sistema carpogonial y el resto un sistema de filamentos auxiliares. Existen estados intermedios de segregación física a través del disco de estas funciones en distintos géneros de la subfamilia. De modo que los filamentos gonimoblásticos pueden aparecer en ciertos géneros (*Clathromorphum*, *Mesophyllum*, *Melobesia*, sólo en la periferia del disco, donde se encuentra el complejo de filamentos auxiliares o en zonas intermedias (*Phymatolithon* y *Lithothamnium*) en caso que los filamentos auxiliares estén dispersos entre los filamentos carpogoniales. Las Cora-

Tabla VI

CARACTERES UTILIZADOS ACTUALMENTE PARA DIFERENCIAR LOS GENEROS DE LA SUBFAMILIA MASTOPHOROIDEAE. CHR.: *CHROEONEMA*, FOS.: *FOSLIELLA*, HET.: *HETERODERMA*, HYD.: *HYDROLITHON*, LITP.: *LITHOPORELLA*, MAST.: *MASTOPHORA*, MET.: *METAMASTOPHORA*, NEO.: *NEOGONIOLITHON*, POR.: *POROLITHON*, PSEUD.: *PSEUDOLITHOPHYLLUM*

	Chr.	Fos.	Het.	Hyd.	Litp.	Mast.	Met.	Neo.	Por.	Pseud.
Conceptáculos uniporados	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Ausencia de pit-connections secundarias	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Presencia de heterocistos o tricocistos		X		X	X	X		X	X	
No existen diferencias entre peritalo e hipotalo		X								
Hipotalo uniestratificado (simple)			X	X	X	X	X			
Hipotalo simple o multiestratificado										X
Hipotalo multiestratificado no coaxial									X	
Planta parasítica, sin pigmentación	X									
Organización dorsoventral del talo							X			
Fusiones celulares adjuntivas (entre células que no pertenecen a filamentos contiguos del mismo talo)					X	X				

llinoideae serían un caso en que la carposporogénesis no está separada de las estructuras receptivas, de modo que las carposporas se generan a través de todo el disco.

Un intento de relacionar filogenéticamente los grupos dentro de las Cryptonemiales se obtiene utilizando la condición mono o policarpogonial de los procarpos (Norris, 1957). Según Norris (1957) en algunos géneros se produjo una evolución reciente del sistema reproductivo desde la condición policarpogonial a la monocarpogonial. Las Corallinaceae se incluyen en esta tendencia debido a la presencia de varias ramas estériles que nacen de la misma célula de soporte en *Lithophyllum expansum*, *Dermatolithon corralline*, *Lithothamnium lenormandii* y *Phymatolithon polymorphum* (Suneson, 1943; Kylin, 1956), lo cual indicaría una reducción de las ramas corpogoniales. Norris (1957) agrupa de acuerdo a Kylin aquellas familias cuyas estructuras reproductivas se encuentran en nematecios. De esta forma la familia se considera derivada de la línea carpogonial.

Patrones de biogeografía de las algas melobesioides

La información sobre patrones de distribución de este grupo de algas está necesariamente restringida a ciertas áreas. En otras zonas las coralináceas crustosas no han sido estudiadas o bien la información está reñida con los criterios modernos de su taxonomía (Johansen, 1981). De aquellas áreas estudiadas y mencionadas en esta revisión, tres de ellas poseen sólo registros de las especies encontradas en localidades aisladas. Es posible establecer patrones de distribución uniendo los puntos de encuentro de las especies, aunque este método resulte arbitrario, para las figuras que representan el hemisferio sur, las costas del Pacífico de Norteamérica y el Pacífico Oriental. Una sola de las áreas mencionadas, el Atlántico Norte, ha sido sometida a un estudio riguroso de la abundancia de las especies y a los posibles factores que determinan su distribución.

Se han hecho intentos en la literatura por aunar los datos de distribución de coralináceas

crustosas (Adey, 1970a). Se ha logrado de esta manera indicar la importancia relativa de algunos géneros en el mundo (Adey & MacIntyre, 1973). Desgraciadamente este resumen se realizó sólo con especímenes identificados por Foslie y carece de los datos de muchas áreas del mundo.

En el hemisferio sur los datos de distribución se limitan a la información obtenida del lugar de colecta de ciertos especímenes. Foslie (1907b) se basa en escasas muestras de las regiones antártica y subantártica, colectadas por Skottsberg durante la expedición sueca realizada en los años 1901 al 1903. Este autor menciona 5 especies del continente antártico, una de las cuales aparece también en la costa sur de Sudamérica e islas cercanas; *Lithothamnium magellanicum*. De las restantes 4 especies una de ellas es de amplia distribución en el hemisferio sur, vale decir se encuentra en las costas de toda la zona subantártica; *Lithothamnium antarticum*. Otra de estas 4 especies, *Lithophyllum* (?) *decipiens*, se encuentra a todo lo largo de la costa del Pacífico de América, desde Canadá hasta Tierra del Fuego (Masaki, 1968). Foslie (1907b), al informar de las especies de distribución subantártica hace notar que no hay especies comunes a la parte Oeste y Este de esta zona, pero que existen similitudes entre especies distintas de ambas zonas. Bajo este aspecto menciona a 2 especies de las Islas Falkland; *Pseudolithophyllum falklandicum* y *Lithothamnium variabile* que presentan semejanzas a 2 especies sudafricanas, aunque el autor no indica en qué consisten estas semejanzas. También relaciona lo que él llama *Ltm. granuliferum* presente en el oeste subantártico con *Ltm. fumigatum* del sur de Australia. Sin embargo, el posible acercamiento entre estas 2 últimas especies es dudoso puesto que Adey (1970a) revisando los tipos de ambas los coloca en géneros distintos, *Leptophytum granuliferum* y *Mesophyllum fumigatum*.

A partir de las especies colectadas por una expedición posterior a Tierra del Fuego y la Patagonia (Lemoine, 1920) se encuentran coralináceas crustosas, que ya se habían reportado para la región oriental de la zona subantártica, presentes en la parte Oeste de esta zona. Es el caso de *Mesophyllum neglectum* registrada por Foslie (1907b) para las Islas Kerguelen y que también se encuentra presente en las Islas Falkland y Tierra del Fuego, así como *Synarthrophyton patena* (Townsend, 1979) cuya distribución es amplia en el hemisferio sur. Lemoine (1920) menciona por su parte a lo menos 6 especies cuya distribución está centralizada en la zona de los canales especialmente en las costas de Chiloé, una de éstas *Lithothamnium validum* se extiende por el norte hasta California.

Encontramos de esta manera en el extremo del hemisferio sur, alrededor de tres especies de distribución antártica y aproximadamente 12 especies o más presentes en la parte este y oeste de la zona subantártica (Fig. 3). Se presentan también a todo lo largo de la costa del Pacífico de América al menos 2 especies: *Lithophyllum* (?) *decipiens* y *Ltm. validum*.

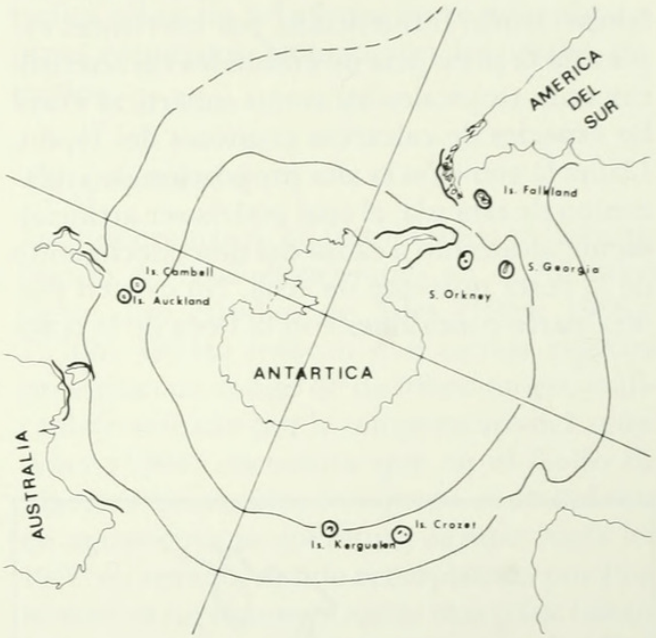


FIG. 3. Distribución de las especies coralináceas crustosas en las zonas antártica y subantártica de acuerdo a la literatura existente.

No existen en esta zona, a primera vista, patrones de distribución genéricos, aunque un 70% de las especies presentes en el área están reunidas en 5 géneros: *Lithothamnium*, *Mesophyllum*, *Pseudolithophyllum*, *Lithophyllum* y *Leptophytum*. Adey & MacIntyre (1973) atribuyen a los géneros *Mesophyllum* y *Pseudolithophyllum* más del 35% del total de las especies de coralináceas crustosas de la zona antártica, debido al traspaso de muchas de las especies

descritas por Foslie desde los géneros *Lithothamnium* y *Lithophyllum* a los 2 géneros mencionados (Adey, 1970a).

La costa noroeste del Pacífico Norte, específicamente Japón (Masaki, 1968) presenta alrededor de 40 especies entre las cuales es posible encontrar al menos 13 géneros entre los que se hallan algunos típicamente tropicales como *Neogoniolithon* y otros de distribución prioritariamente ártico-boreal (Fig. 4). De estas especies la mayoría están presentes en zonas adyacentes y en el Pacífico de Norteamérica, mientras que al menos 4 de ellas están distribuidas en costas del Atlántico Norte frío, ya sea de América o de Europa. Este hecho no es raro, ya que respecto a la temperatura del agua este país es tropical en la parte sur y templado a subártico hacia el norte (Johansen, 1981). Este fenómeno de variación alta de temperaturas influenciada por corrientes explicaría la presencia de entidades característicamente tropicales así como subárticas entre las especies de calcáreas crustosas del Japón. Llama la atención la alta proporción de endemismo de esta isla, el cual podría ser artificialmente alcanzado a causa del desconocimiento de la costa noroeste de Asia. No existen por otra parte conexiones con la flora de la costa noroeste del Pacífico Sur como Nueva Zelandia, lugar cuyas especies tienen más en común con otras islas subantárticas (Chapman, 1974).

Estudios taxonómicos de las costas del Pacífico de Norteamérica, concentrados en California (Dawson, 1960; Smith, 1964; Abbott & Hollenberg, 1976) revelan la presencia de alrededor de 50 especies. La mayor proporción de éstas no es reportada para otras costas, ni siquiera para las zonas adyacentes. Esto último puede ser únicamente índice de falta de estudios realizados en las áreas cercanas con respecto a este grupo de algas. Aproximadamente un 20% de las especies es encontrado también a lo largo de América Central, mientras que alrededor de 6 especies se extienden hasta el hemisferio sur alcanzando a estar presentes en las costas de Perú. Un número semejante de especies está también presente en las costas europeas del Atlántico y el Mediterráneo. Existen sólo 2 especies comunes a las costas del Atlántico de Norteamérica.

Observando la distribución de las especies de esta zona centrada en las costas de California (Fig. 5) parecen ser tres sus componentes fundamentales. Un fuerte componente que llamaremos endémico provisoriamente debido a la falta de información de zonas adyacen-

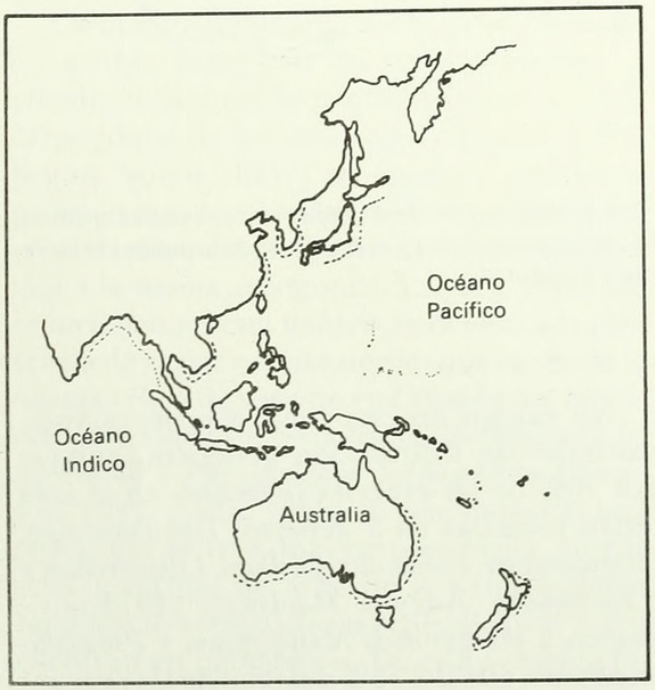


Fig. 4. Patrones de distribución de las especies reportadas para el Pacífico Nororiental.

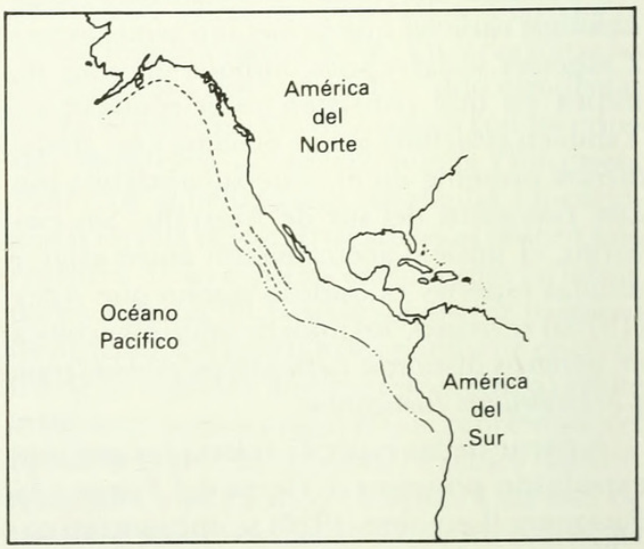


Fig. 5. Distribución de las especies de algas calcáreas crustosas reportadas en la costa del Pacífico de Norteamérica. - - - - especies presentes a todo lo largo de la costa del Pacífico de Norteamérica, —..—..— especies cuya distribución se extiende hasta las costas de Sudamérica, -.-.-.- especies reportadas sólo para la costa de California.

tes, un componente importante proveniente del norte y otro de la zona tropical que parece extenderse hacia las zonas subtropicales de ambos hemisferios.

La región del Atlántico Norte (Fig. 6) ha sido excepcionalmente bien estudiada (Adey, 1964, 1966a, 1966b, 1971a,b) siendo de este modo una de las pocas regiones del mundo donde las principales especies de coralináceas crustosas están expresadas en términos de abundancia relativa cuantificada. El estudio de la costa noroeste de Norteamérica, así como la costa noreste de Europa del norte e islas del Atlántico Norte ha dado como resultado una distribución de al menos 7 especies determinada por temperaturas mínimas de invierno requeridas para su reproducción, explicando de este modo el porqué varias de estas especies son capaces de crecer en cultivo artificial a temperaturas mayores que a las cuales se les encuentra en terreno. Estos requerimientos de temperaturas de invierno bajo o sobre un nivel crítico de 1 a 5°C permite separar (Adey, 1971b) las especies de esta región en subárticas o boreales sin que existan al parecer unidades genéricas.

A pesar que los estudios de distribución de este grupo de algas no incluyen la totalidad de las costas del mundo y aunque aún subsisten confusiones taxonómicas (Adey, 1970a) es posible inferir ciertas tendencias generales de distribución. En base a los datos encontrados en la literatura parecen existir sólo 2 especies de amplia distribución; *Fosliella farinosa* y *Lithothamnium lenormandii*. Se entiende por amplia distribución la presencia de estas especies en ambos hemisferios y tanto en zonas frío-temperadas como tropicales. Además se advierte la existencia de ciertos géneros esencialmente tropicales como *Neogoniolithon*, *Porolithon* e *Hydrolithon* (Adey & Vassar, 1975; Littler, 1973b, Littler & Doty, 1975), para los restantes géneros, sin embargo, no se observan tendencias de distribución claras.

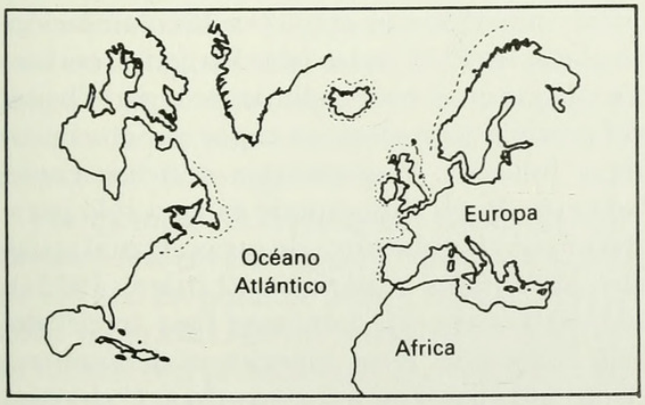


FIG. 6. Distribución de las especies de coralináceas crustosas reportadas en el Atlántico Norte.

Ecología de algas coralináceas crustosas

Aproximadamente, a partir del año 1965 aparecen los primeros estudios de carácter ecológico referentes al grupo de especies crustosas de la familia Corallinaceae, consistiendo éstos principalmente en el efecto que factores abióticos pudieran ejercer sobre el crecimiento, reproducción y distribución de las especies. Recientemente, sin embargo, han surgido estudios sobre las relaciones entre estas algas y otros elementos bióticos con los cuales coexisten.

Temperatura

La temperatura es un factor crítico en la distribución de las melobesioides en el Atlántico Oeste. Los estudios de Adey (1964; 1966a; 1970b; 1971b) indican que ciertas especies presentan un rango de distribución geográfica determinado por la temperatura del agua. Adey (1964) encuentra que en el Golfo de Maine, *Phymatolithon laevigatum* es abundante en aguas cuya temperatura alcanza hasta los 19°C en verano, siendo reemplazada por *Phymatolithon rugulosum* en aguas más frías. *Lithophyllum orbiculatum* también presente en el Golfo de Maine (Adey, 1966a) es una especie de aguas frías cuya abundancia disminuye a medida que la temperatura máxima de verano aumenta. Básicamente las mismas especies que se encuentran en el Golfo de Maine se encuentran en el Noroeste del Atlántico Norte (costas de la Península del Labrador, Newfoundland y Nova Scotia). *Clathromorphum circumscriptum* a profundidad constante aumenta su abundancia (Adey, 1966b) frente a una disminución del máximo de temperatura, alcanzando su mayor abundancia a los 12°C en aguas superficiales. Al igual que en el Golfo de Maine, *Clathromorphum compactum* no se encuentra en estas aguas a temperaturas máximas de verano que superan los 15°C. No obs-

tante, el patrón de distribución de las especies mencionadas en ambas regiones es básicamente el mismo, aunque *Lithophyllum orbiculatum* no se encuentra presente en las costas de Labrador ni hacia el norte, lo cual hace suponer que esta especie sea también limitada por las temperaturas bajas de invierno.

Los estudios de distribución de las especies del Atlántico Este (costas de Noruega, Europa e Islas Británicas) demuestran también ser dependientes de la temperatura. *Lithothamnium glaciale* que es dominante en aguas medias a profundas, crece hasta regiones cuya temperatura de verano es de 18-19°C. *Lithothamnium sonderi* aparece en las costas de Noruega, incapaz de competir bajo los 8 a 9°C, mientras que *Clathromorphum compactum* no se encuentra en estas regiones (Adey, 1971a).

El cultivo en laboratorio de algunas de estas especies permite observar que su distribución no presenta una relación tan clara con la temperatura (Adey, 1970c). *Clathromorphum circumscriptum*, que demuestra ser capaz de crecer bien hasta los 18-19°C en cultivo, es encontrada en el Golfo de Maine hacia el sur a temperatura máxima de verano de 17-18°C. Esta especie no se encuentra hacia el sur en las costas de Noruega. Las esporas de esta especie son liberadas en invierno, demostrando (Adey, 1973) que requiere para ello de una temperatura bajo los 2-3°C, así como de un fotoperíodo de 6:18 horas luz: oscuridad para el desarrollo de sus conceptáculos. Otras especies requieren también de temperaturas bajas de invierno (bajo los 1-4°C) para reproducirse, como *Lithothamnium glaciale*, *Leptophytum laeve* y *Phymatolithon laevigatum*. Otras especies requieren de temperaturas sobre 4°C para desarrollar sus estructuras reproductivas como *Lithophyllum orbiculatum*, *Phymatolithon polymorphum* y *Lithothamnium sonderi*. De acuerdo a sus características se les ha denominado como grupo subártico y grupo de especies boreales, respectivamente (Adey, 1971b).

La temperatura parece afectar también los puntos de compensación de ciertas coralinas crustosas. Para *Clathromorphum circumscriptum*, especie subártica de aguas someras, el punto de compensación a temperaturas muy bajas es también a intensidades muy bajas de luz (35 lux a 0.3°C —según Adey, 1973—). Para especies de aguas profundas subárticas como *Leptophytum laeve*, cuyo crecimiento óptimo es a 35 lux (10% del nivel óptimo para *Clathromorphum*) a temperaturas de −1.5°C, el punto de compensación será a intensidades menores que los 5 lux, con lo cual la especie es capaz de sobrevivir todo un año en oscuridad con sólo un mes de fotosíntesis en verano, ya que a 0°C con 2.000-3.000 lux se alcanzan los niveles de saturación.

Intensidad luminosa

Las melobesioides cubren un amplio rango de tolerancia (Johansen, 1981) a intensidades luminosas. Se les encuentra en arrecifes de coral a intensidades que llegan hasta los 90.000 lux (Adey & Vassar, 1975) y en los límites de la vegetación a 120 m de profundidad en las costas de Córcega (Lüning, 1981).

Los arrecifes son comunes en presentar especies tolerantes a altas intensidades, mostrando productividades elevadas. *Porolithon onkodes* es una especie fisiológicamente adaptada a intensa iluminación, capaz de crecer dominante en la parte alta de arrecifes tropicales aportando 2.2 grs C/m^2/día (Littler & Doty, 1975). Esta productividad puede ser aumentada al elevarse la intensidad desde 4.800 lux hasta 21.400 lux. Otra especie del mismo género, *P. gardineri*, aporta una productividad neta de 2.4 grs C/m^2/día a la parte alta del arrecife. *Lithophyllum congestum* y *Porolithon pachydermum*, también constructores de arrecifes en zonas tropicales, son capaces de vivir entre 45.000 y 90.000 lux.

En las mismas áreas tropicales en que se encuentran especies de melobesioides tolerantes a altas intensidades luminosas, existen otras crustosas calcáreas capaces de crecer a intensidades muy bajas. Adey y Vassar (1975) estudiando distintas etapas en la colonización de placas de PVC en las Islas Vírgenes, encontraron que en el estado clímax de lugares bajos del arrecife (caracterizados por presencia de algas foliosas) *Neogoniolithon accretum* crece bajo este dosel. Esta especie es apta sólo para crecer bajo la cobertura de otras algas al igual que *Sporolithon erythraeum* (Littler, 1973c) adaptada a energía luminosa baja creciendo bajo *Sargassum*. Estas especies se denominan como adaptadas a la sombra ("shade-adapted"), ya que al retirar el alga foliosa que las cubre, desaparecen. En base a estas carac-

terísticas corresponden a especies obligadas a vivir bajo el dosel de otras algas ("obligate understory species") concepto acuñado por Dayton (1975).

Las especies distribuidas en el Atlántico Norte parecen ser dependientes de la intensidad luminosa siempre dentro de cierto rango de temperatura. La tasa de crecimiento marginal de *Clathromorphum circumscriptum* es altamente dependiente de la luz a temperaturas altas, no así en valores menores a 5°C, probablemente indicando que la respiración y otros procesos involucrados en el crecimiento con limitantes bajo los 4-5°C. El crecimiento óptimo de esta especie se obtiene a 365 lux con un fotoperíodo de invierno, no así a 700 lux con fotoperíodo de 14 hrs. *Phymatolithon polymorphum* crece óptimamente a los 10°C de temperatura, con 650 lux y fotoperíodo de 14 hrs. de luz, teniendo valores considerablemente menores a 1.200 lux e iguales condiciones (Adey, 1970c). *Leptophytum laeve* desarrolla sus tasas de crecimiento marginal más altas a sólo 35 lux, lo cual es esperable siendo ésta una especie de aguas profundas del Atlántico Norte. Los rangos de intensidad en los que crecen estas especies (7-1.000 lux) son relativamente bajos, comparados con intensidades comúnmente usadas en el estudio de otras algas (Adey, 1970c).

Los rangos de distribución horizontal no se encuentran claramente explicados por los factores de luz y temperatura en melobesioides boreales-subárticas. Los datos son oscurecidos por el requerimiento de temperaturas bajas de invierno para la formación de estructuras reproductivas.

Existe evidencia para considerar a la luz como factor crítico en la morfogénesis de ciertas melobesioides. La fotomorfogénesis consiste en adaptaciones morfológicas que adquiere el organismo vegetal frente a la luz que es captada por sensores no involucrados en la fotosíntesis (Lüning, 1981).

Por ejemplo, el crecimiento lateral de *Clathromorphum circumscriptum* es inhibido a más de 400 lux. En pozas de marea, donde la intensidad supera los 700 lux, esta especie desarrolla formas con protuberancias irregulares debido a la inhibición de la extensión marginal, no así al crecimiento vertical a intensidades altas (Adey, 1970c). *Lithophyllum congestum* es capaz de presentar variadas morfologías frente a distintas intensidades luminosas (Steneck & Adey, 1976). En baja intensidad de luz crece sólo en forma marginal; con intensidades medias produce ramificaciones y con intensidades altas de luz sus ramificaciones crecen en amplitud en la zona apical formando depresiones centrales.

Movimiento del agua

El movimiento del agua es un factor cuyos efectos sobre algas melobesioides son medianamente reconocidos en la literatura. Efectivamente, las algas melobesioides crecen bien en lugares en que el movimiento del agua es pronunciado (Johansen, 1981). Sin embargo, las causas son escasamente entendidas. Smith y Kinsey (de acuerdo a Johansen, 1981), al medir las tasas de producción de carbonato de calcio en varios arrecifes del Pacífico, encuentran que éstas son alrededor de 4 kg/m^2/año en zonas que enfrentan el mar, pero sólo de 0.8 kg/m^2/año en áreas protegidas del arrecife. Estos autores interpretan esta diferencia como función del movimiento del agua. No obstante, Littler (1973a) indica que en las melobesioides de Hawaii no hay un aumento de la tasa de carbono fijado, una vez que existe movimiento de agua, al aumentar la turbulencia, lo cual indicaría que efectivamente el movimiento del agua ejerce alguna acción sobre las corallinas crustosas, pero no como una relación cuantitativamente directa.

Una de las interpretaciones para explicar la abundancia de algunas especies en frentes expuestos al oleaje es que éste impide la entrada de pastoreadores al sistema. Adey & Vassar (1975), en las Islas Vírgenes encuentran que el pastoreo de "parrot fishes" sobre melobesioides es intenso excepto en lugares superficiales y turbulentos de la cresta del arrecife donde crecen especies capaces de contribuir en forma significativa a la biomasa de éste. Las tasas de acresión (depositación de carbonato de calcio en capas verticales de las algas) son altamente dependientes de la actividad ramoneadora de animales, siendo máximas en aquellos lugares de mínima presión de pastoreo.

Por otra parte el movimiento del agua en un arrecife maduro impide el asentamiento de algas frondosas. En momentos del desarrollo de un arrecife (Adey & Vassar, 1975) en

que se produce una reducción de la acción del oleaje, aumenta la cobertura de algas frondosas con lo cual las especies de melobesioides presentes en la etapa anterior son reemplazadas por otras especies adaptadas a vivir bajo la canopia de algas frondosas.

No existen datos en la literatura de melobesioides, del efecto directo del movimiento del agua sobre su crecimiento o abundancia relativa debido a la difusión de materiales entre el ambiente y el tejido. No obstante se han desarrollado métodos para cuantificar esta difusión en otras algas (Doty, 1971).

Se ha propuesto que el movimiento del agua es uno de los principales factores que controlan la distribución de rodolitos. Los rodolitos son formaciones esferoides de algas incrustantes que crecen alrededor de un trozo de sedimento encerrándolo por completo. Ellos están principalmente formados por especies de melobesioides ramificadas, especialmente *Lithothamnium*. Frente al oleaje excesivo estas aglomeraciones no se forman, mientras que parecen estar distribuidas batimétricamente de acuerdo a la turbidez de las aguas. De este modo los rodolitos se encuentran superficiales en bahías y zonas protegidas de aguas turbias, se encuentran a profundidad media en aguas de claridad mediana, y en aguas claras tropicales es posible hallarlos a profundidades de hasta 50-200 m (Adey & MacIntyre, 1973). Esto es índice que el factor que controla la distribución no es sólo el movimiento del agua sino que la intensidad luminosa o una combinación de ambos.

Es común considerar la exposición al oleaje como factor que ejerce un efecto sobre la morfología de las algas (Neushul, 1972). En algas melobesioides Steneck y Adey (1976) encuentran para *Lithophyllum congestum* una disminución de las ramificaciones en individuos creciendo en áreas expuestas al oleaje.

Pastoreo

Se ha considerado en la literatura que la existencia de un esqueleto carbonatado confiere resistencia al pastoreo (Littler, 1976). Esta característica unida a un hábito o forma de vida crustosa constituyen factores que limitan la herbivoría (Lubchenco & Cubit, 1980; Slocum, 1980). Las evidencias que sustentan esta hipótesis son también observaciones de melobesioides como las únicas algas existentes junto a altas densidades de pastoreadores (Forster, 1959; Leighton, 1960; Paine & Vadas, 1969; Dayton, 1975; Vance, 1979; Brock, 1979).

Sin embargo, hay antecedentes que los pastoreadores son capaces de ingerir una notable proporción de melobesioides como parte de su dieta. Erizos (Himmelman & Steele, 1971; Herring, 1972) como *Eucidaris thouarsii*, en las islas Galápagos, ingiere 0.40 a 0.48 gr de algas calcáreas por individuo, lo que constituye un 40 a un 50% del total de su dieta. Por otra parte existe ramoneo reiterado por Acmeidos y Fisurélidos (Adey & Vassar, 1975) capaces de remover 3 cm (en grosor) anuales de melobesioides en arrecifes, como el ejemplo de *Patelloidea corticata* que ingiere principalmente *Lithophyllum* (Raffaelli, 1979).

Relativamente más reciente (Steneck, 1982) se ha postulado la posible relación ecológica y evolutiva entre una corallina crustosa, *Clathromorphum circumscriptum*, y la lapa *Acmea testudinalis* en el Atlántico Norte. Este animal vive y pastorea preferentemente sobre esta especie, consumiendo las capas superficiales del epitalo que *C. circumscriptum* renueva con igual frecuencia a la que es consumido, gracias a un meristema localizado profundo bajo varias capas de epitalo fotosintetizador. Ambos organismos obtienen ventajas de esta asociación. En términos simples el animal obtiene alimento y el alga su superficie libre del asentamiento de diatomeas y cianófitas que impedirían su crecimiento.

Continuando con esta idea, Steneck (1983) postula el desarrollo evolutivo de especies de herbívoros cuya habilidad en el pastoreo de algas bentónicas se ha ido desenvolviendo hacia el hábito de excavar en sustrato calcáreo. Conjuntamente con esta derivación evolutiva hacia los herbívoros excavadores, las especies de coralináceas crustosas habrían desarrollado estructuras que les permitieran coexistir con esta fauna sin sufrir daño. Entre estas estructuras figuran la posición de los órganos reproductivos inmersos en el talo y un epitalo formado por varias capas celulares que cubren el meristema y tejido fotosintetizador.

Por lo tanto, una morfología crustosa calcárea sería comparativamente ventajosa frente a una morfología foliosa en presencia de pasto-

readores no excavadores, pero se requeriría de estrategias adicionales más complejas frente a herbívoros capaces de excavar sustratos calcáreos.

Sustrato

No existe en las melobesioides (Johansen, 1981) preferencia por asentarse en algún tipo de sustrato particular. Se han obtenido plantas en varios sustratos artificiales. Sin embargo, sí parece existir una relación entre la abundancia relativa de ciertas especies y el tamaño del sustrato en el cual se instalan (Adey, 1970d). Al relacionar la abundancia de estas especies con el peso del espécimen de sustrato inestable (guijarros, conchuela, piedras, bolones) se encuentra una tendencia fuerte de las distintas algas por utilizar tamaños de sustrato diferentes. *Leptophytum laeve* presenta un aumento de su abundancia con la disminución del tamaño de su sustrato; *Pseudolithophyllum orbiculatum* aumenta en sustratos mayores, reemplazando así a *Leptophytum laeve*. Por otra parte, *Clathromorphum circumscriptum* parece ser independiente de este factor. Este comportamiento podría explicar el reemplazo gradual de capas de especies distintas para cada tamaño en rodolitos (Adey & MacIntire, 1973).

Estudio de las algas "melobesioides" en Chile

No se conocen estudios taxonómicos o ecológicos realizados en Chile en algas coralináceas crustosas o "melobesioides". A excepción de los registros a base de especímenes colectados por expediciones extranjeras a comienzos de este siglo, no existe ningún antecedente de los patrones de distribución a escala geográfica, o bien de la abundancia de las especies en condiciones locales a lo largo de nuestras costas. Tampoco existe información sobre la autoecología de las especies existentes y su mención como parte de las comunidades se restringe a términos puramente descriptivos.

Las expediciones realizadas a comienzos de siglo tenían como destino la Península Antártica y ocasionalmente la zona austral de Chile e islas subantárticas. Extensas colecciones de organismos tanto vegetales como animales incluían ejemplares de algas coralináceas crustosas presentes en esas zonas. En ocasiones se producía pérdida de estas muestras o bien los especímenes eran conservados sin una técnica adecuada, todo ello ha contribuido a que gran parte de este material sea insuficiente para alcanzar una determinación taxonómica precisa. Por otra parte el número de ejemplares colectados de una especie no da cuenta de la posible variabilidad morfológica de ésta en terreno. Revisiones posteriores de parte de este material (Adey, 1970a) introdujeron grandes cambios tanto a nivel específico como genérico de estos registros, debido tanto a las razones expuestas anteriormente como a los nuevos conceptos taxonómicos desarrollados en el transcurso de estos años.

La mayor información obtenida incluye las costas chilenas de Tierra del Fuego, Isla Chiloé e Isla Huafo y el Archipiélago de Juan Fernández. En el resumen de los trabajos de Foslie (1898b, 1907b) y Lemoine (1913, 1920), Foslie (1898b) revisó exhaustivamente las especies recolectadas entre los años 1895 y 1897 en Tierra del Fuego. Hasta entonces las coralináceas crustosas de esta zona estaban referidas a *Lithothamnium polymorphum*, especie a la cual se atribuía cualquier crustosa calcárea y/a dos especies dudosas: *Lithothamnium brassica-florida* y *Lithothamnium mamillare*. Posteriormente este mismo autor (Foslie, 1907b) describe 6 especies encontradas en la localidad de Magallanes por la expedición sueca del "Antartic" entre 1901 y 1903. A su vez Lemoine (1913) describió en forma detallada los especímenes colectados por la "Deuxieme Expedition Antartique Française" de 1908 a 1910 y la "Swedischen Expedition nach Patagonien und dem Fuerlande" de 1907 a 1909. Contribuyendo de esta manera a un conocimiento somero de las especies de Chiloé e Isla Huafo. La mayor parte de los registros de Foslie fueron examinados y cambiados de status taxonómico, a la luz de los nuevos sistemas de clasificación (Johansen, 1969; Adey, 1970a, Adey & Johansen, 1972) mientras que los de Lemoine no han sido revisados. Es posible suponer que gran parte de estas especies está fuera de los conceptos modernos en taxonomía de este grupo y que requieren de una revisión de estos registros a la luz de los nuevos conceptos.

Como ya se mencionó anteriormente no existen estudios ecológicos de este grupo de

algas en Chile. Existe su sola mención como banda del intermareal bajo a lo largo de Chile (Stephenson & Stephenson, 1972). Se le adjudica equivocadamente el nombre de cinturón de "Lithothamnia" o "Lithothamnion" a un probable conjunto de especies no identificadas cuya composición indudablemente cambia dependiendo de los factores ambientales de cada localidad. Algunas observaciones de terreno (Guiler, 1959b; Alveal & Romo, 1977a) indican la presencia de este grupo limitada a zonas nunca expuestas a la desecación en el intermareal, a la concha de *Tegula atra* y en lugares de sustrato rocoso estable. El cinturón de estas algas se menciona como una costa continua bajo *Lessonia nigrescens*.

Sin mayores antecedentes, es evidente que este grupo de algas posee innumerables aspectos carentes de estudios realizados en Chile, desde la composición de especies en nuestras costas, sus patrones de distribución y abundancia, hasta su biología probablemente propia para cada especie y la interacción del grupo con su ambiente tanto en sus componentes bióticos como abióticos.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi reconocimiento al Dr. Bernabé Santelices, quien pacientemente revisó innumerables veces el manuscrito de este trabajo, así como facilitó el acceso a gran parte de la bibliografía revisada. Agradezco también a todas las personas que forman parte del Laboratorio de Ecología Marina de la Pontificia Universidad Católica de Chile por contribuir a un placentero y estimulante ambiente de trabajo.

BIBLIOGRAFIA

Abbott, I.A. & Hollenberg, G.I., 1976. Marine algae of California. Stanford University Press, Stanford.

Adey, W.H., 1964. The genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. Hydrobiologia 24: 344-420.

_____ 1966a. The genus *Pseudolithophyllum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. Hydrobiologia 27: 479-493.

_____ 1966b. Distribution of saxicolous crustose corallines in the North Western North Atlantic. J. Phycol. 2: 49-54.

_____ 1970a. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1: 1-46.

_____ 1970b. The crustose corallines of the North Western North Atlantic including *Lithothamnium Lemoineae* n. sp. J. Phycol. 6: 225-229.

_____ 1970c. The effects of light and temperature on growth rates in boreal-subarctic crustose corallines. J. Phycol. 6: 269-276.

_____ 1970d. Some relationships between crustose corallines and their substrate. Scientia Islandica 2: 21-25.

_____ 1971a. The sublittoral distribution of crustose corallines of the Norwegian coast. Sarsia 46: 41-58.

_____ 1971b. Investigations on the crustose corallines of the Northeastern North Atlantic. Research Reports, 1965 Projects, Nat. Geog. Soc.: 1-9.

_____ 1973. Temperature control of reproduction and productivity in a subarctic coralline alga. Phycologia 12: 111-118.

_____ & Johansen, H.W., 1972. Morphology of Corallinaceae with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum* and *Neopolyporolithon*, gen. nov. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). Phycologia 11: 159-180.

_____ & MacIntyre, I., 1973. Crustose coralline algae: a reevaluation in the geological sciences. Bull. Geol. Soc. Amer. 84: 833-904.

_____ Masaki, T. & Akioka, H., 1974. *Ezo epiyessoense* a new parasitic genus and species of Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). Phycologia 13: 329-344.

Adey, W.H. & Vassar, J.M., 1975. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae. Phycologia 14: 55-69.

Agardh, C.A., 1824. System Algarum. Literis Berlingianis, Lund.

Alveal, K., 1970. Estudios ficoecológicos en la región costera de Valparaíso. Revista Biol. Mar. 14: 7-88.

_____ 1971. El ambiente costero de Montemar y su expresión biológica. Revista Biol. Mar. 14: 85-119.

_____ & Romo, H., 1977a. Consideraciones sobre la distribución vertical de la biota costera. Fundamentos para un nuevo esquema de zonación. Bol. Soc. Biol. Concepción 51: 25-39.

_____ 1977b. Estudios de la distribución vertical de la biota costera en el Seno de Reloncaví, Chile. Gayana 7: 1-28.

Areschoug, J.E., 1852. Ordo xii. Corallinae. En: Species, Genera et Ordines Algarum. (J.G. Agardh), Gleerup, Lund, vol. 2, pp. 337-720.

BOLD, H.C. & WYNNE, M.J., 1978. Introduction to the algae. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.

BROCK, R.E., 1979. An experimental study of the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure. Mar. Biol. 51: 381-388.

CABIOCH, J., 1971. Essai d'une nouvelle classification des Corallinacees actuelles. Compt.-Rend. Seances Commun. Acad. Sci. Colon 272: 1616-1619.

CHAPMAN, V.J., 1974. The marine algae of New Zealand. Part III. Rhodophyceae. Verlag J. Cramer, Germany.

DAWSON, Y., 1960. Marine red algae of Pacific Mexico. Part III. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. Pacif. Nat. 2: 1-125.

DAYTON, P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. Ecol. Mon. 45: 137-159.

DIXON, P.S., 1961. On the classification of the Florideae with particular reference to the position of the Gelidiaceae. Bot. Mar. 8: 1-16.

_____ 1973. Biology of the Rhodophyta. Otto Koeltz Science Publishers, Koenigstein.

DOTY, M.S., 1971. Measurements of water movement in reference to benthic algal growth. Bot. Mar. 14: 32-35.

DREW, K.M., 1954. The organization and interrelationships of the carposporophytes of living Florideae. Phytomorphology 4: 55-69.

ELLIS, J. 1755. An essay towards a natural history of the corallines... London (privately printed).

FORSTER, G.R., 1959. The ecology of *Echinus esculentus* L. quantitative distribution and rate of feeding. J. Mar. Biol. Assoc. UK 38: 361-367.

FOSLIE, M., 1898a. Some new or critical Lithothamnia. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 6: 1-19.

_____ 1899. New or critical calcareous algae. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 5: 1-34.

_____ 1900. Revised systematical survey of the Melobesieae. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 5: 1-22.

_____ 1898b. Calcareous algae from Fuegia. Svenska expeditionen till Magellans landerna 1895-1897. Bd. 3: 65-75.

_____ 1902. Botaniske sampling. Aarsb. for 1901. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 2: 1-11.

_____ 1905. Botaniske sampling. Aarsb. for 1904. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 3: 15-18.

_____ 1906a. Algologiske Notiser II. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 2: 1-28.

_____ 1906b. Botaniske sampling. Aarsb. for 1905. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 17-24.

_____ 1907a. Algologiske Notiser IV. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 6: 1-30.

_____ 1907b. Antarctic and subantarctic Corallinaceae Wissenschoftlige Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901-1903. Lithographisches Institut des Generalstabs, Stockholm.

_____ 1907c. Algologiske Notiser III. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 8: 1-34.

_____ 1908a. Algologiske Notiser V. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 7: 1-20.

_____ 1908b. Die Lithothamnien der Deutschen Sudpolar-Expedition 1901-1903. Botanik, Berlin 8: 204-219.

_____ 1909. Algologiske Notiser VI. Kongel. Norske Vidensk. Selsk. Skr. (Trondheim) 2: 1-63.

FRITSCH, F.E., 1965. The structure and reproduction of the algae. Vol. II. Cambridge Univ. Press, London.

GRAY, S.F., 1821. A natural arrangement of British plants. Vol. I Baldwin, Cradock & Joy, London.

GUILER, E.R., 1959a. Intertidal belt-forming species on the rocky coasts of Northern Chile. Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania 93: 5-18.

_____ 1959b. The intertidal ecology of the Montemar area, Chile. Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania 93: 165-183.

HAMEL, G. & LEMOINE, P., 1953. Corallinacees de France et d'Afrique du nord. Arch. Mus. Hist. Nat. Ser. 7, 1: 17-36.

HERRING, P.J., 1972. Observations on the distribution and feeding habits of some littoral echinoids from Zanzibar. J. Nat. Hist. 6: 169-175.

HEYDRICH, F., 1897. Corallinaceae, insbesondere Melobesieae. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 15(1): 34-70.

HIMMELMAN, J.H. & STEELE, D.H., 1971. Foods and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters. Mar. Biol. 9: 315-322.

HOWE, M.H., 1914. The marine algae from Peru. Torrey Bot. Club. vol. XV.

JOHANSEN, H.W., 1969. Morphology and systematics of coralline algae with special reference to Calliarthron. Univ. Calif. Publ. Bot. 49: 1-98.

_____ 1981. Coralline algae, a first synthesis. CRC Press, Florida.

JOHNSTON, G., 1842. A history of British sponges and Litophytes. W.H. Lizars, Edimburgh.

Kylin, H., 1928. Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. Acta Univ. Lund 24(4): 1-127.

_____ 1956. Die gattungen der Rhodophyceen. CWK Gleerups Forlag, Lund.

Lamarck, J. 1836. Histoire naturelle des animaux sans vertebres. Vol. 2 J.B. Bailliere, Paris., 2a ed.

Lamouroux, J.V., 1812. Extrait d'un memoire sur la classification des polypiers coralligenes, non entierement pierreux. Bull. Soc. Philom. Paris. 3(5): 181-188.

Lebednik, P.A., 1977. Postfertilization development in *Clathromorphum*, *Melobesia* and *Mesophyllum* with comments on the evolution of the Corallinaceae and the Cryptonemiales (Rhodophyta). Phycologia 16: 379-406.

Leighton, D.L., 1960. Studies of kelp grazing organisms. Univ. Calif. Inst. Mar. Res. Ref. 60: 28-37.

Lemoine, P., 1911. Structure anatomique des Melobesiees. Application a la classification. Ann. Inst. Oceanogr. 2: 1-213.

_____ 1913. Melobesiees. Revision de Melobesiees antarctiques. En: J. Charcot Deuxième Expedition Antarctique Française 1908-1910. Mason et Cie., Paris.

_____ 1920. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und der Feuerlande 1907-1909. vii. Les Melobesiees Kong. Svenska Vetenskapsaka. Handl.: 61: 1-17.

_____ 1928a. Sur la presence de *Lithophyllum orbiculatum* Fosl. dans la Manche et son attribution au genre *Pseudolithophyllum*. Rev. Algol. 4: 1-6.

_____ 1928b. Un nouveau genre de melobesiees: *Mesophyllum*. Bull. Soc. Bot. France 4: 251-254.

Levring, T., 1943. Die Corallinaceen der Juan Fernandez-Insel. In: Skottsberg, C. (ed.) Natural History of Juan Fernandez and Eastern Island. pp. 754-757. Almqvist & Wiksells, Uppsala.

Linnaeus, 1758. Systema Naturae. L. Salvii, Holmiae, 10a ed. Vol. i.

Link, H.F., 1834. Ann. Sci. Nat. (Paris) 2: 321-331.

Littler, M.M., 1972. The crustose Corallinaceae. Oceanogr. Mar. Biol. 10: 311-347.

_____ 1973a. The population and community structure of Hawaiian fringing reef crustose Corallinaceae (Rodophyta, Cryptonemiales). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 11: 103-120.

_____ 1973b. The distribution, abundance and communities of deepwater Hawaiian crustose Corallinaceae. Pacific Sci. 27: 281-289.

_____ 1973c. The productivity of Hawaiian fringing reef crustose Corallinaceae and an experimental evaluation of production methodology. Limnol. & Oceanogr. 18: 946-952.

_____ 1976. Calcification and its role among the macroalgae. Micronesica 12: 27-41.

_____ & Doty, M.S., 1975. Ecological components structuring the seaward edges of tropical Pacific reefs: the distribution, communities and productivity of *Porolithon*. J. Ecol. 63: 117-129.

_____ & Mason, L.R., 1943. *Geniolithon* and *Neogoniolithon* two genera of crustaceous corallina algae. Proc. Natl. Acad. usa 29: 87-92.

Skottsberg, C., 1922. Botanische ergebnisse der Schwedischen expedition nach Patagonien und der Feuerlande 1907-1909. Marine algae 1: Rhodophyceae. Kongl. Svenska Vetenskapsaka. Handl. 63: 1-67.

Slocum, C.J., 1980. Differential susceptibility to grazers in two phases of an intertidal alga: advantages of heteromorphic generations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 46: 99-110.

Smith, G.M., 1964. Marine algae of the Monterrey Península. Stanford Univ. Press, Stanford, California.

Steneck, R.S., 1982. A limpet - coralline alga association: adaptations and defenses between a selective herbivore and its prey. Ecology 63: 502-522.

_____ 1983. Escalating herbivory and resulting adaptative trends in calcareous algal crusts. Paleobiology 9: 44-61.

_____ & Adey, W., 1976. The role of environmental in control of morphology in *Lithophyllum congestum*, a caribbean algal ridge builder Bot. Mar. 19: 197-215.

Stephenson, T.A. & Stephenson, A., 1972. Life between tide marks on rocky shores. Freeman, W.H. and Company, San Francisco.

Suneson, S., 1943. The structure, life history and taxonomy of the Swedisch Corallinaceae. Acta Univ. Lund 39(9): 1-66.

Taylor, W.R., 1938. Algae collected by the "Hassler", "Albatross" and Schmitt expeditions. II Marine algae from Uruguay, Argentina, the Falkland islands and the Strait of Magellan. Pap. Michigan Acad. Sci. 24: 127-164.

Townsend, R.A., 1979. Synarthrophyton, a new genus of Corallinaceae (Cryptonemiales, Rhotophyta) from the Southern hemisphere. J. Phycol. 15: 251-259.

_____ 1981. Tetrasporangial conceptacle development as a taxonomic character in the Mastophoroideae and Lithophylloideae (Rhodophyta). Phycologia 20: 407-414.

Vance, R.R., 1979. Effects of grazing by the sea urchin, *Centrostephanus coronatus*, on prey community composition. Ecology 60: 537-546.

WOELKERLING, W.J., 1978. *Mastophoropsis canaliculata* (Harvey in Hooker) gen. et comb. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) in Southern Australia. Brit. Phycol. J. 13: 209-225.

_____ 1980a. Studies on *Metamastophora* (Corallinaceae, Rhodophyta). I. *M. flabellata* (Sounder) Setchell. Morphology and anatomy. Brit. Phycol. J. 15: 201-225.

LUBCHENCO, I. & CUBIT, J., 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variation in herbivory. Ecology 6: 676-687.

LUNING, K., 1981. LIGHT. En: C.S., Lobban & Wynne, M.J. (ed.) The biology of seaweeds. pp. 326-355. Univ. Calif. Press, California.

MASAKI, T., 1968. Studies on the Melobesioideae of Japan. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 16: 1-80.

MASON, L.R., 1953. The crustaceous coralline algae of the Pacific coast of the United States, Canada and Alaska. Univ. Calif. Publ. Bot. 26: 313-389.

NEUSHUL, M., 1972. Functional interpretation of benthic marine algal morphology. In: I., Abbott & Kurogi, M. (ed.) Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific. pp. 47-74.

NICHOLS, M.B., 1908. Contributions to the knowledge of the California species of crustaceous corallines. I. Univ. Calif. Publ. Bot. 5: 341-348.

NORRIS, R.E., 1957. Morphological studies on the Kallymeniaceae. Univ. Calif. Publ. Bot. 28: 251-333.

PAINE, R.T., & VADAS, R.L., 1969. The effects of grazing by sea urchin *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. Limnol. Oceanogr. 14: 710-719.

PALLAS, P.S., 1766. *Elenchus zoophytorum*. P. Van Cleef, La Haye.

PHILIPPI, R.A., 1837. Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. Arch. Naturgesch. 1: 387-393.

PUESCHEL, C.M., & COLE, K.M., 1982. Rhodophycean pit-plugs: An ultrastructural survey with taxonomic implications. Amer. J. Bot. 69: 703-720.

RAFFAELLI, D., 1979. The grazer-algae interaction in the intertidal zone of New Zealand rocky shores. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 38: 81-100.

RAMUS, I., 1969. Pit-connection formation in the red alga Pseudogloiophloea. J. Phycol. 5: 57-63.

RAY, J., 1724. Synopsis methodica Stiripium Britannicarum. London, 3a. ed.

ROSANOFF, S., 1866. Recherches anatomiques sur les Melobesiees. Mem. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 12: 1-112.

SETCHELL, W.A., 1943. *Mastophora* and Mastophoreae: genus and subfamily of the Corallinaceae. Proc. Natl. Acad. USA 29: 127-135.

_____ 1980b. Studies on *Metamastophora* (Corallinaceae, Rhodophyta) II. Systematics and distribution. Brit. Phycol. J. 15: 227-245.

_____ 1983a. A taxonomic reassessment of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. Brit. Phycol. J. 18: 299-328.

_____ 1983b. A taxonomic reassessment of *Lithothamnium* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippi's original collections. Brit. Phycol. J. 18: 165-197.

YENDO, K., 1902. Enumeration of corallinaceous algae hitherto known from Japan. Bot. Mag. (Tokyo) 16: 185-196.

INDICE DE TERMINOS CLAVE

arrecife (pgs.) 20, 33, 38, 39, 40.
ártico(a) (pg.) 36.
articulada(s, o,) (pgs.) 20, 22, 27, 29, 30.
carpogonio, rama carpogonial (pgs.) 20, 22, 25, 26.
célula auxiliar (pgs.) 20, 25, 26.
ciclo de vida (pg.) 22.
cobertura (pgs.) 23, 38.
complejo carpogonial (pg.) 26.
conceptáculo(s) (pgs.) 20, 22, 23, 25, 26, 27, 30, 31, 32, 33, 38.
continente antártico, Antártica (pgs.) 24, 35, 41.
Corallinaceae (pgs.) 20, 22, 25, 26, 27, 33, 34, 37.
crecimiento (pgs.) 20, 22, 23, 24, 38.
distribución (pgs.) 20, 23, 25, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42.
endemismo (pg.) 36.
epitalo (pgs.) 22, 31, 32, 40.
expediciones (pgs.) 24, 41.
fotoperíodo (pgs.) 38, 39.
genícula(s) (pgs.) 20, 27, 29.
hipotalo (pgs.) 20, 31, 32, 33.
intensidad luminosa (pgs.) 38, 39.
intergenícula(s) (pg.) 20.
intermareal(es) (pgs.) 20, 23, 24, 25, 42.
melobesioides (pgs.) 20, 24, 25, 30, 32, 33, 34.
meristema (meristemático) (pgs.) 22, 27, 28, 31, 40.
monocarpogonial (pg.) 34.
movimiento de agua (pgs.) 24, 39, 40.
multiporado(s) (pg.) 23.
no-articulada(s) (pgs.) 20, 24, 27, 29, 30.
pastoreo, pastoreadores (pgs.) 24, 39, 40.
perítalo, peritálico (pgs.) 20, 22, 29, 31, 32, 33.
pit-connections (pgs.) 20, 26, 29, 31, 33.
policarpogonial (pgs.) 33, 34.
productividad (pgs.) 38.
rodolitos (pgs.) 40, 41.
subantártica (pgs.) 35, 36, 41.

subártico (pgs.) 36, 37, 38, 39.
subfamilia (pgs.) 24, 26, 27, 29, 31, 33.
submareal(es) (pgs.) 20, 24, 32.
subtropical (pg.) 37.
sustrato (pgs.) 24, 41.
temperatura (pgs.) 24, 36, 37, 38, 39.
(tetra)sporangio, tetraspora(s) (pgs.) 27, 31, 32, 38.
tropical (pgs.) 24, 36, 37, 38, 40.
uniporado(s) (pg.) 23.
variabilidad morfológica (pgs.) 24, 41.

Meneses-C, I. 1987. "STATE OF THE ART IN THE STUDY OF CRUSTOSE CORALLINE ALGAE." *Gayana* 43, 19–46.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/91316
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/98676

Holding Institution
New York Botanical Garden, LuEsther T. Mertz Library

Sponsored by
The LuEsther T Mertz Library, the New York Botanical Garden

Copyright & Reuse
Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://biodiversitylibrary.org/permissions

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 18 April 2023 at 05:02 UTC