

**Características estructurales del cistocarpo
de *Gelidium serrulatum* J. Agardh (Gelidiales,
Rhodophyta)**

**Structural characteristics of the cystocarp of
Gelidium serrulatum J. Agardh (Gelidiales,
Rhodophyta)**

Rómulo E. Loayza Aguilar

Escuela de Biología en Acuicultura, Universidad Nacional del Santa. Chimbote, PERÚ.
rloayza@uns.edu.pe

Resumen

Gelidium serrulatum es una Rhodophyta endémica de la costa este del mar Caribe que, por la calidad del agar, podría ser manejada, de allí su importancia. El conocimiento taxonómico de esta especie se basa en aspectos externos, pero su morfología externa cambia en el laboratorio; por ello, se propuso estudiar en las características del cistocarpo, que es una de las estructuras más estables de las agarofitas. Se colectaron organismos en punta Guarapo del Caribe venezolano, realizándose cortes histológicos y criofractura para microscopía electrónica de barrido. El cistocarpo es biconvexo, biostiolar y bilocular, con compartimientos simétricos. Su región cortical tiene una sola capa de células y la subcortical 5-6 filas, que proyectan filamentos corticales perpendiculares al carposporofito. Son estructuras provistas de una cutícula y los ostiolas se presentan taponados. Presenta carpogonios intercalares en la región subcortical, fructificando varios en un mismo cistocarpo, y los carposporangios son individuales.

Palabras clave: cistocarpo, carpogonio, *Gelidium serrulatum*, Gelidiales.

Abstract

Gelidium serrulatum is a Rhodophyta endemic to the east coast of the Caribbean Sea which, due to the quality of the agar, could be managed, hence its importance. The taxonomic knowledge of this species is based on external aspects, but its external morphology changes in the laboratory; therefore, it was proposed to study the characteristics of the cystocarp, which is one of the most stable structures of the agarophytes. Organisms were collected in Punta Guarapo of the Venezuelan Caribbean, with histological sections and cryofracture for scanning electron microscopy. The cystocarp is biconvex and bilocular, with symmetrical compartments. Its cortical region has a single layer of cells and the subcortical 5-6 rows, which project cortical filaments perpendicular to the carposporophyte. They are structures equipped with a cuticle and the ostioles are plugged. It presents intercalary carpogones in the subcortical region, fruiting several in the same cystocarp, and the carposporangia are individual.

Keywords: cystocarp, carpogonium, *Gelidium serrulatum*, Gelidiales.

Citación: Loayza, R. 2019. Características estructurales del cistocarpo de *Gelidium serrulatum* J. Agardh (Gelidiales, Rhodophyta). *Arnaldoa* 26 (2): 675-688 <http://doi.org/10.22497/arnaldoa.262.26210>

Introducción

No obstante que el género *Gelidium* fue establecido en el año 1813 por Lamouroux (Santelices & Montalva, 1983; Santelices, 1988), sin embargo, la taxonomía de las Gelidiaceae, e incluso del Orden Gelidiales, sigue siendo clarificada (Santelices & Montalva, 1983; Santelices, 1991; Norris, 1992; Craig & Freshwater, 1997). Este género es tipificado como uno de los más polimórficos de las Florideophyceae (Akatsuka, 1986) y nomenclatural y taxonómicamente el más confuso de las algas rojas (Dixon & Irvine, 1961; 1966 in Kapraun, 1980; Bold & Wynne, 1985).

En general, las especies de *Gelidium* son consideradas muy importantes para la industria de los coloides, por ser productoras de agar de alta calidad (Duddington, 1966; Chapman, 1970; Etcheverry, 1986; Rodríguez & Espinosa, 1987; Santelices, 1988; Desikachary *et al.*, 1990a; Souza & Oliveira, 1990; Salinas, 1991; Jensen, 1993; Iha, 2014); sin embargo, Craigie & Leigh (1978), Etcheverry (1958, 1986) y Santelices & Stewart (1985), advierten que es de suma importancia precisar taxonómicamente las especies de algas en explotación, por ser la base para realizar una eficiente administración y utilización del recurso, además de tener la seguridad y garantía de estar

utilizando correctamente la especie.

Gelidium serrulatum es una agarofita descrita para Venezuela en 1847 por J. C. Agardh (Ganesan, 1978), considerada endémica del Mar Caribe (Aponte, 1985; Ganesan, 1989), y en base a estudios preliminares de carácter bioecológico (González, 1977; Lemus & Aponte, 1987) y de su agar (Aponte, 1987; Lemus *et al.*, 1991; Loayza, 1994), representa una valiosa alternativa para la industria de este ficocoloide en este país (Loayza & Lemus, 1994). Este contexto ha despertado interés por estudiar a *G. serrulatum*, principalmente desde otros enfoques no florísticos, para impulsar su aprovechamiento económico en beneficio del país (Gómez, 2017).

Los estudios taxonómicos realizados en *G. serrulatum* por Taylor (1960), Gessner & Hammer (1967), Hammer & Gessner (1967), Ríos de (1972), Richardson (1975), Ganesan (1983), Aponte (1985) y Rodríguez (1991), están referidos básicamente a las características morfológicas externas, sin embargo, éstas pueden cambiar, dependiendo de las condiciones del ambiente, como ha podido ser observado en estudio de cultivos de la especie bajo condiciones de laboratorio, y en la morfología apical de *Gelidium sclerophyllum* (Rodríguez & Santelices, 1993 *in* Rodríguez & Rivas, 1995), debido probablemente a su gran plasticidad fenotípica (Iha, 2014). Es posible por tanto, que este comportamiento pueda presentarse en condiciones naturales, lo que podría conducir a confundirla con otra especie.

En tanto, las especie de los géneros *Gelidium* y *Pterocladia* son los más cercanos morfológicamente, se han realizado intentos para establecer patrones estructurales para diferenciar las especie, como la arquitectura de la célula apical (Dawson,

1966; Dawes, 1986; Rodríguez & Santelices, 1987,1988; Santelices, 1988; Rodríguez & Rivas-Lechuga, 1993), la presencia y posición relativa de las rizinas internas y forma de las células medulares (Joly, 1965; Dawson, 1966; Abbott & Dawson, 1978; Dawes, 1986; Okamura *et al.*, 1934 *in* Santelices, 1991), el patrón de dimensión y ramificación de los ejes, la presencia de soros (Santelices & Stewart, 1985), la forma y orientación de las células corticales (Akatsuka, 1986), y la estructura del cistocarpo (Dixon & Irvine, 1977; Zhang & Enzhan, 1988; Fredriksen & Rueness, 1990; Santelices, 1988, 1991; Ponce-Márquez *et al.*, 2009). De todos ellos, a criterio de Fan (1961), Okamura (1934 *in* Santelices, 1976), Rodríguez & Santelices (1988) y Santelices (1988, 1991), sólo la estructura del cistocarpo es reconocida como característica notablemente constante en la segregación de las especies de éstos géneros.

Teniendo en cuenta estos antecedentes, se propuso en el presente trabajo estudiar la estructura del cistocarpo de *G. serrulatum*, como contribución a su ubicación taxonómica exacta, aun cuando su morfología externa pueda variar, aportando así información básica para su futuro manejo.

Material y métodos

Los cistocarpos de *Gelidium serrulatum* proceden de un lote de talos colectados del sustrato rocoso de la zona intermareal, entre marzo de 1992 y enero de 1994, en Punta Guarapo, ubicada en el Mar Caribe al oriente de Venezuela (Fig. 1), y conservados en formaldehído al 4% en agua de mar en el Laboratorio de Biología Marina del Instituto Oceanográfico de Venezuela de la Universidad de Oriente.

Se seleccionaron los talos femeninos más representativos, y se procedió a sepa-

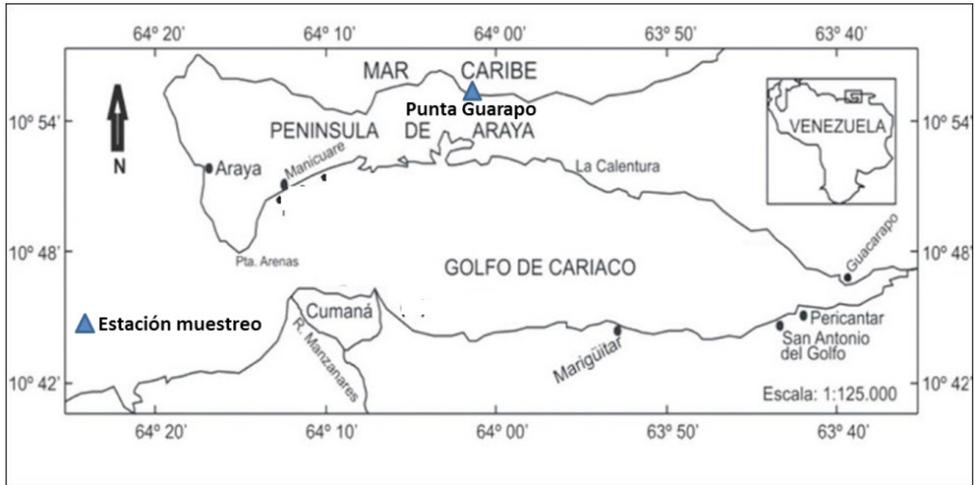


Fig. 1. Ubicación geográfica de la estación de muestreo.

rar y limpiar las pínulas conteniendo cistocarpos, a cuyas estructuras se les practico cortes histológicos adoptando la técnica descrita por Aponte (1985, 1987), Lemus & Ganesan (1977), Rodríguez (1991) y Velásquez (1981). Para ello, un grupo de pínulas fueron incluidas en anilina azul al 1% por 24 horas, las que luego de lavarlas con agua destilada, se las acidificó con HCl al 1%, y se procedió a realizar cortes de un grosor promedio de 25 μm utilizando un micrótopo de congelación Letiz Wetzler. Las observaciones microscópicas fueron fotografiadas con una cámara fotográfica Pentax-Z-10 incorporada un microscopio y película AGFA blanco y negro de 100 ASA. Otro grupo de pínulas, utilizando la técnica convencional de criofractura reportada por Tanaka & Naguro (1981), fueron preparadas para su análisis ultraestructural mediante microscopía electrónica de barrido. La post-fijación se realizó en una solución de tetróxido de Osmio (OsO_4) al 5%, la deshidratación en una batería creciente de etanol, el secado en un secador de punto crítico y el recubrimiento de las muestras fracturadas con Platino-Paladio en un evaporador de metales. Las observaciones

se hicieron en un microscopio electrónico de barrido Hitachi B-800, y las micrografías tomadas en película Agfa de 120 mm, blanco y negro de 100 ASA.

Resultados

La apariencia externa del cistocarpo de *G. serrulatum* es de carácter biconvexo y biostioilar, ubicándose el ostiolo en una depresión central en cada una de las caras de la pínula reproductiva (Fig. 2). Se aprecia también que las pínulas reproductivas pueden contener más de dos cistocarpos en serie lineal. En la micrografía de la parte derecha de la misma figura se observa que los espacios loculares de los cistocarpos están ocupados por una sustancia mucilaginosa.

Los cistocarpos están protegidos por una cutícula que los recubre completamente (Fig. 3a), las células corticales (cc), vistas desde la superficie con micrografía electrónica, son pequeñas, ovaladas y dispuestas en forma irregular (Fig. 5a), e internamente, vistas con microscopio simple, son de forma ahusada y dispuestas en una sola capa (Fig. 3b). Se presenta una capa de células subcorticales (csc) constituida por 5-6

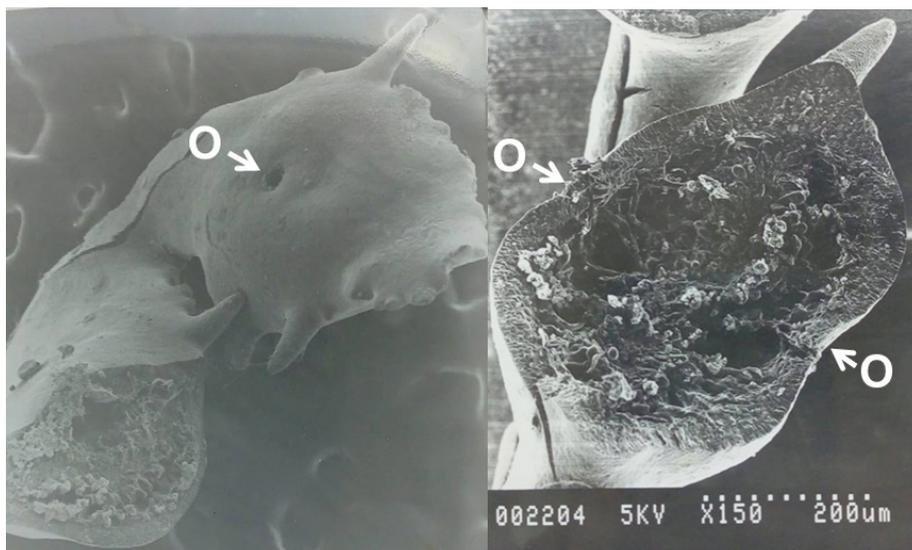


Fig. 2. Naturaleza biconvexa y biostiolar del cistocarpio de *G. serrulatum* (O = ostiolo).

filas de células de forma poligonal y más pequeñas que las corticales (Fig. 3b).

Las regiones ostiolares se encuentran taponadas por una papila (P), que se rompe en su momento para la liberación de las carposporas. El carposporofito se observa como placenta central, que divide en dos compartimentos simétricos al cistocarpio (Fig. 3b). La placenta central vista en microscopio de luz visible, presenta engrosamientos a cortas distancias, provistos de halos (h) y unidos por un filamento

central (FC) (Fig. 3b). Los elementos que conforman la placenta central son las células del filamento central (Fig. 3c), el carposogonio fertilizado (c) generando filamentos gonimoblásticos (gm), que se fusionan con las células nutritivas (cn), pequeñas y dispuestas en hilera, para dar origen a los carposporangios (C). Los carposporangios son uniloculares, de forma clavada u ova-da, hacia uno y otro lado de los lóbulos (Fig. 3d).

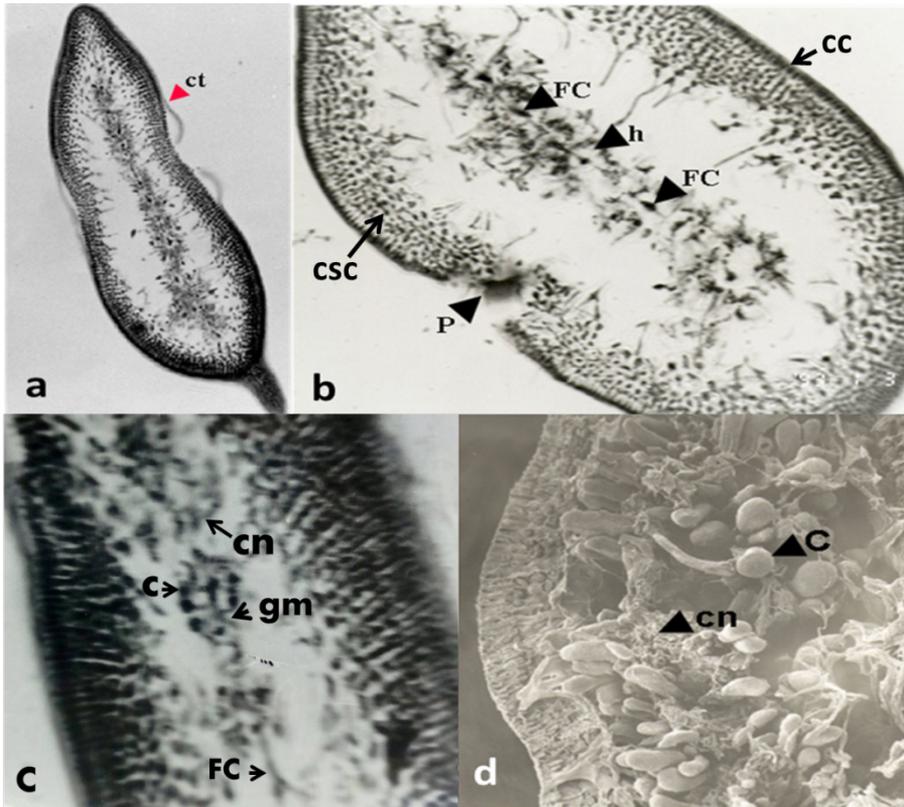


Fig. 3. Sección longitudinal del cistocarpo de *G. serrulatum*: cutícula (ct), células corticales (CC), células subcorticales (csc), región ostiolar y papila (P), placenta central: filamento central (FC), halo (h), filamentos del gonimoblasto (gm), carposporangios iniciales (c), carposporangios maduros (C), y células nutritivas (cn) (a, b, c: fotografía, d: micrografía).

Es típico encontrar células muy alargadas, denominadas filamentos corticales (fc) que parten de la fusión de dos células de la última fila de subcorticales, desarrollándose perpendicularmente a la placenta central, y que llegan a fusionarse con células especiales del carposporofito (cec) (Fig. 4).

En la zona subcortical del cistocarpo se presentan muchos carpogonios de tipo intercalar, los que se fusionan con las células de soporte, proyectando sus largos tricógonos hacia la superficie externa (Fig. 5a).

La parte del talo, inmediatamente basal

del cistocarpo, presenta las rizinas internas concentradas en la región medular.

Discusión

Las características externas del cistocarpo de *G. serrulatum*, su aspecto biconvexo, la presencia de un ostiolo en cada una de sus caras, así como el carácter interno bilocular, son señalados como elementos estructurales propios del género *Gelidium* por Newton (1931), Taylor (1945), Fan (1961), Dawson (1966), Dixon & Irvine (1977), Santelices & Stewart (1985), Hommersand & Fredericq (1988), Desikachary *et al.* (1990b), Fredriksen & Rueness (1990),

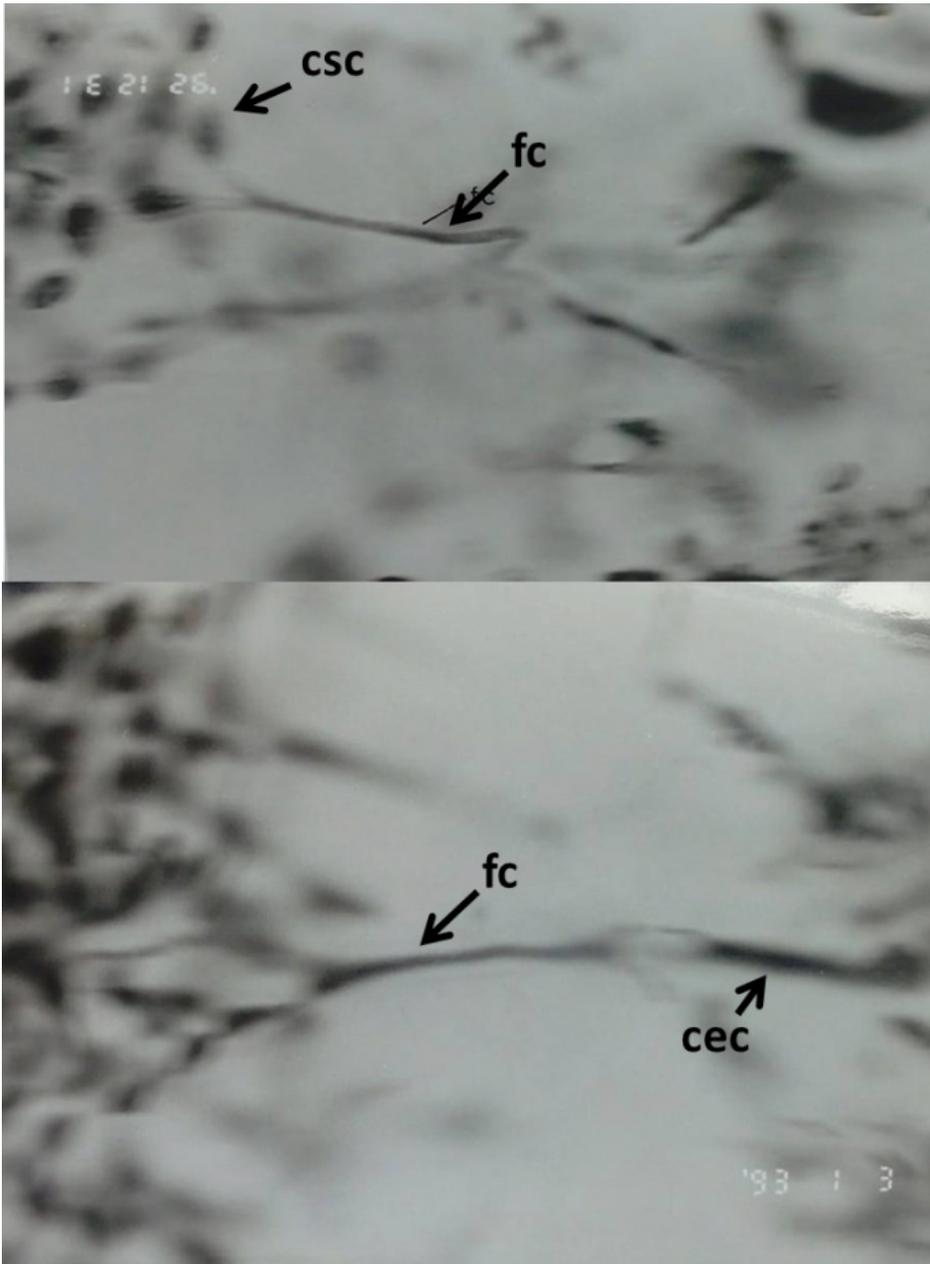


Fig. 4. Sección longitudinal del cistocarpo de *G. serrulatum*: detalles de la presencia de filamentos corticales (fc) formados a partir de células subcorticales (csc) y fusión con células especiales del carposporofito (cec).

Santelices (1988, 1991) y Ponce-Márquez *et al.* (2009). Esta característica permite diferenciarla de otras especies muy cercanas

morfológicamente, como de *Pterocliadiella caerulescens*, que posee un cistocarpo solitario y unilocular (Rodríguez *et al.*, 2016).

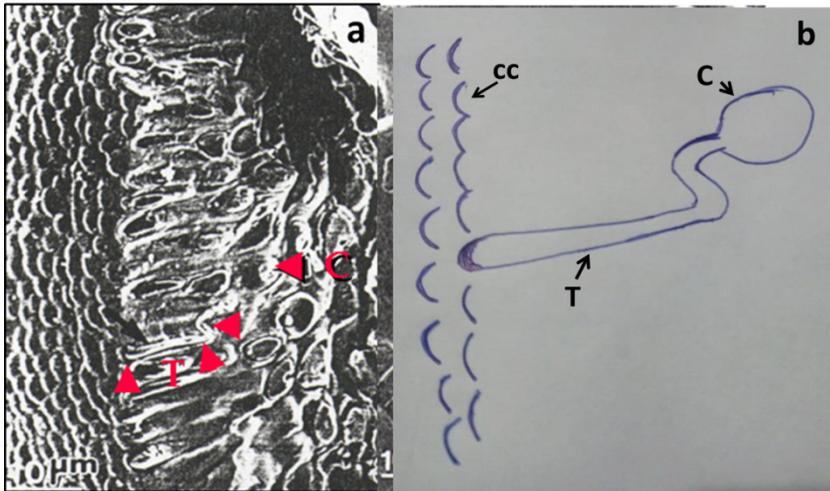


Fig. 5. Cistocarpo de *G. serrulatum*: a) micrografía de células corticales (cc), carpogonio intercalar (C) y tricógino (T), b) representación del carpogonio y tricógino.

Santelices (1991) señala que el septum central o filamento central, es una estructura propia de los cistocarpos de género *Gelidium*, por lo que, dadas las evidencias para el caso de *G. serrulatum*, esta estructura podría ser derivada de las células corticales, para cumplir una función básicamente de soporte para el desarrollo del carposporofito, en tanto éstas células no se fusionan con las propias del carposporofito, como se aprecia en las Figs. 3c, d. Estos células nutritivas organizadas en un núcleo en torno al filamento central, también se encuentran en *Pterocliadiella caerulescens* (Rodríguez *et al.*, 2016), pero son mucho menos evidentes que el *G. serrulatum* (Fig. 3).

En cuanto a la cutícula que rodea el cistocarpo de *G. serrulatum* (Figs. 3a), Hommersand & Fredericq (1990) señalan que esta estructura está presente en algunas algas rojas, en donde cumpliría la función de membrana permeable diferenciada, permitiendo el paso de moléculas pequeñas, pero reteniendo las moléculas grandes producidas por fotosíntesis, sustancias que estarían orientadas a la formación y

mantenimiento del carposporofito.

Según Hommersand & Fredericq (1990), los cistocarpos de la mayoría de las algas rojas están divididos en tres compartimientos: a) el tejido fotosintético externo, b) el tejido gametofítico interno modificado, no fotosintético, y c) el carposporofito. El primero consta de tejido cortical no modificado del sistema vegetativo, más algún tejido fotosintético secundario (con cloroplastos funcionales) generado antes o después de la fertilización, que se desarrolla perpendicular al carposporofito, los que son denominados filamentos corticales por Desikachary *et al.* (1990a) y Santelices (1991). Estos filamentos también apreciados en *G. serrulatum* (Fig. 4) y *Gelidium maggsiae* (Rico & Guiry, 1997), y de acuerdo con Hommersand & Fredericq (1988), estarían cumpliendo una función estrictamente nutricional, tomando en cuenta que estas estructuras serían una manifestación morfológica de la interacción entre el gametofito y carposporofito (Hommersand & Fredericq, 1990), considerados hospedante y parásito, respectivamente.

Según Morris (1967), Dawes (1986) y Desikachary *et al.* (1990b), el filamento carpogonial en las Gelidiales y en particular en *Gelidium* (Dawson, 1966; Desikachary *et al.*, 1990a), es una célula única localizada entre las células corticales y constituidas por un carpogonio **sésil con un largo** tricógino, siendo fácil de distinguir debido a que se tiñe fuertemente. Por otro lado, Santelices (1988) señala que en este grupo de algas pueden formarse carpogonios **sésiles e intercalares, y según** Fritsch (1977), la rama carpogonial está formada por tres células. Hommersand & Fredericq (1988) afirman que en *G. pteridifolium* siempre se evidencian carpogonios intercalares, y que los carpogonios **sésiles parecen ser no funcionales, en la medida que no encontraron evidencias de fusión con las células de soporte.**

Con referencia a lo anterior, en *G. serrulatum*, y dada la presencia de carpogonios intercalares (Fig. 5), la condición más importante que induce a la formación de gonimoblastos en esta especie, sería la fusión del carpogonio con las células de soporte.

En relación al tricógino es poco lo que se conoce, por esa razón Pueschel (1990) señala que sobre esta estructura se requiere más estudios referidos a su formación, fijación y penetración del espermio, su migración y la tabicación luego de la fertilización. Al respecto, Broadwater & Scott (1982 *in* Pueschel, 1990) de manera general sostienen que se trata de una estructura cubierta con material poco consolidado, importante en la receptividad del espermio. De este modo, la característica del tricógino, de ser largo, como se observa en *G. serrulatum* (Fig. 5), podría considerarse como una característica de la especie.

Luego de la fertilización, los carpogonios se fusionan con las células de soporte y

migran hasta la placenta central en donde, coincidiendo con lo señalado por Dawson (1966), Dawes (1986), Hommersand & Fredericq (1988) y Desikachary *et al.* (1990a), se hacen irregulares y multicelulares. Fan (1961) refiere que paralelamente al desarrollo del carpogonio se forman pequeñas células nutritivas en cadenas (como se aprecian en la Fig. 3d de *G. serrulatum*), las que de acuerdo a Hommersand & Fredericq (1988) son generadas de la parte interior de los filamentos de tercer orden, denominado centro de procesamiento de nutrientes por Hommersand & Fredericq (1990). El reporte de Santelices (1991) refuerza lo observado en *G. serrulatum* en cuanto a la fusión de las células nutritivas con los filamentos gonimoblásticos iniciales para dar lugar a los carposporangios, que se desarrollan en ambas direcciones de la placenta central.

La manera de producirse los carposporangios en las Gelidiaceae varían: Fan (1961) y Kylin (1956 *in* Fredriksen & Rueness, 1990) observaron en general, que en *Pterocladia* éstos se desarrollan en cadenas cortas, y en *Gelidium* como individuales; sin embargo, Santelices (1991) señala que en *G. galapagensis* las carpósporas se generan como únicas y directamente de los gonimoblastos iniciales, en tanto que *G. pteridifolium* las esporas son producidas en racimos, y en *G. amansii* en racimos en el extremo de un proceso alargado. Dados estos antecedentes, la disposición de los carposporangios maduros en *G. serrulatum* (Fig. 3d) podría ser una característica útil en la segregación genérica y específica.

La naturaleza biconvexa observada en los cistocarpos de *G. serrulatum*, tomando en consideración lo señalado por Santelices (1988, 1991) para otras especies de ese género, serían debido a la producción de carpósporas y al alargamiento de los fila-

mentos corticales, que originan un enmarañado en la matriz locular. Como se puede apreciar en la micrografía electrónica (Fig. 2), el mucílago que ocupa espacios locales en los cistocarpos de *G. serrulatum*, también estaría contribuyendo con la forma biconvexa de éste. Por otro lado, y aunque no ha sido posible encontrar información que contribuya a explicar la función que cumple dicho mucílago, es posible que juegue papel importante en minimizar la desecación del carposporofito, y además en el almacenamiento de sustancias nutritivas producidas por el tejido gametofítico o las incorporadas desde el ambiente, y que estarían orientadas al desarrollo y mantenimiento de la estructura parásita.

Sería importante analizar la composición química del mucílago antes señalado, ya que podría tratarse de agar, y por ello explicar las diferencias en el rendimiento de este ficocoloide entre fases reproductivas, encontradas en otras especies del género.

En *G. pteridifolium*, Hommersand & Fredericq (1988) no encontraron rizinas internas en la región fértil, característica que es compartida con las observaciones hechas en *G. serrulatum* en el presente estudio, sin embargo, en esta última especie, y a diferencia de lo apreciado en el resto del tejido vegetativo, la porción inmediata del tallo que sostiene al cistocarpo, presenta rizinas internas concentradas hacia la zona medular, carácter que debería ser profundizado en estudio a objeto de determinar su valor como criterio taxonómico. Las rizinas en *Gelidium coarctatum* se presentan copiosas concentradas en la médula externa y la corteza interna del talo, o razonablemente importantes en *Gelidium floridanum*, *G. microdontioum* (Iha et al., 2016).

Conclusiones

El cistocarpo de *Gelidium serrulatum* es biconvexo, biostiolar y bilocular, con compartimientos simétricos, con matriz mucilaginoso. Su región cortical tiene una sola capa de células, y la subcortical con 5-6 filas, que proyectan filamentos corticales perpendiculares al carposporofito. Son estructuras provistas de una cutícula y los ostiolos se presentan taponados. Poseen carpogonios intercalares en la región subcortical, fructificando varios en un mismo cistocarpo, y provistos de un largo tricogino, y los carposporangios son producidos individualmente.

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos al Doctor Andrés Lemus y Doctor D. Arrieché, ambos pertenecientes a la Universidad de Oriente (Núcleo Sucre), de Venezuela, por su valiosa contribución con el desarrollo del trabajo.

Contribución de los autores

R. E. L.A.: Concepción del trabajo, obtención de muestras en campo, preparación de las muestras, toma de fotografías y micrografías, redacción del borrador original y correcciones finales.

Conflictos de intereses

El autor declara no tener conflictos de intereses.

Literatura citada

- Abbott, I. & E. Dawson.** 1978. How to know the seaweeds. Ws. C. Browns Comp. Publ., Iowa, 141 p.
- Akatsuka, I.** 1986. Japanese Gelidiales (Rhodophyta), especially *Gelidium*. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 14: 171-263.
- Aponte, M.** 1985. Evaluación taxonómica de las algas marinas de la costa norte de la Isla Margarita, Venezuela. Tesis M Sc., Inst. Oceanog. Venez., Univ. Oriente. Cumaná, Venezuela. 394 p.

- Aponte, M.** 1987. Localización de algunos bancos de agarofitas de los estados Sucre y Nueva Esparta, reconocimiento de las especies y características de los agares obtenidos de las mismas. *Inst. Oceanog. Venez. Univ. Oriente – CONICYT. Cumaná, Venezuela*, 73 p.
- Bold, H. & M. Wyne.** 1985. Introduction to the algae: structure and reproduction. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 720 p.
- Chapman, V.** 1970. Seaweeds and their uses. 2da edic. Methuen and Co. Ltd. London. 304 p.
- Craig, J. & D. Freshwater.** 1997. Molecular systematics of the Gelidiales: inferences from separate and combined analyses of plastid rbcL and nuclear SSU gene sequences, *European Journal of Phycology*, 32:4, 343-352. <https://doi.org/10.1080/09670269710001737279>
- Craigie, J. & C. Leigh.** 1978. Carrageenans and agars. *In Handbook of phycological methods physiological and Biochemical Methods*, Hellebust, A.; Craigie, J. (eds.), pp.109-131. Cambridge Univ. Press.
- Dawes, C.** 1986. Botánica Marina. Ed. Limusa, S, A., México. 637p.
- Dawson, E.** 1966. Marine Botany: an introduction. Holt, Reinhart and Winston, Inc. USA. 371 p.
- Desikachary, T.; V. Krishnamurthy & S. M. Balakrishnan.** 1990a. Rhodophyta: II-Taxonomy Part, Part II A: Palmariales to Gelidiales, pp. 191-212. Madras Science Foundation. Madras. 289p.
- Desikachary, T.; V. Krishnamurthy & S. M. Balakrishnan.** 1990b. Rhodophyta. Part. 1: General Part. Madras Science Foundation. Madras. 289 p.
- Dixon, P. & E. Irvine.** 1977. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemalionales, Gigartinales. Britain Museum (Nat. Hist.). London. 252 p.
- Duddington, C.** 1966. Seaweeds and other algae. Faber and Faber Ltd. London. 207 p.
- Etcheverry, H.** 1958. Algas marinas chilenas productoras de ficocoloides. *Rev. Biol. Mar.* 7 (1 y 2): 153-174.
- Etcheverry, H.** 1986. Algas marinas bentónicas de Chile. *Ofic. Reg. Cs. Téc. UNESCO. Montevideo*, 379 p.
- Fan, K.** 1961. Morphological studies of the Gelidiales. *In University of California Pub., Botany*. Papenfus, C.; Foster, A.; Proskauer, J. (eds.). 32 (5): 315-368.
- Fredriksen, S. & J. Rueness.** 1990. Culture studies on *Pterocladia mealnoidea* (Schousboe ex Bornet) comb. Nov. (Gelidiales, Rhodophyta). *Phycologia* 29(2):182-190.
- Fritsch, F.** 1977. The structure and reproduction of the algae. vol. II: Foreword, Phaeophyceae, Rhodophyceae, Myxophyceae. Cambridge Univ. Press. 939 p.
- Ganesan, E.** 1978. Reseña histórica, catálogo y distribución de las microalgas bentónicas y fanerógamas marinas citadas para Venezuela. Trabajo Ascenso, Univ. Oriente. Cumaná, Venezuela. 226 p.
- Ganesan, E.** 1983. Evaluación de la flora macrobentónica (microalgas y fanerógamas marinas) de la Cuenca Tuy-Cariaco, Venezuela. *Bol. Inst. Oceanográfico Universidad Oriente* 22 (1 y 2): 145-175.
- Ganesan, E.** 1989. A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela. Fondo Edit. CONICYT. Caracas, Venezuela, 237 p.
- Gessner, F. & L. Hammer.** 1967. Die litorale algenvegetation an den Kusten von Ost-Venezuela. *Inst. Revne ges. Hydrobiol.* 52 (5): 657-692.
- Gómez, S.** 2017. Reseña histórica, catálogo actualizado y estatus actual de los estudios florísticos sobre macroalgas bénticas marinas de Venezuela. Trabajo de Ascenso presentado ante la Ilustre Univ. Central de Venezuela, para optar a la categoría de Profesor Titular en el escalafón universitario. Caracas, Venezuela. 154 p.
- González, A.** 1977. Estudio-ecológico de una región del litoral central (punta de Tarma)-Venezuela, *Sep. Act. Bot. Venezoliana* 12 (1, 2, 3 y 4): 207-240.
- Hammer, L. & F. Gessner.** 1967. La taxonomía de la vegetación marina en la costa de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanog.. Univ. Oriente* 6 (2): 186-265.
- Hommersand, D. & S. Fredericq.** 1988. An investigation of cystocarp development in *Gelidium pteridifolium* with a revised description of the Geldiales (Rhodophyta). *Phycol.* 27 (2): 254-272.
- Hommersand, M. & S. Fredericq.** 1990. Sexual reproduction and cystocarp development. *In Biology of the red algae*, Cole, K.; Sheath, R. (eds.), pp. 305-344. Cambridge Univ. Press.
- Iha, C.; K. O'Shaughnessy; S. Guimarães; M. Oliveira & D. Wilson.** 2016. Taxonomic reappraisal of *Gelidium coarctatum* (Gelidiales, Rhodophyta) and *Gelidium lineare* sp. nov. from the tropical western Atlantic. *Phycologia* 55 (5): 555-563.

- Jensen, A.** 1993. Present and future needs for algae and algal products. *Phycologia* 260/261:15-23.
- Joly, A.** 1965. Flora marinha do litoral norte do Estado de Sao Paulo e regioes circunvizinhas. *Bol. Fac. Fil. Cs. Letr. Univ. Sao Paulo*, 294. *Botanica* 21:1-393.
- Kapraun, D.** 1980. An illustred guide to the benthic marine algae of coastal North Carolina. I. Rhodophyta. Univ. of North Carolina Press. 206 p.
- Lemus, A. & E. Ganesan.** 1977. Morphological and culture studies two species of *Predaea* G. De Toni (Rhodophyta, Gymmoplaeaceae) from the Caribbean Sea. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 16 (1 y 2): 63-77.
- Lemus, A. & M. Aponte.** 1987. Estudios de biomasa y regeneración de algunos bancos naturales de agarofitas en el oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 26 (1 y 2): 37-44.
- Lemus, A.; K. Bird; D. Kapraun & F. Kdehn.** 1991. Agard yield, quality and standing crop biomass of *Gelidium serrulatum*, *Gelidium floridanum* and *Pterocladia capillacea* in Venezuela. *Food Hydrocol.* 5 (5): 469-479.
- Loayza, R.** 1994. Aspectos fenológicos, fases de desarrollo *in vitro* y características reológicas del agar de *Gelidium serrulatum* (Gelidiales, Rhodophyta). Tesis de Maestría, Univ. Oriente. Cumana, Venezuela.
- Loayza, R. & A. Lemus.** 1994. Fases de desarrollo *in vitro* del alga agarofita *Gelidium serrulatum* J. Agardh (Gelidiales, Rhodophyta). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 33 (1 y 2): 49-58.
- Morris, I.** 1967. An introduction to the algae. Hutchinson & Co. London. 189 p.
- Newton, L.** 1931. A handbook of the British seaweeds. The Trustees of the British Museum. London. 478 p.
- Norris, R.** 1992. A proposed phylogenetic scheme for the Gelidiales. In Abbott, I. (ed.), *Taxonomy of economic seaweeds: with reference to some Pacific and western Atlantic species*, vol. III. California Sea Grant College Program, Univ. of California. La Jolla, Calif. 151-171.
- Ponce-Márquez, E.; D. Rodríguez; N. López; L. Alba & Ma. Aguilar.** 2009. Estudio citogenético de poblaciones mexicanas de *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales, Rhodophyta). *Hidrobiológica*, 19 (2): 85-93.
- Pueschel, C.** 1990. Cell structure. In *Biology of the red algae*, K. Cole & R. Sheath (eds.), pp. 7-41, Cambridge Univ. Press.
- Rico, J. & M. Guiry.** 1997. Life history and reproduction of *Gelidium maggsiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gelidiales) from Ireland. *Eur. J. Phycol.* 32: 267-277.
- Rodríguez, N.** 1991. Estudios taxonómicos en agarofitas de Venezuela. I. Notas sobre el género *Gelidium* Lamouroux (Rhodophyta, Gelidiales). *Ernstia* 1(1):5-20.
- Rodríguez, H. & J. Espinosa.** 1987. Variación de fases reproductivas de *Gelidium robustum* Gard. Holl: y Abbott en 7 mantos algales de la Península de Baja California, México. *Invest. Mar. CICIMAR* 3 (2): 79-86.
- Rodríguez, D. & B. Santelices.** 1987. Patterns of apical structure in the genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Gelidiaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 151/152:199-203.
- Rodríguez, D. & B. Santelices.** 1988. Separation of *Gelidium* and *Pterocladia* on vegetative characters. In *Taxonomic of economic seaweeds: with reference to some Pacific and Caribbean species*. Vol. 2, I. Abbott (ed.), pp.115-125. A Publication of the California Sea Grant Program, La Jolla, California.
- Rodríguez, D. & G. Rivas-Lechuga.** 1993. Arquitectura apical y estructura medular de *Gelidium sclerophyllum* Taylor. *Ficología: II Congreso Latinoamericano, la Reunión Iberoamericana, I Congreso Mexicano*, 17-23 oct., 1993, México.
- Rodríguez, D. & G. Rivas.** 1995. *Gelidium sclerophyllum* (Gelidiales: Gelidiaceae): Evaluación de caracteres para la segregación genérica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (3)/45 (1): 305-310.
- Rodríguez, J.; A. Guilarte; A. Velásquez-Boadas; E. Martínez-Véliz; E. Hernández & A. Marcano.** 2016. *Pterocladia caerulescens* (Kützinger) Santelices & Hommersand (Rhodophyta), una nueva adición para la flora ficológica del estado Nueva Esparta (Venezuela). *Saber, Universidad de Oriente, Venezuela.* (28):4: 713-719.
- Salinas, J.** 1991. El proceso de refinación de *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born. et Thur. (Gelidiales, Rhodophyta). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 7 (2): 3-58.
- Santelices, B.** 1976. Taxonomic and nomenclatural notes on some Gelidiales (Rhodophyta). *Phycologia* 15 (2): 165-173.
- Santelices, B. & S. Montalva.** 1983. Taxonomic studies on Gelidiales (Rhodophyta) from central Chile. *Phycologia* 22 (2): 185-186.
- Santelices, B. & J. Stewart.** 1985. Pacific of *Gelidium* Lamouroux and other Gelidiales (Rhodophyta),

with keys and descriptions to the common or economically important species. In Abbott, I.; Norris, J. (eds.), Taxonomy of economic seaweeds with references to some Pacific and Caribbean species. pp. 17-31. Univ. of California.

Santelices, B. 1988. Synopsis of biological data the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). FAO Fish. Synop. 145:55.

Santelices, B. 1991. Variations in cystocarp structure in *Pterocladia* (Gelidiales: Rhodophyta). Pacific Sc. 45 (1): 1-11.

Souza, F. & E. De Oliveira. 1990. Growth, in Vitro of the agar production seaweed *Pterocladia capillacea* (Rhodophyta, Gelidiaceae) under differences of light, temperature and nutrients. Rvta. Brasil Bot. 13:55-59.

Tanaka, K. & T. Naguro. 1960. High resolution scanning electron microscopy of cell organelles by a new specimen preparation method. Biomed. Res. 2(suppl.): 63-70.

Taylor, W.R. 1945. Pacific marine of the Allan Hancock Pacific Expedition to the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expeditions 12: 1-528 pp.

Velásquez, C. 1981. Estudios sobre bioecología, ecología y composición química de la agarofita *Pterocladia capillacea* (Gmelin) Bornet & Thuret del oriente de Venezuela. Trabajo Grado Lic. Biol. Univ. Oriente. Cumaná, Venezuela. 100 p.

