BOTÁNICA

CARACTERÍSTICAS HISTOLÓGICAS DE LAS FASES REPRODUCTIVAS DEL ALGA ROJA *GRACILARIA BLODGETTII* (GRACILARIACEAE)

Hernel Marín-Salgado^{1,2}, Enrique J. Peña-Salamanca^{1,3}

Resumen

Marín-Salgado, H., E. J. Peña-Salamanca: Características histológicas de las fases reproductivas del alga roja *Gracilaria blodgettii* (Gracilariaceae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. 35 (135): 125-132, 2011. ISSN 0370-3908.

Se describen las fases carposporofíta y tetrasporofita de *Gracilaria blodgettii* a partir de estudios morfológicos e histológicos. Se colectaron talos vegetativos y reproductivos entre Mayo y Octubre de 2006, y Septiembre a Diciembre de 2008, en la Bahía de Santa Catalina en Isla Providencia, Caribe Colombiano. El carposporofito presenta cistocarpos a lo largo del talo, con morfología oblonga, conformada por un núcleo y rodeado por un pericarpio interno medular estructurando el tejido nutritivo hacia el carposporofito. El tetrasporofito corresponde a individuos diploides cuyo hábito es similar al carposporofito, y su morfología se caracteriza por la presencia de tetrasporangios cruciados de forma ovada a cúbicos.

Palabras clave: *Gracilaria blodgettii*, histología, carposporofito, tetrasporofito, ciclo de vida, rhodophyta.

Abstract

The carposporophyte and tetrasporophyte phases of *Gracilaria blodgettii*, are based on morphological and histological descriptions. Vegetative and reproductive thalli were collected between May and October of 2006, and between September and December of 2008, in the Bay of Santa Catalina, Old Providence Island, Colombian Caribbean. The carposporophyte showed cystocarps throughout the thallus, with oblong structures, and a nucleus surrounded by an internal medullar pericarp. The tetrasporophytic stage corresponds to individual diploids, characterized by the presence of cruciate tetrasporangium, with cubical to ovate shape.

Key words: *Gracilaria blodgettii*, histology, carposporophyte, tetrasporophyte, life cycle, rhodophyta.

¹ Biólogo, Bs. C. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Cali, Colombia. Calle 13 Nº 100 – 00. A.A. 25360. Ciudad Universitaria Meléndez. PBX +57 321 2100.

² Universidad del Valle. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Cali, Colombia. Correo electrónico: hernelmarin@gmail.com

³ Biólogo, Ph. D. Correo electrónico: enrique.pena@correounivalle.edu.co

Introducción

En las especies del género *Gracilaria* se observa un ciclo de vida haplo-diploide típico de las algas rojas, incluyendo dos estados de vida libre, el tetrasporofito (diploide) y el gametofito (haploide), y las unidades de dispersión, esporas y gametos respectivamente (**Engel** *et al.*, 2004). Varias especies han sido consideradas de importancia económica, dado que son fuentes importantes de agar, el principal ficocoloide del mercado mundial (**Zemke-Whyte y Ohno**, 1999; **Orduña y Robledo**, 2002; **Smit**, 2004; **Polifrone**, *et al.*, 2006).

Recientemente, se ha revisado taxonómicamente el género Gracilaria, lo que ha permitido el registro de tres grandes clados para la familia Gracilariaceae, que corresponde a los géneros Gracilaria, Gracilariopsis e Hydropuntia (Gurgel et al., 2004, Gurgel y Fredericq, 2004). Gracilaria presenta células nutritivas tubulares conectando el gonimoblasto con células internas del pericarpo, mientras que en Gracilariopsis hay ausencia de estos filamentos nutritivos, y en Hydropuntia, sí están presentes son escasos (Guiry, 2008). De acuerdo a la revisión bibliográfica realizada por Byrne et al., (2002), el género Gracilaria se caracteriza por la presencia de cistocarpos sésiles, presencia de células filamentosas nutritivas desde la base del cistocarpo creciendo hacia el pericarpio más interno, carpogonio piriforme a subesférico y tetrasporangio generalmente cruciado.

De acuerdo con **Díaz y Díaz** (2003), *G. blodgettii* se reporta para el Caribe colombiano en las costas de la Guajira, Magdalena, Parque Tayrona, Archipiélago Islas del Rosario y el Golfo del Darién, usualmente en ambiente submareal, sobre fondos limosos o arenosos, sobre valvas o ripio. Esta especie guarda sinonimia con *G. cylindrica* (**Díaz y Díaz**, 2003; **Suárez**, 2005).

La morfología de *G. blodgettii* se caracteriza por talos erectos, arbustivos y abundantemente ramificados, con ejes principales de 2 mm de diámetro, las ramillas de 0.5-1.0 mm de diámetro, todas las divisiones cilíndricas, las ramillas adelgazándose excepto en las puntas (**Martínez**, 1998). Los cistocarpos están dispersos en el talo, sobresaliendo de su superficie. Los espermacios se forman en receptáculos, cercanos a la superficie del talo, mientras que los tetrasporangios son cruciados y se encuentran dispersos en la corteza (**Byrne et al.**, 2002; **Peña** 1992). Teniendo en cuenta lo anterior, estudios histológicos permitan aclarar aspectos reproductivos de *G. blodgettii*, y son la base para esclarecer las controversias manifestadas a nivel taxonómico por otros investigadores con respecto al género *Gracilaria*. El objetivo de este trabajo, consistió en describir las fases reproductivas del alga roja *G. blodgettii* (Gracilariaceae) a partir del análisis histológico y morfológico de talos reproductivos, provenientes del Caribe Colombiano. Estos resultados permiten contribuir al conocimiento del ciclo biológico de las especies del género *Gracilaria* en el Caribe Colombiano y aporta elementos morfológicos para la revisión del género en el Atlántico Occidental.

Materiales y métodos

El material vegetal para el estudio proviene de poblaciones naturales de *G. blodgettii* ubicados en el sector de Playa Cocal, Bahía Santa Catalina en la isla Providencia, Caribe colombiano (13°20'N y 81°18'W), a 480 millas de la costa colombiana. Se extrajeron talos vegetativos, y ejemplares de las fases cistocárpicas y esporofítica, por medio de buceo autónomo, entre 12 y 20 m de profundidad, entre los meses de Mayo a Octubre de 2006 y Septiembre a Diciembre de 2008. El material fue lavado y transportado posteriormente al laboratorio de la Universidad del Valle para estudios morfológicos y clasificación sistemática, de acuerdo al protocolo propuesto por **West y Calumpong** (1988).

Para el mantenimiento y desarrollo de los talos en cultivo de laboratorio, se siguieron los procedimientos empleados por **Collantes** *et al.*, (1995), los cuales permitieron la obtención de explantes, procedentes de diferentes partes de la planta. Para el análisis histológico se trabajó con la técnica propuesta por **Sass** (1968) y **Pérez-Cortéz** *et al.*, (2003) siendo este un método sencillo para el estudio anatómico de macroalgas, que consiste en deshidratar la muestra en una seria ascendente de alcohol, Posteriormente se procedió a infiltrar el material vegetal en parafina, para luego procesar en micrótomo de rotación. Las láminas fueron rehidratas en serie descendente de alcohol hasta una concentración final al 50%. Finalmente las láminas permanentes se colorearon con una mezcla de safranina 1% y azul de toluidina 1% en relación 3:1.

Se realizaron cortes semifinos con la técnica de Microscopia Óptica de Alta Resolución (MOAR). Para esto, porciones del talo fueron sumergidos en solución de Glutaraldehido 0,1 M y solución reguladora de fosfatos a pH 7,4. Posteriormente se sumergieron en solución fijadora de tetróxido de osmio 2%. La deshidratación se llevó a cabo en series ascendentes, empezando con etanol a 25% y terminando con etanol al 100% por periodos de 30 minutos cada uno. Los tejidos se sometieron a una pre-imbibición con resina y acetona, hasta la inclusión definitiva en resina Epoxica. Una vez obtenidos los bloques, se cortaron en Ultramicrótomo Ultracut Leica con cuchilla de vidrio en grosores de 1 a 3.5 μ m, los cuales se tiñeron con azul de toluidina. Los análisis morfométricos se realizaron con un Sistema de Análisis de Imágenes NIS Elements Nikon versión 2.3. (**Torres** *et al.*, 2007)

Resultados

Plantas vegetativas

Hábito: Plantas colectadas sobre fondo arenoso entre 10 y 15 m de profundidad. Ramas filamentosas derivadas de una rama única inicial (Figura 1A).

Características morfológicas: Talos rojos oscuros a pardos y/o verdosos en algunos extremos apicales, 20-21 cm de altura, ramificación irregular alternada o pinnada, y generalmente con apariencia de serie de hilos, frondas cilíndricas de longitudes variables y diámetro constante, base no constreñida y ápice agudo. Eje principal aproximadamente entre 2 y 3 mm de diámetro cerca de la base, ramificación en múltiples niveles con algunos extremos apicales entrelazados y consistencia flácida, diámetros más reducidos que el eje principal. En la Tabla 1 se presenta el promedio de diámetros del talo de ramificación secundaria y terciaria, en varios niveles del mismo.

Características histológicas: El talo presenta tejido vegetativo con una seudo-corteza de pequeñas células dispuestas radialmente y células medulares de mayor tamaño, las cuales albergan cuatro capas de células parenquimáticas con tamaño aproximado de 27,5 µm de diámetro

Tabla 1. Va	alores prom	edios del	diámetro	tomado en	n varias
se	cciones del	talo de p	lantas veg	getativas.	

Sección del talo	Diámetro (mm)
Basal Media Distal Promedio ± D. E.	$\begin{array}{c} 1,18\text{-}1,70\\ 1,25\text{-}1,92\\ 0,19\text{-}0,73\\ 1,06\pm0,27-1,48\pm0,58\end{array}$

(Figura 1B). Células corticales son más pequeñas, 2 -3 capas celulares, donde se observa una transición gradual con incremento de diámetro hacia las capas más internas dos a tres veces más densas.

Fase carposporofítica

Esta fase es caracterizada por talos con crecimiento filamentoso, ramificación irregular, derivados de una rama principal, altura aproximada de 15 cm, con presencia de cistocarpos distribuidos sin distinción del nivel de ramificación, excepto en la base del talo. Morfológicamente, el cistocarpo es una estructura oblonga, con presencia de células nutritivas transversales o filamentosas que descienden hacia la base del mismo. En la figura 2-A, se observa el lado adaxial de un grupo de cistocarpos maduros, cuyas dimensiones para la base oscilan de 1,12-1,23 mm de diámetro, 0,44-0,51 mm en el ápice, y 0,60-0,64 mm de altura.

A nivel histológico, el cistocarpo está conformado por pericarpo interno medular, células de soporte y del gonimoblasto en el área central; hacia la periferia se en-



Figura 1. A. Hábito general de G. blodgettii. B. Corte transversal en sección media del talo vegetativo, donde se destaca células medulares (cm), rodeadas por células parenquimáticas (cp) y el cortex (cx) en la zona más distal (100X). Escala: 1 μm. Tinción en safranina – azul de toluidina.



Figura 2. A. Vista superficial de porción media y distal de la ramificación secundaria con distribución de cistocarpos maduros. B. Corte en micrótomo de rotación de cistocarpo maduro con ostiolo (o) en área distal para salida de carposporas (100x). Se destaca el núcleo del cistocarpo (n), seguido por el pericarpio interno no fotosintético (pi), y el pericarpio externo pigmentado (pe). Inclusión en parafina y tinción con safranina 1% y azul de toluidina 1%. C - F. Secciones semifinas de cistocarpo en resina epoxi. C. Detalle de células del gonimoblasto (cg) y de soporte (cs). Azul de toluidina. D. Presencia de células del gonimoblasto en formación (cg). Hacia el centro del corte se observan células de la medula (m) (40x). Azul de toluidina. E. Células de gonimoblasto en la zona superior, seguido por células nutritivas y del cortex. Azul de toluidina. F. Corte longitudinal donde se aprecia cistocarpo maduro (de mayor tamaño) y cistocarpo en etapas intermedias de formación (parte superior) (40x). Azul de toluidina.

cuentran células nutritivas y de fusión, presencia de células transversales o filamentosas que surgen desde la base del cistocarpo, entre 8 y 10 capas (Figuras 2B-C). En la figura 2-D y 2-E se observa detalle del cistocarpo en etapas iniciales del desarrollo, correspondiente a una rama carpogonial, células del gonimoblasto en formación y células de soporte, contrastando con la figura 2-F, donde es notable la presencia de un par de cistocarpos en diferentes etapas de desarrollo.

Fase tetrasporofítica

Talos de vida libre, con ramificación filamentosa irregular. Corresponde a la generación diploide que presenta tetrasporangios productores de tetrasporas haploides. Talos entre 18 y 20 cm de altura aproximadamente. Morfología basada en el desarrollo de tetrasporangios comúnmente de tipo cruciado, células reproductoras que originan 4 esporas por meiosis (Figura 3). Los tetrasporangios cruciados, son de forma ovalada u ocasionalmente cúbicos, distribuidos en la zona cortical del talo, con una división media a lo largo de un eje corto (Figura 3A). En corte de la rama tetrasporangial se destacan células madre de las tetrasporas antes de iniciar división por meiosis, contrastando con la finalización de la telofase I (figuras 3B-3D). Cortes longitudinales de esporangios en anafase II y telofase II (figuras 3E-3F).

Discusión

De acuerdo a las observaciones fenológicas en el área de estudio, la fase reproductiva predominante en los bancos naturales de *Gracilaria*, corresponde a la fase tetrasporofítica, lo cual permitió profundizar en la descripción morfológica e histológica de esta fase. Igual evento es reportado por **Thornber** (2006) en *G. dominguensis* y *G. gracilis*, así como para otras especies de rhodophytas. Los resultados encontrados a partir del estudio morfohistológico, son consistentes con las observaciones expuestas por otros autores para las especies del género *Gracilaria* (**Bellorin** *et al.*, 2002; **Gurgel** *et al.*, 2004b; **Martínez-Lozano**, 1998; **Guzmán** *et al.*, 2002; **Ye** *et al.*, 2006). **Byrne** *et al.* (2002) en su estudio anatómico y morfológico de tres especies de *Gracilaria*, encontraron que *G. chilensis* de Tasmania y Victoria (sureste Australiano) es morfológicamente similar a *G. chilensis* de Nueva Zelanda y Chile, cuyas características morfo-histológicas de los cistocarpos, son contrastantes con los expuestos en el presente estudio.

Desde los estudios de **Abbott** (1983) sobre el género *Gracilaria* se reporta una controversia desde el punto de vista taxonómico, en gran parte por los caracteres morfológicos, la aplicación incorrecta de epítetos y la falta de referencia a los especímenes tipo. **Abbott** *et al.*, (1991) y **Bellorin** *et al.*, (2004), sugirieron el traslado del género *Hydropuntia* al clado *Gracilaria* dada la conformación espermatangial y disposición de células nutritivas en la base del cistocarpo, en cuanto a criterios morfológicos y moleculares similares para ambos grupos.

Gracilaria se diferencia de los otros grupos por la presencia de células nutritivas tubulares conectando el gonimoblasto con células internas del pericarpo, de origen gametofítico en la base del cistocarpo, las cuales fueron encontradas en los cortes histológicos realizados al material carposporofítico colectado, presencia de tetrasporangios basales y carposporangios en cadena (Tabla 2). Abbott *et al.*, (1991) plantea los mismos parámetros de diagnóstico para diferenciar los géneros *Gracilaria, Gracilariopsis* e *Hydropuntia*. Por su parte en *Gracilariopsis* se observan carposporangios en agrupaciones y los tetrasporangios en células terminales.

Según Bellorin et al., (2002), las características morfológicas y moleculares del género *Hydropuntia*, así

Taxon	Células nutritivas tubulares	Espermatangio	Tetrasporangio	Carposporangio
Gracilaria	Presentes, sin transformación de células gametofíticas en la base del cistocarpo. Células corticales intercaladas	Solo en la base	En cadena	
Gracilariopsis	Ausente; células en la base del cistocarpo transformadas citológicamente en células nutritivas.	Superficial	Células terminales	Grupos o cadenas
Hydropuntia	Presente / Ausente; fusión secundaria de células nutritivas tubulares en la base del cistocarpo.	Subcortical (intercalado)	Lateral o basal	Filas o cadenas

Tabla 2. Características diagnósticas de los géneros Gracilaria, Gracilariopsis e Hydropuntia. Adaptado de Abbott et al., (1991).



Figura 3 A-F. Secciones semifinas de tetrasporangio en resina epoxi. A. Corte transversal del esporofito, destacando esporangios en la zona cortical (es). Azul de toluidina. B. Células madre de las tetrasporas al final de telofase I. Azul de toluidina. C. Esporangio en telofase I. Azul de toluidina. D. Tetrasporangio en formación al final de telofase I) y presencia de células nutritivas tubulares (cnt). Azul de toluidina. E. Esporangio en anafase II. Azul de toluidina. F. Detalle de rama tetrasporangial con esporangio finalizando división en telofase II. Azul de toluidina.

como la disposición espermatangial (del tipo *henri-quesiana*) y la producción de células nutritivas tubulares en la base del cistocarpo (**Abbout** *et al.*, 1991), son argumentos para transferir las especies de este género a *Gracilaria*, donde se propone además una sinonimia entre ambos géneros. A partir del análisis molecular en las secuencias rDNA de *Gracilaria* y *Gracilariopsis*, corroboran la teoría de linajes evolutivos divergentes, aunque se encuentran características morfológicas a nivel de cistocarpo y espermatangio similares (**Fredericq y Hommersand**, 1989).

Martínez-Lozano (1998) propone que G. blodgettii Harvey 1853, se diferencia de G. cylindrica por el tipo de ramificación y el diámetro del talo reducido, siendo en la primera una ramificación radial, alternada, abierta o ascendente, repetida hasta el 2º-4° nivel y diámetro del talo entre 0,5-2 mm; mientras que G. cylindrica es escasamente ramificada, ramas no significativamente diferentes en tamaño de los ejes principales, arqueadas en su mayor parte, agudamente constrictas a pediceladas en sus puntos de fijación. Sin embargo, el material colectado en la isla de Providencia, reúne características de G. blodgettii, principalmente en las observaciones de las células medulares y de la corteza del talo, así como en la descripción de cistocarpos y tetrasporangios. Zertuche (1993) y Suárez (2005), mencionan que G. cylindrica guarda sinonimia con G. blodgettii, lo cual, sugiere que los reportes de G. blodgettii de Díaz-Pulido & Díaz-Ruiz (2003) para las regiones del Caribe oriental colombiano, eventualmente se pueden extrapolar hacia el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina.

De acuerdo con los resultados obtenidos, estos coinciden con las características citológicas e histológicas de la subclase Florideophycidae, donde los tetrasporangios son usualmente encontrados en talos diploides de vida libre. Es importante resaltar que la literatura reporta para la familia Gracilariaceae, la presencia de tetrasporangios con división cruciada, los cuales son ovados u ocasionalmente de forma cúbica, y normalmente tienen una división media reconocida en el eje más corto (Critchley, 1993; Yamamoto y Noro, 1993; Martínez-Lozano, 1998). La orientación de las dos divisiones restantes, típicamente encontradas en un eje longitudinal es más irregular. Los resultados expuestos por otros investigadores son consistentes con los obtenidos en esta investigación, donde la presencia de tetrasporangios con una marcada tendencia a la división cruciada es reiterativa en el análisis histológico realizado. Los datos presentados están respaldados por los propuestos por Yamamoto y Noro (1993) sobre el ciclo de vida de G. euchemoides, donde reportan el hallazgo de tetrasporangios de este tipo.

El presente estudio constituye una contribución para el conocimiento del ciclo biológico de *G. blodgettii*, y establece la primera descripción sobre estructuras reproductivas de la misma, a partir de análisis morfo-histológicos en el Caribe Colombiano. Se recomienda continuar con el monitoreo de la fenología reproductiva de la especie, e iniciar estudios moleculares que permita complementar la historia natural de la especie y esclarecer los aspectos taxonómicos del clado *Gracilaria*.

Agradecimientos

El estudio se realizó en el marco del proyecto "Evaluación, Restauración y Recuperación Ambiental de los sistemas de producción de las Islas de Old Providence y Santa Catalina, después de los impactos causados por el paso del Huracán Beta", cofinanciado por la Corporación para el Desarrollo sostenible del Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina – Coralina con la participación de la Cooperativa de Pescadores de Providencia y Catalina Fish and Farming. Los autores agradecen de manera particular a Martha Prada y Nicasio Howard, de la Fundación Árboles y Arrecifes de Providencia, por su valioso apoyo en el desarrollo del proyecto y logística durante los periodos de recolección de las muestras. Un especial reconocimiento a Gerardo Andrés Torres, Director de la Unidad de Microscopia Electrónica de la Universidad del Cauca. Igualmente a Edgar Rincón por su apoyo en la preparación y observación de las placas histológicas.

Bibliografía

- Abbott, I. 1983. Some species of *Gracilaria* (Rhodophyta) from California. Taxon, **32**(4):561-564.
 - _____. Junfu, Z., Bangmei, X. 1991. *Gracilaria mixta*, sp. nov. and other western pacific species of the (Rhodophyta: Gracilariaceae). Pac. Sci. 45(1):12-27.
- Bellorin, A. M., Oliveira, M.C., Oliveira, E.C. 2002. Phylogeny and systematic of the marine algal family Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) based on small subunit *r*DNA and ITS sequences of Atlantic and Pacific species. J. Phycol **38**:551-563.
- Byrne, K., Zuccarello, G.C., West, J., Liao, M.L., Kraft, G.T. 2002. *Gracilaria* species (Gracilariaceae, Rhodophyta) from southeastern Australia, including a new species, *Gracilaria perplexa* sp. nov.; Morphology, molecular relationships and agar content. Phycol. Res **50**:295-311.

- Collantes, G. & Melo, C. 1995. Cultivo de tejidos y células de algas marinas. En: Alveal, K. Ferrario, M.E., Oliveira, E.C., Sar, E. (ed.). 1995. Manual de Métodos Ficológicos. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. pp. 457-477.
- Critchley, A. 1993. Gracilaria (Gracilariales, Rhodophyta): An economically important agarophyte. En: Ohno, M.; Critchley, A. (Eds). 1993. Seaweed cultivation and marine ranching. Kanagawa International Fisheries Training Center. Japan International Cooperation Agency (JICA). Chapter 9. pp. 89-112.
- Díaz-Pulido, G. Díaz-Ruiz, M. 2003. Diversity of benthic marine algae of the Colombian Atlantic. Biota Colombiana 4(2):203-246.
- **Engel, C., Destombe, C., Valero, M.** 2004. Mating system and gene flow in the red seaweed *Gracilaria gracilis*: effect of haploid–diploid life history and intertidal rocky shore landscape on finescale genetic structure. Heredity **92**:289-298.
- Fredericq, S. & Hommersand, M. H. 1989. Comparative morphology and taxonomic status of Gracilariopsis (Gracilariales, Rhodophyta). J. Phycol 25:228-241.
- Guiry, M.D. 2008. AlgaeBase versión 2.1. World-wide electronic publication. Universidad Nacional de Irlanda, Irlanda (Consultada: Septiembre de 2010; http://www.algaebase.org)
- Gurgel, C.F.D., Fredericq, S. 2004. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): A critical assessment on *rbcL* sequence analyses. J. Phycol 40:138-159.
- ..., Fredericq, S., Norris, J. N. 2004a. Molecular systematics and taxonomy of flattened species of *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Gracilariales, Rhodophyta) from the Western Atlantic. En: Abbott, I. A. & McDermid, K. [Eds.] Taxonomy of Economic Seaweeds. With reference to the Pacific and other locations. Vol. IX. California Sea Grant College Program, La Jolla, CA.
- Guzmán-U, A., García-J., P., Marián., F., Robledom, D., Robaina, R. 2002 Polyamines influence maturation in reproductive structures of *Gracilaria* cornea (Gracilariales, Rhodophyta). J. Phycol 38:1169-1175.
- Martínez. S. 1998. Flora Ficológica Marina del Estado de Tamaulipas. Universidad Autónoma de Nuevo León. Informe final del Proyecto H040.
- **Orduña, J., Robledo, D.** 2002. Studies on the Tropical Agarophyta *Gracilaria cornea* J. Agardh (Rhodophyta, Gracilariales) from Yucatán, México. II. Biomass Assessment and Reproductive Phenology. Bot. Mar **45**:459-464.
- Peña, E.J. 1992. Reproducción y Fenología de algas epífitas a raíces de mangle en estuarios tropicales. Memorias, Sem. Nal. y Tec. del Mar, Colciencias-CCO. pp. 182-188.

- Pérez-Cortéz, S.; Vera, B., Sánchez, C. 2003. Técnica de coloración útil en la interpretación anatómica de *Gracilariopsis tenuifrons* y *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta). Acta Bot. Venez. 26(2):237-244.
- Polifrone, M., De Masi, F., Gargiulo, G.M. 2006. Alternative pathways in the life history of *Gracilaria gracilis* (Gracilariales, Rhodophyta) from north-eastern Sicily (Italy). Aquaculture 261:1003-1013.
- Sass, J. E. Botanical microtechnique. 1968. 3^a ed. The Iowa State University Press. pp. 228.
- Smith, K.E., Hunter, C.L., Conklin, E.J., Most, R., Sauvage, T., Squair, C., Smith, C.M. 2004. Ecology of the invasive red algae *Gracilaria salicornia* (Rhodophyta) on O'ahu, Hawai. Pac. Sci 58(2):325-353.
- Suarez, A. M. 2005. Lista de macroalgas marinas cubanas. Rev. Inv. Mar 26(2):93-148.
- **Thornber, C.S.** 2006. Functional properties of the isomorphic biphasic algal life cycle. From the symposium "Integrating Function over Marine Life Cycles" presented at the annual meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology, January 4-8. p. 605-614.
- Torres-R, G. A., González, S., Peña, E. 2007. Microscopía óptica de alta resolución y electrónica de transmisión del riñón de rana toro (*Rana catesbeiana*) de la Laguna de Sonso. Valle del Cauca. Colombia. (Resumen) Acta Microscópica, 2007;16(1-2) Supp 2:184-185.
- West, J.A., Calumpong, H.P. 1988. Mixed-phase reproduction of Bostrychia (Ceramiales, Rhodophyta) in culture. I. B. tenella (Lamouroux) J. Agardh. Jpn. J. Phycol 36:292-310.
- Yamamoto, H., Noro, T. 1993. In vitro life history and spermatangial type of Gracilaria eucheumoides (Gracilariaceae, Rhodophyta). Jpn. J. Phycol 41:131-135.
- Ye, N., Wang, H., Wang, G. 2006. Formation and early development of tetraspores of *Gracilaria lemaneiformis* (Gracilariaceae) under laboratory conditions. Aquaculture. 254:219-226.
- Zemke-Whyte, W.L., Ohno, M. 1999 World seaweed utilization: an end of-century summary. J. App. Phycol. 11:369-376.
- Zertuche, J.A., (ed.). 1993. Situación actual del cultivo de algas agarofítas en América latina y el Caribe. En: ZERTUCHE, J.A. 1993. Situación actual de la industria de macroalgas productoras de ficocoloides en América Latina y el Caribe. Programa cooperativo gubernamental FAO-ITALIA GCP/RLA/102/ITA Proyecto AQUILA II Documento de Campo núm.13. www.fao.org/docrep/field/003/AB483S/AB483S01.htm

Recibido: noviembre 26 de 2010.

Aceptado para su publicación: mayo 2 de 2011.