

Algas coralinas
(Corallinophycidae, Rhodophyta)
de Galicia y norte de Portugal



ALGAS CORALINAS (CORALLINOPHYCIDAE, RHODOPHYTA) DE GALICIA
Y NORTE DE PORTUGAL

LUGILDE YAÑEZ, Juan
BÁRBARA, Ignacio
PEÑA, Viviana

A Coruña, 2022
Universidade da Coruña, Servizo de Publicacións

DOI: <https://doi.org/10.17979/spudc.000004>

N.º de páxinas: 133

Depósito legal: C 941-2022
Diseño y maquetación: los autores

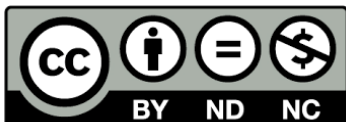
Obra realizada con la colaboración de: Xunta de Galicia (*Axudas para a consolidación e estruturación de unidades de investigación competitivas do SUG*, GPC 2015/025 y ED431B 2018/49) e Inditex-UDC (*Axudas para estadias predoutorais 2018*).



EDICIÓN

Universidade da Coruña, Servizo de Publicacións <http://www.udc.gal/publicacions>

© Editora: Servizo de Publicacións. Universidade da Coruña
© Contido e imaxes: de los autores



Esta obra se publica bajo una licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional
(CC BY-NC-ND 4.0)
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.es>

Índice

Índice

Introducción y antecedentes	5
Material y métodos	9
Resultados y discusión	16
Caracteres de las algas coralinas	17
<i>Caracteres vegetativos: morfología externa</i>	17
<i>Caracteres vegetativos: morfología interna</i>	21
<i>Caracteres reproductivos de las algas coralinas</i>	29
<i>Hábitat de las algas coralinas</i>	36
Catálogo florístico	39
<i>Corallina</i>	40
<i>Ellisolandia</i>	45
<i>Jania</i>	47
<i>Pneophyllum</i>	57
<i>Hydrolithon</i>	63
<i>Amphiroa</i>	66
<i>Lithophyllum</i>	67
<i>Titanoderma</i>	79
<i>Harveylithon</i>	84
<i>Choreonema</i>	85
<i>Melobesia</i>	86
<i>Lithothamnion</i>	87
<i>Phymatolithon</i>	91
<i>Mesophyllum</i>	100
Taxa inquirendae	107
Resultados corológicos y distribución	109
Identificación de algas coralinas del noroeste ibérico	111
<i>Clave de identificación</i>	112
<i>Glosario</i>	116
Referencias	119

Introducción y antecedentes

Introducción y antecedentes

Las algas coralinas son como se denominan comúnmente a representantes de Rhodophyta con paredes celulares calcificadas en forma de calcita. En la actualidad, se agrupan en 5 órdenes en la subclase Corallinophycidae, que se compone de aproximadamente 35 géneros y 775 especies (Le Gall y Saunders 2007, Jeong *et al.* 2020, Peña *et al.* 2020, Guiry y Guiry 2022). Las algas coralinas constituyen un grupo bentónico de distribución global y de amplio rango batimétrico, alcanzando los límites de la región fótica (Littler *et al.* 1985, Irvine y Chamberlain 1994, Adey y Steneck 2001, Riosmena-Rodríguez 2017). Además, el reciente descubrimiento de una especie de agua dulce (*Pneophyllum cetinaensis* Kaleb, Zuljevic *et al.* Peña) quebró el paradigma de que las algas coralinas eran un grupo exclusivamente marino (Zuljevic *et al.* 2016).

Las algas coralinas promueven la diversidad local creando o modificando hábitats, por lo que son consideradas ingenieras de ecosistemas y uno de los grupos bioconstructores más importantes (Foster 2001, Pezolesi *et al.* 2017). A escala global, forman extensos depósitos marinos denominados fondos de maerl o rodolitos (Foster 2001, Peña Freire 2010, Hernández-Kantún *et al.* 2015b, Riosmena-Rodríguez 2017) y en el Mediterráneo son componentes esenciales del coralígeno (Boudouresque 2004, Ballesteros 2006, Pezolesi *et al.* 2019). También actúan como consolidadores de arrecifes de coral en las regiones tropicales (McCoy y Kamenos 2015), y son clave para el establecimiento de muchos organismos, ya que proporcionan hábitat, refugio, desarrollo larval y reclutamiento y alimento para numerosos peces e invertebrados (Barberá *et al.* 2003, Kamenos *et al.* 2004, Farr *et al.* 2009). Asimismo, constituyen un hábitat tridimensional reconocido por su importancia ecológica, con especies diana en esfuerzos de conservación debido a su sensibilidad frente a presiones antrópicas (Barberá *et al.* 2003, Pezolesi *et al.* 2017).

Las algas coralinas presentan talos calcificados con tasa de crecimiento en general baja, entre 0.01-5 mm año⁻¹ según la especie (Adey y McKibbin 1970; Blake y Maggs 2003; Steller *et al.* 2007). Littler (1976) proporcionó varias hipótesis para el proceso de calcificación en coralinas tales como el hidrodinamismo, la presión de la herbivoría, resistencia a la abrasión y/o protección contra las especies epífitas y la intensidad de la luz; así, las coralináceas presentan la habilidad de colonizar y prosperar en un amplio régimen de condiciones medioambientales (luz, temperatura, hidrodinamismo) y juegan un papel importante en el ciclo del carbono (Aguirre *et al.* 2000, McCoy y Kamenos 2015). Aunque el origen de las algas coralinas está sujeta a debate (Xiao *et al.* 2004, Peña *et al.* 2020), el registro fósil comienza a ser abundante desde el Cretácico (*ca.* 140 m.a.) con la diversificación del orden Sporolithales y seguido de los órdenes Hapalidiales y Corallinales (Aguirre *et al.* 2010, Rösler *et al.* 2017, Peña *et al.* 2020).

Tradicionalmente y basándose en su morfología externa, las algas coralinas se separan en dos grupos: (a) geniculadas o articuladas, con alternancia de segmentos calcificados y no calcificados y (b) no geniculadas o no articuladas, con el talo enteramente calcificado (Areschoug 1852, Johansen 1981, Irvine y Chamberlain 1994, Hind *et al.* 2016). Sin embargo, en la actualidad estos grupos no tienen valor taxonómico y de hecho se considera que las geniculadas derivan de las no geniculadas y que además se produjeron reversiones evolutivas (Bailey y Chapman 1998; Martone *et al.* 2012; Hind y Saunders 2013; Hind *et al.* 2016, 2018). Una de las más completas monografías sobre algas coralinas (Woelkerling 1988) proporcionó caracteres considerados tradicionalmente como diagnóstico; sin embargo, éstos y la circunscripción de familias y subfamilias han sufrido cambios debido en gran parte a la aplicación de herramientas moleculares (Le Gall y Saunders 2007, Le Gall *et al.* 2010, Nelson *et al.* 2015, Rösler *et al.* 2016, Jeong *et al.*

2020, Peña *et al.* 2020). Como manifestaron Harvey *et al.* (2003), uno de los mayores impedimentos en su clasificación es determinar cuáles de los caracteres morfológicos resultan de la homoplasia o de un ancestro común (Rösler *et al.* 2016). Se sabe también que el grueso de la morfología de algas coralinas se ve fuertemente afectada por su plasticidad fenotípica a las condiciones ambientales, lo cual dificulta su identificación (Bosence 1976, 1983, Steller y Foster 1995, Foster 2001, Carro *et al.* 2014).

A escala europea, se llevaron a cabo estudios extensos sobre la flora de algas coralinas, principalmente identificación de especies basándose en caracteres morfo-anatómicos, aunque estudios más recientes emplean también información molecular (Adey *et al.* 2005, 2015, 2018, Walker *et al.* 2009, Peña *et al.* 2011, 2015a, b, 2018, 2021; Hind y Saunders 2013, Hernández-Kantún *et al.* 2015 a, b, Rösler *et al.* 2016, Anglès d'Auriac *et al.* 2019, Pezzolesi *et al.* 2017, 2019; Caragnano *et al.* 2020, Jeong *et al.* 2019, 2021, Peña y Ruiz de Gauna Torres 2021). En las Islas Británicas y Atlántico francés destacan diversos trabajos (Chalon 1905, Lemoine 1910a, b, 1911, 1928, Newton 1931, Cabioch 1966, 1968, 1969a, 1970, 1971, 1972, Dizerbo 1969, Adey y Adey 1973, Cabioch y Giraud 1978, 1986, Copejans 1978, Walker 1984, Irvine y Chamberlain 1994, Mendoza y Cabioch 1998), en el mar Mediterráneo (Bressan 1974, Economou-Amilli *et al.* 1990, Furnari *et al.* 1996, 2003, Basso *et al.* 1998, 2011, 2014, Bressan y Babbini 2003, Rodríguez-Prieto *et al.* 2013, Wolf *et al.* 2015, Cormaci *et al.* 2017), en Macaronesia (Lemoine 1963, Cabioch 1974, Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez 1982, 1983, Afonso-Carrillo y Sansón 1999, Haroun *et al.* 2002, Rosas-Alquicira *et al.* 2011, Couto *et al.* 2011, 2014, Afonso-Carrillo 2021) y en la Europa septentrional (Foslie 1895, 1898, 1900, 1905, Foslie y Printz 1929, Suneson 1937, 1943, 1950, 1958, Adey 1968, 1970a, b, 1971, Adey y Adey 1973, Fredriksen *et al.* 1997, Kjøsterud 1997, Adey *et al.* 2001, Teichert *et al.* 2012).

En el noroeste ibérico (Galicia y norte de Portugal) existen trabajos centrados en aspectos descriptivos y taxonómicos de varias especies o géneros. Con relación a las especies geniculadas, destacan estudios en *Amphiroa vanbosseae* (Cremades *et al.* 1997), en *Corallina s. l.* (Beltrán y Bárbara 2003, Pardo *et al.* 2015) y en *Jania s. l.* (Lugilde *et al.* 2017, 2019). En relación a las especies no geniculadas, Hernández-Kantún *et al.* (2015a), Peña *et al.* (2015b, 2018) y Peña y Ruiz de Gauna Torres (2021) proporcionaron información actualizada sobre el hábitat y distribución de dos géneros muy representativos en las costas europeas, *Lithophyllum* y *Mesophyllum*. Otros estudios se centraron en las especies formadoras de maerl más comunes y su distribución en las costas gallegas (Adey y McKibbin 1970, Peña y Bárbara 2004, 2008a, b, 2009) y, más recientemente, en la diversidad críptica en estos hábitats (Peña y Bárbara 2006, 2008a, b, Peña *et al.* 2010, 2011, 2014a, 2015a, b, Carro *et al.* 2014, Pardo *et al.* 2014a, b, Hernández-Kantún *et al.* 2015b). Conviene destacar que la naturaleza calcárea de las algas coralinas dificulta su estudio a diferentes niveles, desde su recolección en el campo hasta su estudio morfo-anatómico que conlleva procesos de descalcificación en el laboratorio o microscopía electrónica de barrido (ver Irvine y Chamberlain 1994, Cremades *et al.* 1997). Esta dificultad es aún mayor en especies menos conspicuas, por lo que la mayoría de los trabajos se centraron en especies más representativas de mayor porte.

En el Atlántico ibérico se pueden diferenciar dos regiones: el norte del área ibérica con afinidades por las zonas septentrionales (Francia-Islas Británicas, Europa septentrional) y el sur del área ibérica, con afinidad con el área meridional Atlántica y mar Mediterráneo. El conocimiento previo sobre algas coralinas está recopilado en Bárbara *et al.* (2005), Araújo *et al.* (2009), y en Lugilde *et al.* (2016) se realizó un estudio más detallado de los antecedentes de las

algas coralinas y su comparación con territorios vecinos. A pesar de las investigaciones acometidas en algas rojas coralinas en el noroeste ibérico, no se disponía de un catálogo completo y se desconocía la distribución y el hábitat de varias especies. Asimismo, existían ausencias de especies conocidas en los territorios vecinos, posiblemente por la falta de estudios detallados. Por ello, era necesario desarrollar una actualización del conocimiento de este grupo en el noroeste ibérico, con el objetivo de reunir y sintetizar toda la información disponible y detectar puntos débiles en taxonomía, como especies crípticas o de distribución incierta, distribución, datos y ecología, etc. Se acometió la tesis doctoral de Lugilde Yáñez (2020) en la que se muestran los últimos registros de especies y novedades corológicas publicados en Lugilde *et al.* (2021) y una flora descriptiva y analítica que se muestra en la presente monografía.

Material y métodos

Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio comprende la costa noroeste de la península ibérica (Galicia y norte de Portugal, entre las localidades de Ribadeo hasta Buarcos, repartidas en seis provincias (Fig. 1): Lugo, A Coruña, Pontevedra, Minho, Douro Litoral y Beira Litoral. La línea de costa abarca aproximadamente 1920 km y se alternan zonas de mar abierto con rías, especialmente en Galicia. Geográficamente la costa gallega está dividida en tres zonas en función de su orientación. La costa norte o Rías Altas está orientada hacia el norte, la costa noroeste o rías Medias está orientada hacia el noroeste y la costa sur o rías Baixas está orientada hacia el oeste (Rey 1993, Vilas *et al.* 1995). La costa de Baiona (Galicia) hasta Apúlia (norte de Portugal) se caracteriza por mayor abundancia de zonas abiertas con un hidrodinamismo más directo y una zonación más marcada. La costa desde Aguda-Espinho hasta la Ría de Aveiro se caracteriza por amplias extensiones de arenales. La situación geográfica y la geomorfología del noroeste de la península ibérica son los dos factores claves que determinan el clima gallego. El clima de la costa noroeste de la península ibérica es atlántico y está definido por el frente polar y el anticiclón de las Azores (Martínez-Cortizas *et al.* 1999).

El régimen de marea en el área de estudio es de tipo semidiurno con una amplitud de 3,5-4,5 m durante las mareas vivas. Según los datos de temperatura y salinidad (Puertos del Estado 2019), la temperatura media anual del agua superficial oscila entre 13,4 °C y 18,0 °C en la costa norte y de 13,4 °C a 19,3 °C hacia el sur. Asimismo, la salinidad media es de 35,3-36,4 y 34,8-36,6 psu en la costa norte y sur, respectivamente. Los fenómenos de afloramiento costero que tienen lugar en el área de estudio proporcionan aportes de nutrientes a las masas de aguas costeras (Prego *et al.* 2012). La costa noroeste de la península ibérica es el límite norte del sistema de afloramiento de las Islas Canarias (Álvarez *et al.* 2010). El afloramiento de agua profunda se produce entre los meses de primavera y verano, ya que el anticiclón de las Azores se desplaza hacia el norte provocando una situación de altas presiones y vientos del componente N-NE. Dichos vientos retiran el agua superficial costera, originando al mismo tiempo el afloramiento de agua fría y con altas concentraciones de nutrientes (Álvarez *et al.* 2010). La intensidad y frecuencia de estos eventos oceanográficos varía en función de la orientación de la costa, siendo mayores en la costa sur que en la norte (Prego *et al.* 2012).

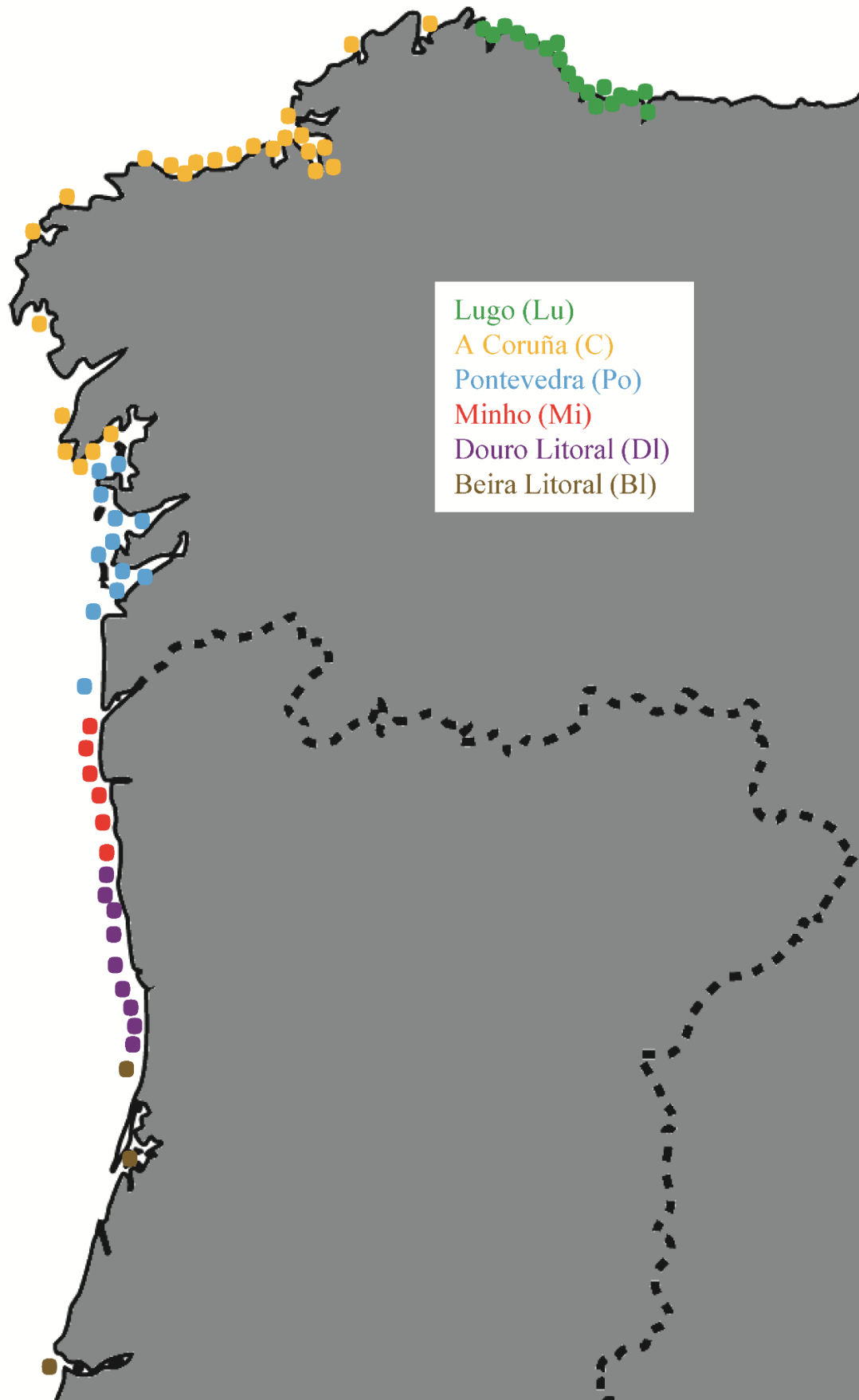


Figura 1. Localidades de muestreo de algas coralinas en las seis provincias del noroeste ibérico (Galicia y el norte de Portugal).

Metodología de campo

En cada localidad estudiada (Fig. 2), se realizaron transectos desde el intermareal superior hasta el submareal (< 20 m), tomando muestras en todo tipo de hábitats donde se desarrolla este grupo taxonómico. Las muestras se recolectaron selectivamente utilizando martillo y cincel o también mediante raspados integrales. Se revisitaron además las localidades y hábitats donde se hallaron especies de distribución incierta (ver Lugilde *et al.* 2017). Se recogieron especies de áreas fotófilas, esciáfilas, distintos tipos de hábitat como sustrato rocoso o especies epífitas, en pozas, en zonas con influencia arenosa, exposición directa e indirecta, etc. Además de la información geográfica, se recopilaban datos del hábitat y fotografías de campo. Otras muestras procedentes de proyectos y otras tesis en curso han sido también incluidas. En total se estudiaron 74 localidades (Figs. 1 y 3) repartidas por seis provincias en las que se han seleccionado más de 1300 especímenes.



Figura 2. Muestreo de algas calcáreas. **A-B.** En el submareal, con embarcación y equipo de buceo autónomo. **C.** En el intermareal rocoso, durante la bajamar. **D.** Recolección en fondos de maerl con la especie *Mesophyllum sphaericum*.

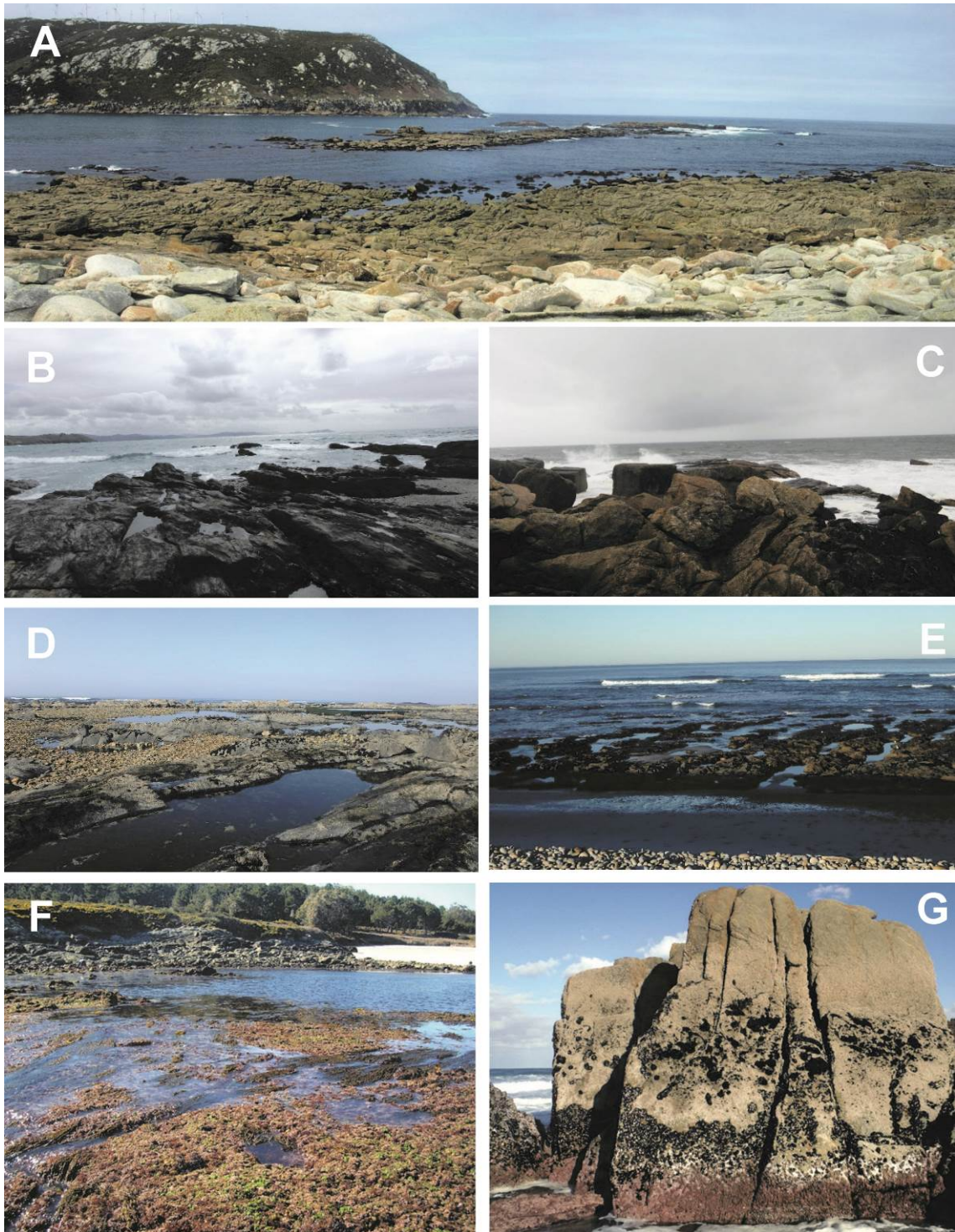


Figura 3. Ejemplos de localidades de muestreo. **A.** Barizo, A Coruña. **B.** Pta. Barbafeita, Illa de Arousa, Pontevedra. **C.** Rinlo, Lugo. **D.** Viana do Castelo, Minho. **E.** Roquedos en Belinho, Minho. **F-G.** Aspecto rojizo típico de algas coralinas en Camariñas (F) y Barrañán (G), A Coruña.

Metodología de laboratorio

Las muestras se conservaron secas en sílica gel y/o agua de mar formolada al 4%. La identificación preliminar de cada espécimen se realizó atendiendo a caracteres morfológicos externos y también características de hábitats habitualmente mencionados en la bibliografía de referencia de este grupo, para las costas atlánticas europeas y mediterráneas (Irvine y Chamberlain 1994, Afonso-Carrillo y Sansón 1999, Bressan y Babbini 2003, Rodríguez-Prieto *et al.* 2013, Adey *et al.* 2018). Para el estudio morfo-anatómico se utilizaron estereomicroscopio y microscopio óptico; para la realización de secciones del talo, se realizaron previamente descalcificaciones en ácido acético diluido e inclusión en gelatina siguiendo la metodología descrita en Cremades *et al.* (1997) y posterior conservación en Karo®. También se empleó microscopía electrónica de barrido (modelo JEOL JSM 6400, Universidade da Coruña, España), seleccionando fragmentos representativos del espécimen estudiado (vista superficial, sección transversal, estructuras reproductoras, etc.) y posterior metalización en oro (ver metodología en Peña *et al.* 2011).

La revisión bibliográfica publicada para este grupo en el área de estudio (Lugilde *et al.* 2016) y otra información disponible (herbarios, fotografías, datos sin publicar, manuscritos inéditos, etc.) sirvió como base para obtener todos los datos posibles sobre algas coralinas y su presencia/distribución en Galicia y el norte de Portugal. Con esta información se generó una base de datos que sirvió de apoyo para el estudio de las muestras en laboratorio. El material estudiado, así como nuevos especímenes con interés corológico fueron incluidos en el Herbario SANT, de la Universidad de Santiago de Compostela. Además, se han revisado aproximadamente 1000 pliegos de los herbarios SANT, COI, PO. Se trabajó también con material de colecciones particulares como las del laboratorio de Algas marinas de la Universidade da Coruña y la colección de Fermín Bescansa. Se revisaron además pliegos de otros grupos de algas y fanerógamas marinas (Fig. 4) por ser sustrato para diversas especies epífitas (como *Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*, *Plocamium cartilagineum*, *Gracilaria gracilaris*, *Pseudopolyides furcellatus*, *Gongolaria baccata*, *Ericaria selaginoides*, *Dictyota dichotoma*, *Laminaria* spp., *Zostera marina*, etc.)

Metodología molecular

Se realizó para determinados ejemplares de interés taxonómico y/o corológico o que mostraban gran variabilidad morfológica que dificultaba su identificación. La toma de submuestras se realizó bajo el estereomicroscopio para seleccionar áreas limpias, sin epífitas. Para la extracción de ADN se utilizó el kit NucleoSpin® Tissue (Macherey-Nagel, GmbH and Co. KG, Alemania) siguiendo el protocolo del fabricante. Para la amplificación mediante PCR del gen plastídico *psbA* se siguió a Bittner (2009), Peña *et al.* (2015b) y Inglés 'Auriac *et al.* (2019), con los pares de primers *psbA-F1/psbA-R2*, *psbA-F1/psbA600R* o *psbA-350F/psbA-350R*. La amplificación se comprobó en gel de electroforesis. Posteriormente, el producto PCR fue purificado mediante ExoSAP y enviado a secuenciar a los Servicios de Apoyo a la Investigación (SAI) de la UDC. Las secuencias obtenidas se revisaron usando Geneious R11 (Biomatters Ltd, Nueva Zelanda) y se alinearon en Seaview 4.4.2 (Gouy *et al.* 2010). Para aquellas secuencias incluidas en publicaciones científicas se obtuvo número de acceso GenBank y son de libre disponibilidad. Para los análisis moleculares se incluyeron secuencias disponibles en GenBank y también algunas generadas por el grupo de investigación que aún no habían sido

publicadas. Las relaciones filogenéticas fueron inferidas utilizando Maximum Likelihood (ML) e Inferencia Bayesiana (BI) utilizando Mega 6 y MrBayes 3.2.1, respectivamente (Ronquist y Huelsenbeck 2003, Tamura *et al.* 2013). Los modelos de evolución se estimaron usando los criterios de los índices Akaike (AIC) y Bayesiano (BIC) estimados en jModeltest 2.1.3 (Darriba *et al.* 2012).



Figura 4. Material de estudio en el laboratorio y herbario. **A.** Talo de *Laminaria hyperborea* con numerosas especies epífitas. **B.** Rizomas de *L. hyperborea* con *Melobesia membranacea* y otras coralínáceas epífitas. **C.** Hojas de *Zostera marina* con *Pneophyllum fragile*. **D.** Estudio de algas coralinas en laboratorio, material en seco (*Lithophyllum* sp.). **E.** Pliego de herbario de *Titanoderma pustulatum* sobre *Rhodymenia pseudopalmata* (Herbario SANT). **F.** *Phymatolithon calcareum* confirmado mediante análisis molecular en 2017 y revisado en 2018 (Herbario COI).

Resultados y discusión

Resultados y discusión

Caracteres de las algas coralinas

Caracteres vegetativos: morfología externa

Esta sección muestra los caracteres morfológicos generalmente aportados en descripciones de algas coralinas. Los más frecuentes son forma de crecimiento, color y textura, así como extensión, dimensiones y espesor del talo incrustante y tipo de margen en especies no geniculadas. Con relación a las especies geniculadas, son importantes el tipo de fijación al sustrato, patrón de ramificación de la fronde, ángulos entre ramas y las características de los intergeniculos (los segmentos calcificados).

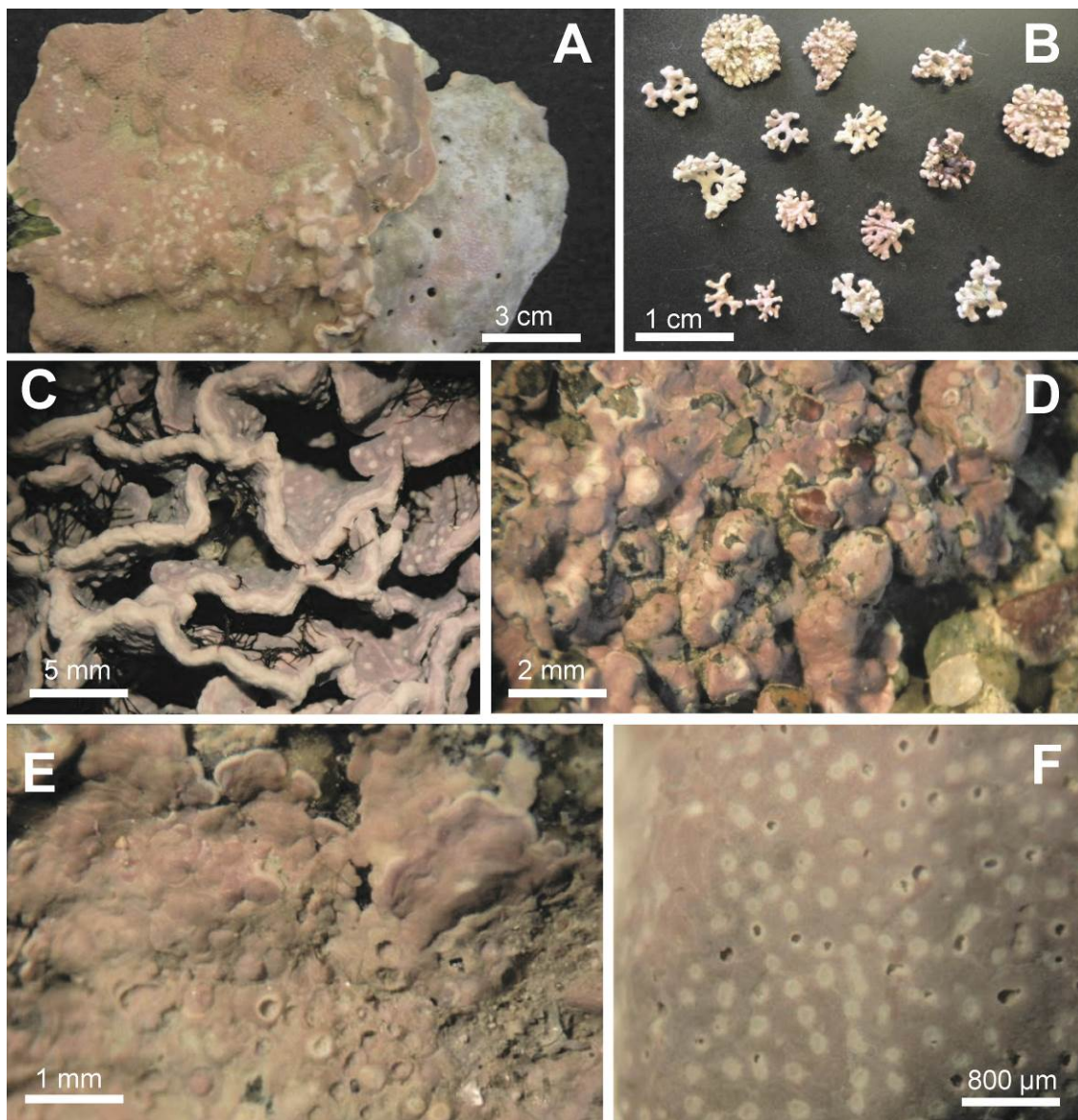


Figura 5. A. *Mesophyllum expansum* creciendo sobre *Lithophyllum hibernicum*, talos incrustantes con la superficie plana con protuberancias. B. Maerl con el talo libre y con crecimiento fruticoso y verrucoso. C. Crecimiento folioso en *L. byssoides*. D. Crecimiento en grupos de *Phymatolithon* sp. E. Crecimiento superpuesto en capas de *Mesophyllum* sp. F. Superficie modificada debido al desarrollo de conceptáculos en *P. lamii*.

Formas de crecimiento

Las algas coralinas presentan una gran variabilidad morfológica (Woelkerling 1983). Además, una especie puede exhibir un amplio abanico de formas de crecimiento (Fig. 5) que son compartidas con otras especies, dificultando en muchas ocasiones una identificación fiable (Womersley 1996, Harvey y Woelkerling 2007). Según Harvey *et al.* (2005) y Farr *et al.* (2009) algunas de las principales formas de crecimiento reconocidas son: arborescente (especies geniculadas), incrustante (*Lithophyllum hibernicum*), folioso (*L. byssoides*), fruticoso (distintas formas de maerl no fijadas al sustrato), en capas superpuestas (*M. expansum*), grumoso (*L. orbiculatum*), no consolidado (*Choreonema thuretii*) y verrucoso (*Phymatolithon lenormandii*).

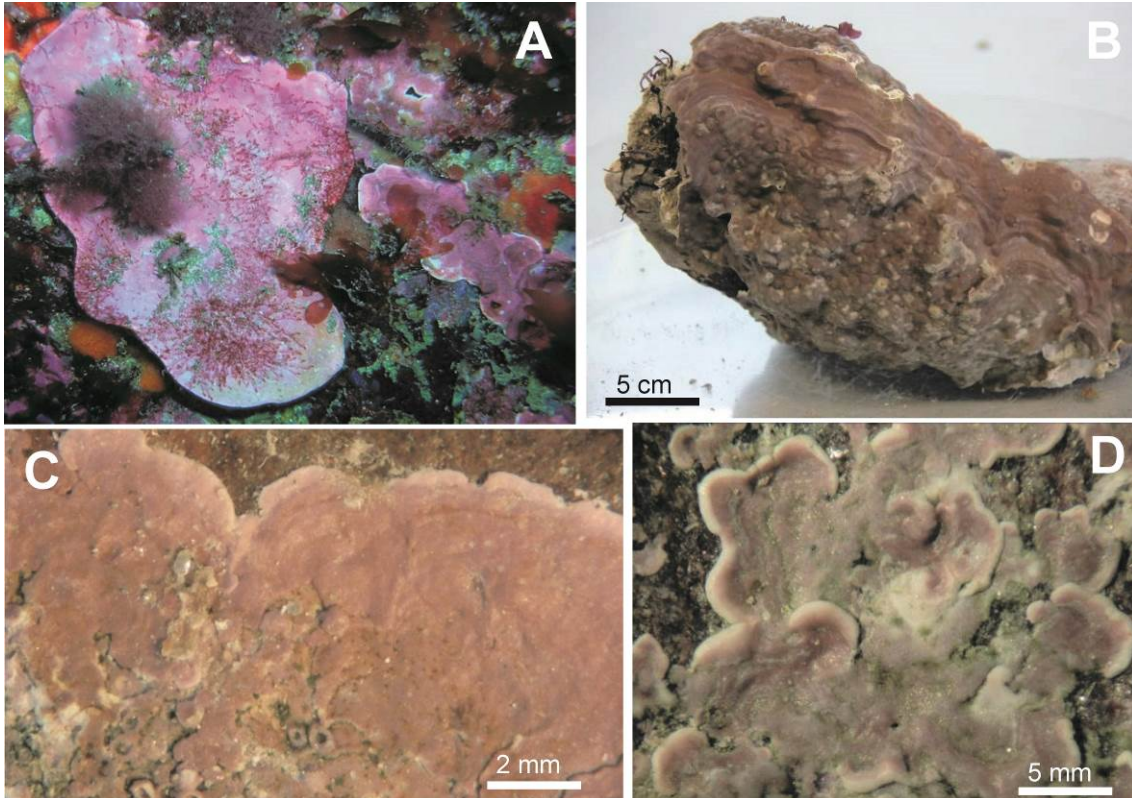


Figura 6. **A.** *Lithophyllum artabricum* (submareal) con margen libre. **B.** *Mesophyllum expansum*, talo costroso con un margen extenso y engrosado. **C.** Costra fina y plana con un margen decolorado no evidente *Mesophyllum* sp. **D.** Costra fina con un margen engrosado y decolorado en *Phymatolithon lenormandii*.

Extensión, dimensiones y espesor del talo incrustante y tipo de margen (especies no geniculadas)

La extensión, dimensiones y espesor del talo incrustante suelen ser caracteres variables, pero en ocasiones son de utilidad como ocurre en *Lithophyllum hibernicum*, una especie muy abundante representativa de nuestras costas. Durante su crecimiento, los talos de *L. hibernicum* desarrollan excrecencias muy características, especialmente cuando convergen espacialmente talos pertenecientes a varios individuos. Otras especies del género *Mesophyllum* y *L. artabricum* presentan márgenes libres, no adheridos al sustrato (Fig. 6). En cuanto al espesor, existen especies muy poco conspicuas que presentan talos extremadamente finos (como *Pneophyllum fragile*). Por lo que respecta al margen del talo incrustante, éste se suele considerar un buen carácter para distinguir entre algunas especies del género *Phymatolithon* (Fig. 6) que pueden presentar un margen blanquecino y engrosado.

Color y textura

La coloración no está generalmente considerada como un caracter diagnóstico, sólo orientativo, ya que como otros autores probaron (Irvine y Chamberlain 1994, Hernández-Kantún *et al.* 2015a, Pezzolesi *et al.* 2017), se ha encontrado una gran variación en color para varias especies (*Lithophyllum byssoides*, *L. hibernicum*, *Phymatolithon* sp.). Aunque en algunos casos el color puede ayudar a la identificación. Irvine y Chamberlain (1994) indicaron que el color más habitual para las especies formadoras de maerl es el rosa, mientras que *P. lusitanicum* en cambio, es rosa grisáceo (Peña *et al.* 2015a). Otro ejemplo es la especie *L. nitorum* que habitualmente presentan una coloración anaranjada. Cabiocch y Mendoza (2003) también destacan la textura brillante de *M. lichenoides* que también ha sido observada en *M. expansum* (Peña *et al.* 2015b). Por el contrario, algunas especies de *Phymatolithon* suelen exhibir una textura mate (Irvine y Chamberlain 1994).

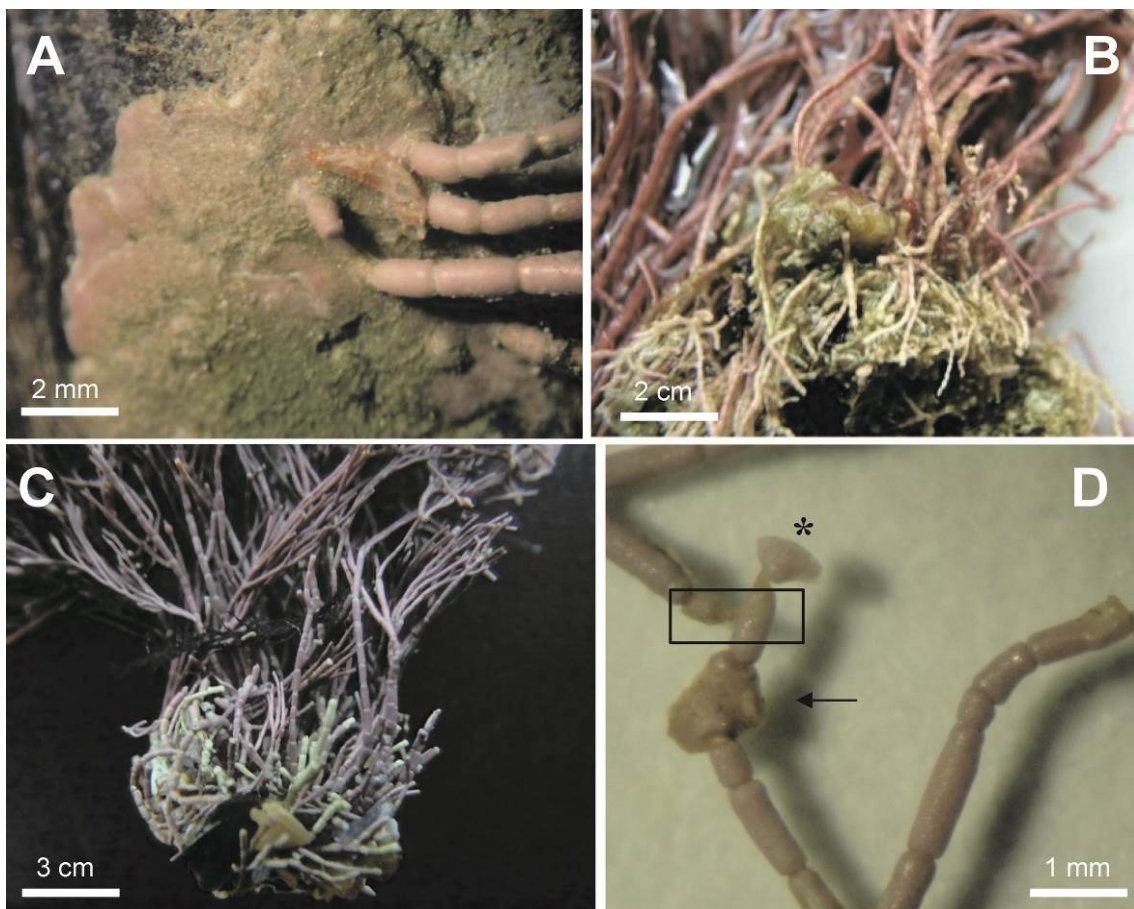


Figura 7. A. Base costrosa de *Corallina officinalis*. B. Base rizoidal de *Jania squamata*. C. Base costrosa de *J. longifurca*, con rizoides secundarios. D. Discos secundarios (asterisco) en *J. longifurca* e intergeniculos unidos por estructuras calcificadas (caja) y por engrosamientos calcificados (flecha).

Fijación al sustrato (especies geniculadas)

Las especies geniculadas se fijan al sustrato por una base costrosa o un sistema de rizoides como en *Jania squamata* (Fig. 7), que también desarrolla estolones (Hamel y Lemoine 1953, Johansen y Colthart 1975, Johansen 1981, Irvine y Chamberlain 1994). Otras especies de *Jania*, como *J. longifurca* y *J. rubens* son capaces de producir estructuras accesorias secundarias para refijarse al sustrato (Fig. 7), tales como discos secundarios o engrosamientos calcificados que

sirven para conectar intergeniculos entre sí o al sustrato de gujarros o maerl (ver Lugilde *et al.* 2019). Por otra parte, la especie geniculada *Amphiroa vanbosseae* que es semiendófito en el intermareal de especies de *Lithophyllum* (principalmente *L. hibernicum*), presenta partes basales endofíticas dentro del talo del hospedador y partes jóvenes erguidas sobre la superficie (Johansen 1969, Cremades *et al.* 1997).

Patrón de ramificación (especies geniculadas)

El patrón de ramificación se considera un carácter diagnóstico en especies geniculadas (Irvine y Chamberlain 1994, Harvey *et al.* 2005). La ramificación pinnada (Fig. 8) es característica de los géneros *Corallina* y *Ellisolandia* (Walker *et al.* 2009, Brodie *et al.* 2013, Hind y Saunders 2013), mientras que la ramificación dicotómica es característica de *Jania* (Bressan 1974, Johansen 1981). Esta ramificación dicotómica en *Jania* puede ser regular como en *J. longifurca*, *J. squamata*, *J. rubens* (Fig. 8) y *J. rubens* var. *corniculata* (Bressan y Babbini 2003), o ditricotómica como en *J. virgata* (Newton 1931, Rodríguez-Prieto *et al.* 2013). *Amphiroa vanbosseae*, sin embargo, exhibe un patrón de ramificación irregular con intergeniculos rígidos (Cremades *et al.* 1997, Fig. 8).

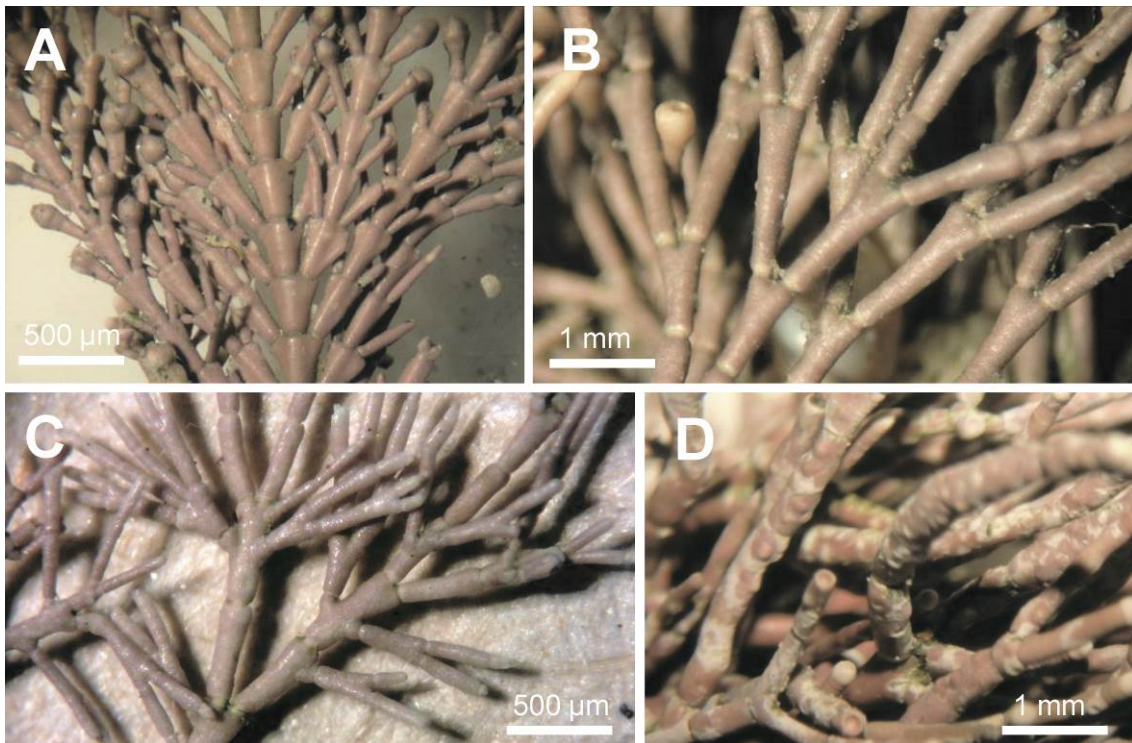


Figura 8. A. Ramificación pinnada en *Ellisolandia elongata*. B. Ramificación dicotómica y regular en *Jania rubens*. C. Ramificación di-tricotómica en el eje principal de *J. virgata*. D. Patrón de ramificación irregular con intergeniculos rígidos en *Amphiroa vanbosseae*.

Ángulos entre ramas (especies geniculadas)

Otro carácter diagnóstico efectivo es el ángulo formado entre ramas y dicotomías, y también el ángulo de la última dicotomía en especies de *Jania* (Afonso-Carrillo y Sansón 1999), que son agudos en *J. rubens* (Fig. 9) y anchos en *J. virgata* (Newton 1931, Fig. 9). Estos ángulos también son útiles para distinguir a las especies del género *Corallina* de *Ellisolandia elongata* (Brodie *et al.* 2013).

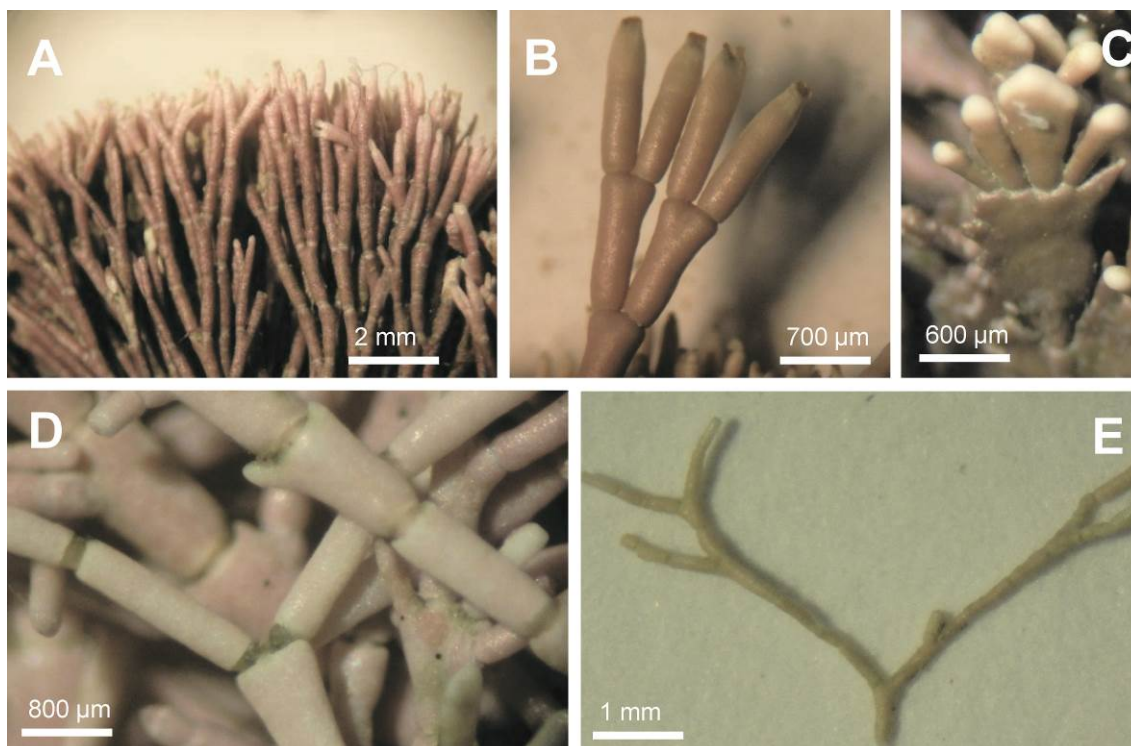


Figura 9. A. Ángulos agudos (25°) en *Jania rubens*, entre ramas y en la última dicotomía (45°). B-C. Ángulos muy agudos ($<10^\circ$) en (B) *J. longifurca* y (C) *Corallina berteroi*. D-E. Ángulos amplios (75°), en (D) *J. rubens* y (E) *J. virgata*.

Intergenículos (especies geniculadas)

Los segmentos calcificados se conocen como intergenículos (Irvine y Chamberlain 1994). Estos intergenículos se unen por una capa de células descalcificadas y generalmente alargadas denominadas genículo ((Irvine y Chamberlain 1994). El intergenículo varía en su morfología y dimensiones y es diagnóstico para varias especies, como en *J. longifurca*, con intergenículos robustos y cilíndricos (Fig. 10) diferentes de *J. squamata* (Fig. 10) que son comprimidos y trapezoidales (Johansen y Colthart 1975). Otro carácter útil es la longitud y el diámetro de los intergenículos (Baba *et al.* 1988, Irvine y Chamberlain 1994). Algunos intergenículos se extienden en sus partes apicales, estas estructuras se llaman lóbulos distales en esta publicación, y se conocen como cornículos por algunos autores (Yendo 1902). Ocasionalmente, algunas ramas con conceptáculos están extendidas y forman segmentos prolongados en forma de pequeños intergenículos (denominados cornículos en el presente trabajo). Hamel y Lemoine (1953) encontraron que los conceptáculos de carposporocistes portan estas ramas de forma más habitual, especialmente en *E. elongata*, y que estas ramas son normalmente fértiles.

Caracteres vegetativos: morfología interna

Los caracteres morfológicos internos habitualmente empleados son: organización del talo, células epitalinas y células iniciales subepitalinas, tipo de conexiones celulares, disco de germinación, tricocitos y, en especies geniculadas, el número de capas de células medulares.

Organización del talo

El talo de algas coralinas se constituye por filamentos formados por células derivadas de una célula meristemática, más o menos susceptible a elongación según el género (Giraud y Cabioch

1977). Según la posición de estas células meristemáticas en el talo se distinguen dos tipos: células iniciales terminales en los márgenes, responsables del crecimiento lateral, y células iniciales subepitalinas o subterminales, responsables del crecimiento en espesor. Algunos autores las consideran un carácter distintivo para este grupo de algas (Adey 1964, Giraud y Cabioch 1977).

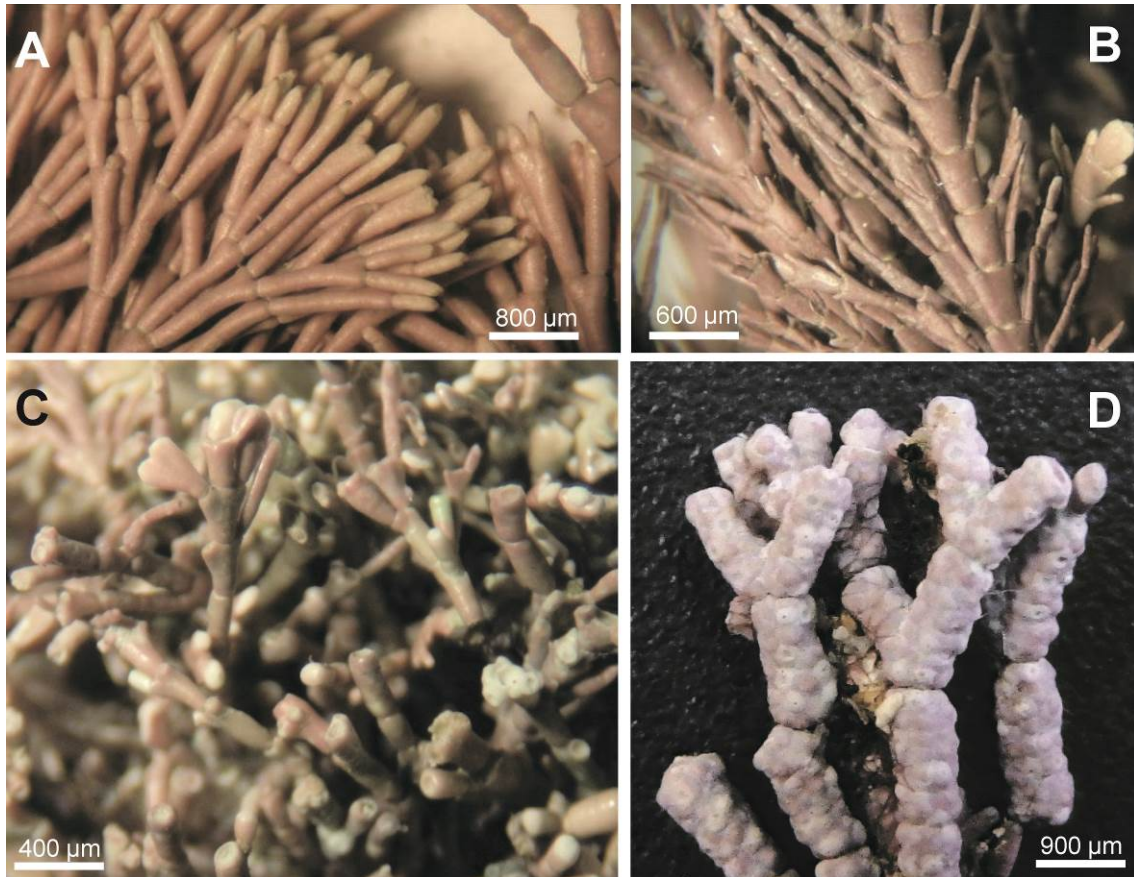


Figura 10. A. Intergeniculos robustos y cilíndricos, sin lóbulos distales en *Jania longifurca*. B. Intergeniculos trapezoidales, con lóbulos distales en *J. squamata*. C. Intergeniculos comprimidos y trapezoidales en *Corallina berteroi*. D. Intergeniculos cilíndricos, rígidos y robustos en *Amphiroa vanbosseae*.

Los talos están organizados en general de forma dorsiventral, y pueden diferenciarse dos tipos: monómero y dímero (Woelkerling 1988). Algunos autores como Cabioch (1972) discutieron las diferencias entre ambos tipos y concluyeron que esta diferenciación no siempre ocurre, ya que muchos géneros presentan especies con ambos tipos de talo, como en *Amphiroa*, *Corallina*, *Jania* y *Lithophyllum*.

En un talo monómero incrustante (Fig. 11) se desarrollan filamentos basales que permanecen paralelos al sustrato y que constituyen la médula. Mientras que los filamentos corticales se curvan hacia la superficie (Woelkerling 1988, Irvine y Chamberlain 1994). Este tipo de talo suele estar presente en los géneros *Lithothamnion*, *Phymatolithon*, *Mesophyllum*, etc. (Irvine y Chamberlain 1994). Lemoine (1928) estableció que los filamentos medulares de *Mesophyllum* se disponen formando arcos concéntricos de células (Fig. 11); esta organización es de tipo coaxial, mientras que cuando no está presente se denomina organización no-coaxial o plumosa (Woelkerling 1988).

El talo dímero (Fig. 11) produce un filamento basal uniestratificado de células medulares y filamentos erguidos multiestratificados que forman el córtex, desarrollados debido a la actividad de meristemas iniciales extendidos en un pseudoparénquima (Irvine y Chamberlain 1994). En

algunos casos, las células medulares basales pueden ser columnares y de gran tamaño y disponerse en empalizada (Harvey *et al.* 2005). Los filamentos erguidos de células corticales generalmente tienen dimensiones más estrechas (Johansen 1981). Los siguientes géneros pueden exhibir talos dimeros: *Lithophyllum*, *Titanoderma*, *Hydrolithon*, *Pneophyllum*, *Melobesia* (Irvine y Chamberlain 1994).

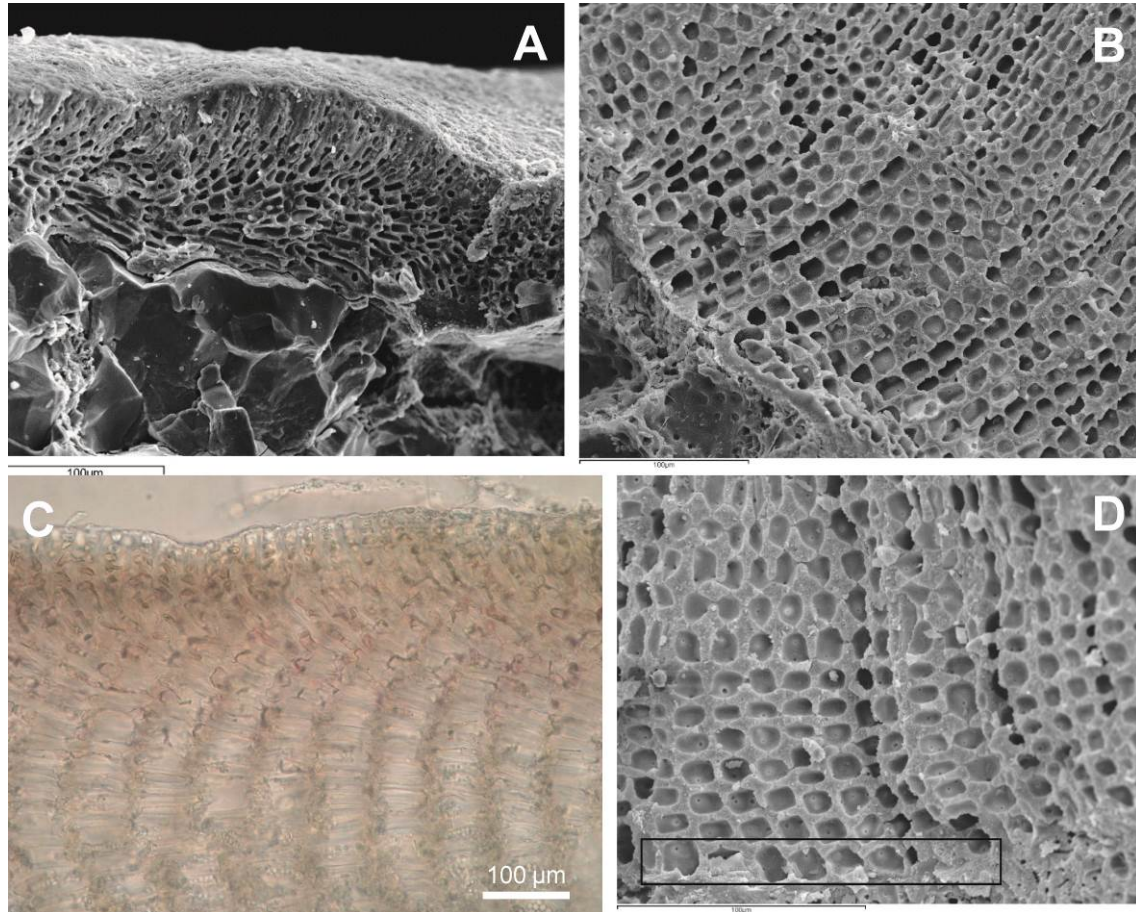


Figura 11. Morfología interna del talo, MEB (A-B, D) y M.O. (C). **A.** Talo monómero (*Phymatolithon* sp.). **B.** Talo dímero (*Lithophyllum* sp.). **C.** Talo monómero con organización coaxial (*Mesophyllum* sp.). **D.** Células basales uniestratificadas (rectángulo) en el talo dímero de *Lithophyllum* sp.

Superficie celular del talo y tipo de conexiones

La superficie del talo observada por microscopía electrónica de barrido (MEB) se considera un carácter útil para distinguir entre algunos géneros (Chamberlain 1990). Esta autora reconoció tres patrones en la superficie celular: tipo *Phymatolithon* (Fig. 12), cuando las células presentan morfología poligonal, con un margen plano y amplio espacio intercelular; tipo *Leptophytum* (Fig. 12), cuando el margen está engrosado con un amplio espacio intercelular; y tipo *Pneophyllum* (Fig. 12), con células redondeadas y espacio intercelular reducido. Algunos géneros pueden exhibir dos o más tipos, como discutieron Irvine y Chamberlain (1994) como, *Lithophyllum crouaniorum* y *L. incrustans* que muestran células tipo *Phymatolithon*, a diferencia de *L. nitorum* que presenta células tipo *Leptophytum*. Además, las células en *Lithothamnion* tienden a exhibir paredes más finas.

Las células corticales del mismo filamento se conectan entre ellas por sinapsis primarias, presentes en todos los grupos de algas coralinas (Giraud y Cabioch 1977). Las células corticales

de filamentos contiguos pueden conectarse por sinapsis secundarias (Fig. 13), carácter casi exclusivo de la subfamilia *Lithophylloideae* (Harvey *et al.* 2005). Estas sinapsis secundarias se forman por la disolución de paredes celulares en el punto de contacto y ocurren generalmente en todos o en la mayoría de los filamentos contiguos, también se caracterizan por un tamaño pequeño (Cabiocch 1972). Mientras que las conexiones más comunes son de mayor tamaño (Fig. 13) y se conocen como fusiones celulares (Cabiocch 1972). Las fusiones celulares están presentes en todos los órdenes calcificados de Corallinophycidae (Sporolithales, Corallinapetrales, Hapalidiales y Corallinales) (Harvey *et al.* 2005, Jeong *et al.* 2020, Peña *et al.* 2020). En algunos géneros las fusiones celulares son pervasivas y muy abundantes y se producen entre casi la totalidad de las paredes celulares, como ocurre en la subfamilia Hydrolithoideae (Irvine y Chamberlain 1994, Kato *et al.* 2011, Peña *et al.* 2019). Una excepción es el género *Choreonema*, que presenta talos reducidos sin sinapsis secundarias ni fusiones celulares (Broadwater *et al.* 2002).

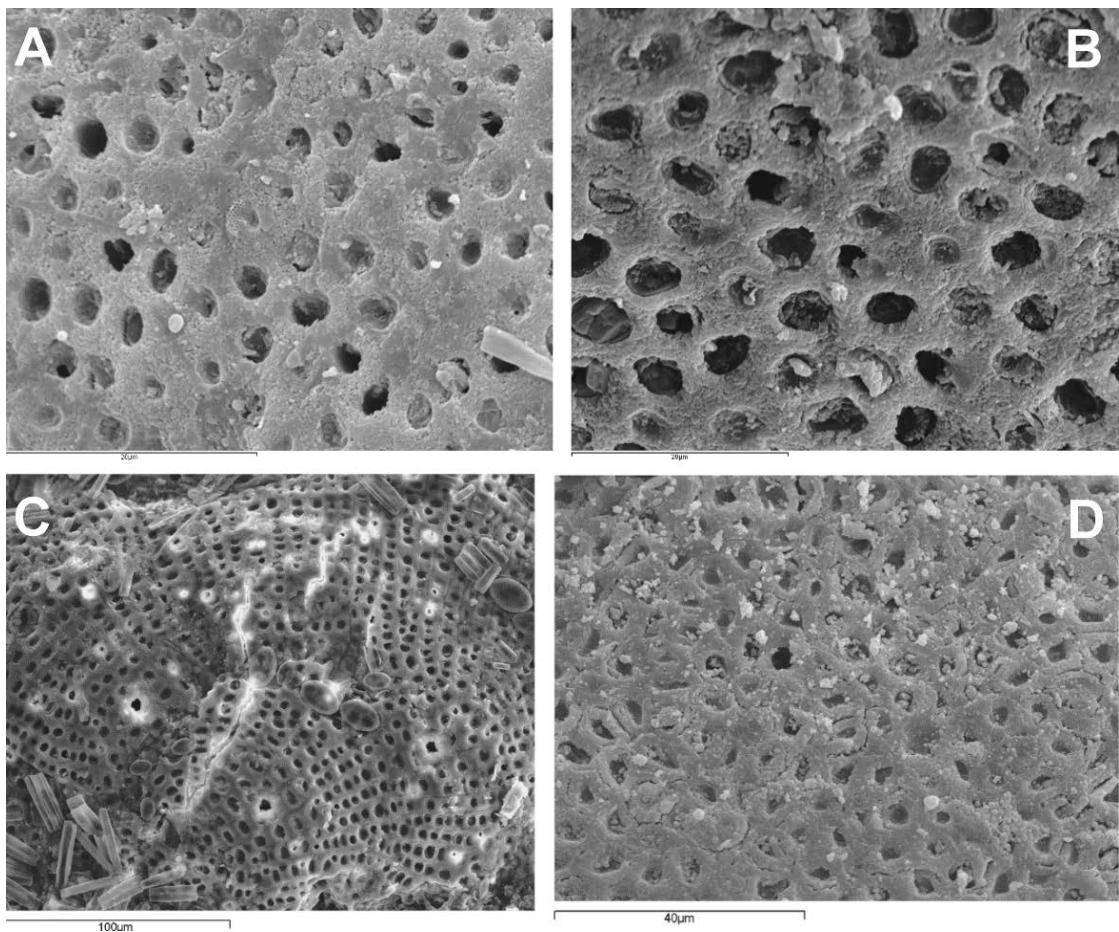


Figura 12. A-B. Morfología interna del talo (MEB). Células en vista superficial, tipo *Phymatolithon*. A (*Mesophyllum* sp.) B (*Phymatolithon* sp.). C. Células en vista superficial, tipo *Pneophyllum*. D. Células en vista superficial, tipo *Leptophytum* (*Phymatolithon* sp.).

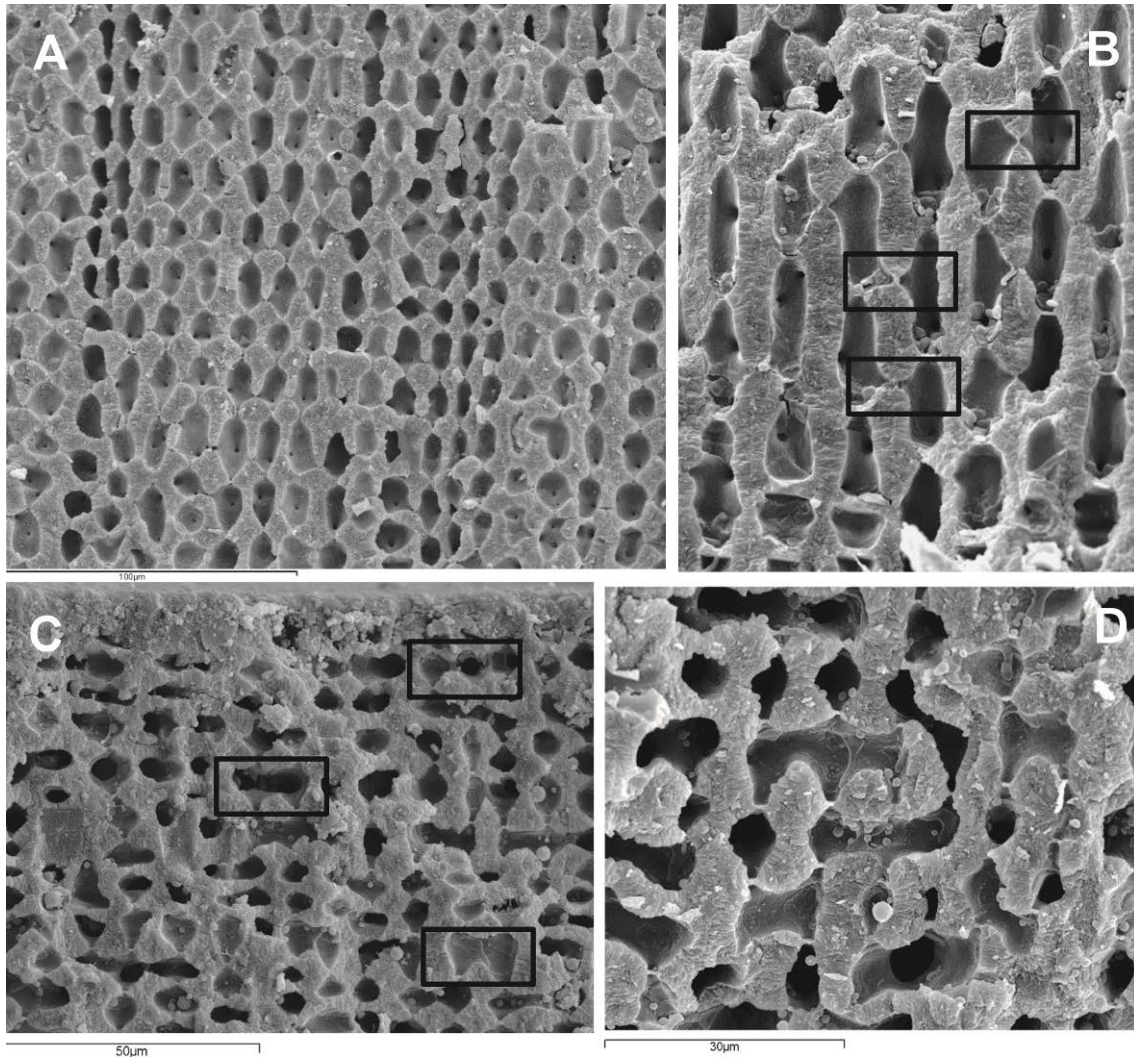


Figura 13. Morfología interna del talo (MEB). **A-B.** Células conectadas por sinapsis primarias (mismo filamento) y sinapsis secundarias (filamentos contiguos) en *Lithophyllum* sp. **C-D.** Detalle de células de filamentos contiguos conectadas por fusiones celulares en *Phymatolithon* sp.

Células epitalinas y células iniciales subepitalinas

Las células epitalinas se consideran un carácter diagnóstico en varias especies. Algunos autores distinguieron a las células epitalinas de *Lithothamnion* como en copa (Fig. 14), en domo en *Phymatolithon* o redondeadas en *Mesophyllum* (Irvine y Chamberlain 1994). Las dimensiones y también la organización en capas de las células epitalinas es diagnóstico entre algunas especies (Giraud y Cabioch 1977), por ejemplo, en *Lithophyllum hibernicum* y *L. incrustans* (Hernández-Kantún *et al.* 2015a). En ocasiones, el número de capas de células epitalinas puede ayudar a diferenciar entre especies, como por ejemplo entre especies de *Lithophyllum*, con hasta seis filas en *L. orbiculatum* (revisado por Chamberlain *et al.* 1988).

Las células inmediatamente subyacentes a las epitalinas se conocen como células iniciales subepitalinas (Cabioch 1972). Presentan actividad meristemática mediante un proceso de elongación celular (Woelkerling y Irvine 1986b). Las diferencias entre la morfología y el tamaño de células iniciales son carácter diagnóstico para algunos géneros (Adey y Adey 1973). En *Phymatolithon*, estas células suelen ser similares en tamaño o más cortas que las células corticales subyacentes; en *Lithothamnion* y *Mesophyllum*, en cambio, las células iniciales subepitalinas son

igual o más largas que las células corticales inmediatamente subyacentes (Irvine y Chamberlain 1994).

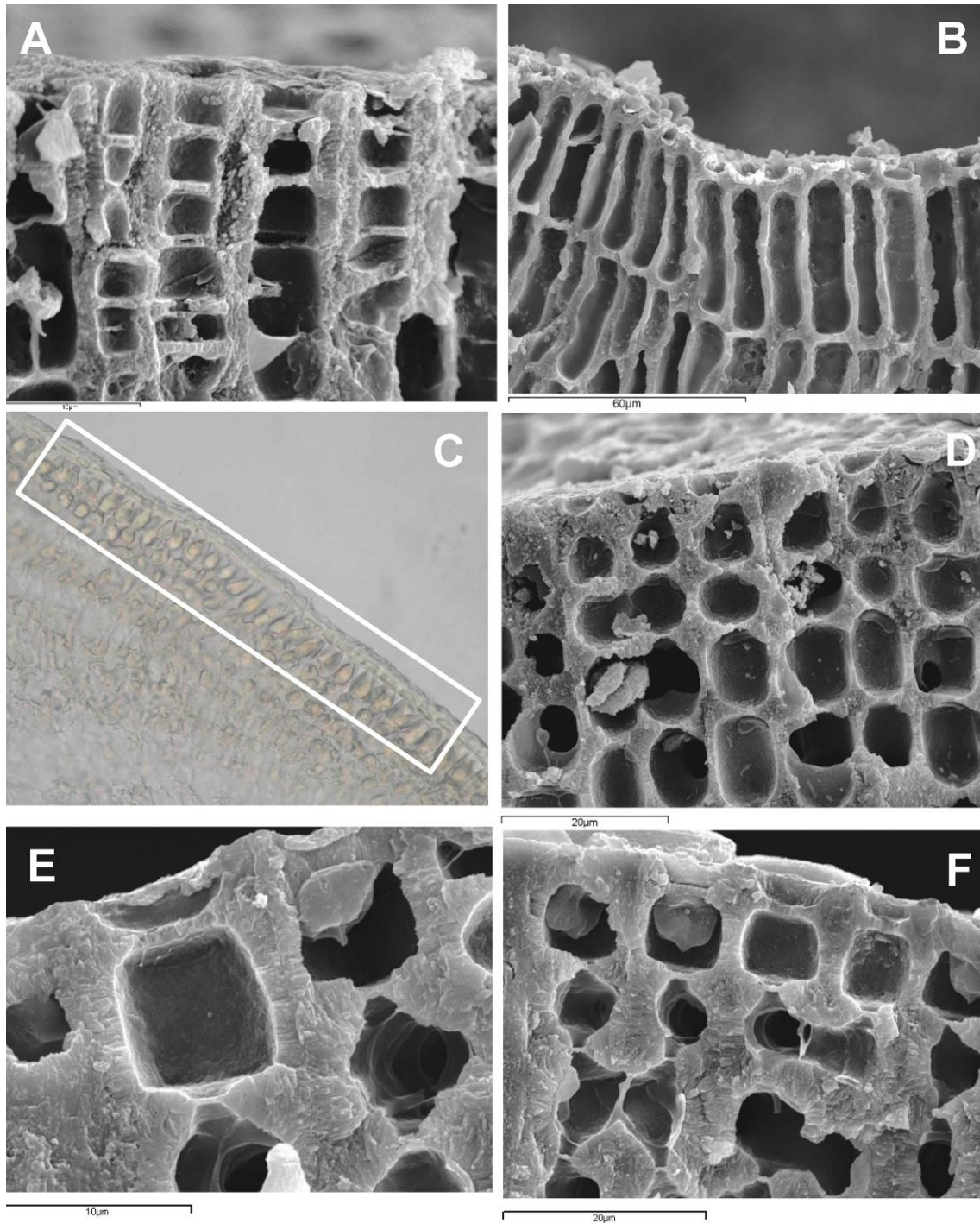


Figura 14. Secciones transversales. **A.** Células epitalinas en *Lithophyllum orbiculatum* (MEB). **B.** Células iniciales subepitalinas alargadas en *Titanoderma* sp. (MEB). **C.** Células iniciales subepitalinas de mayor tamaño que las células subyacentes en *Mesophyllum* sp. (MO). **D.** Células epitalinas redondeadas y células iniciales subepitalinas más desarrolladas, similares en tamaño a las células corticales subyacentes (*Mesophyllum* sp., MEB). **E-F.** Células epitalinas en copa y células iniciales subepitalinas de mayor tamaño que las células subyacentes en *Lithothamnion* sp. (MEB).

Disco de germinación

Las esporas de algas coralinas son de pequeño tamaño y color rojo intenso, tienen una forma más o menos globular y están rodeadas por un mucílago más tenue (Irvine y Chamberlain 1994). Éstas (carpósporas, tetrásporas o bisporas) se dividen activamente dando lugar a un disco de germinación, obvio en fases tempranas del desarrollo (Cabioch 1972). Los procesos de germinación estudiados han mostrado ser consistentes, por lo que se emplearon para distinguir algunos géneros como *Hydrolithon* y *Pneophyllum* (Chamberlain 1984). Algunas especies exhiben un disco de germinación característico formado por 4 células centrales (*Hydrolithon*), en otros géneros está formado por 8 células centrales (*Pneophyllum*), y en la especie *Melobesia membranacea* está formado por 56 células centrales (Chamberlain 1985b). Johansen (1981) reconoció un patrón de 32 células en especies de *Corallina* y 20-32 células en *Amphiroa*. Asimismo, este disco de germinación se rodea por células pericentrales que son también diagnóstico para algunas especies, como en el caso de *Pneophyllum fragile*, con un disco de germinación formado por 8 células centrales y 12 células pericentrales (Fig. 15) e *Hydrolithon farinosum*, con un disco de germinación formado por 4 células centrales y 8 células pericentrales (Chamberlain 1984).

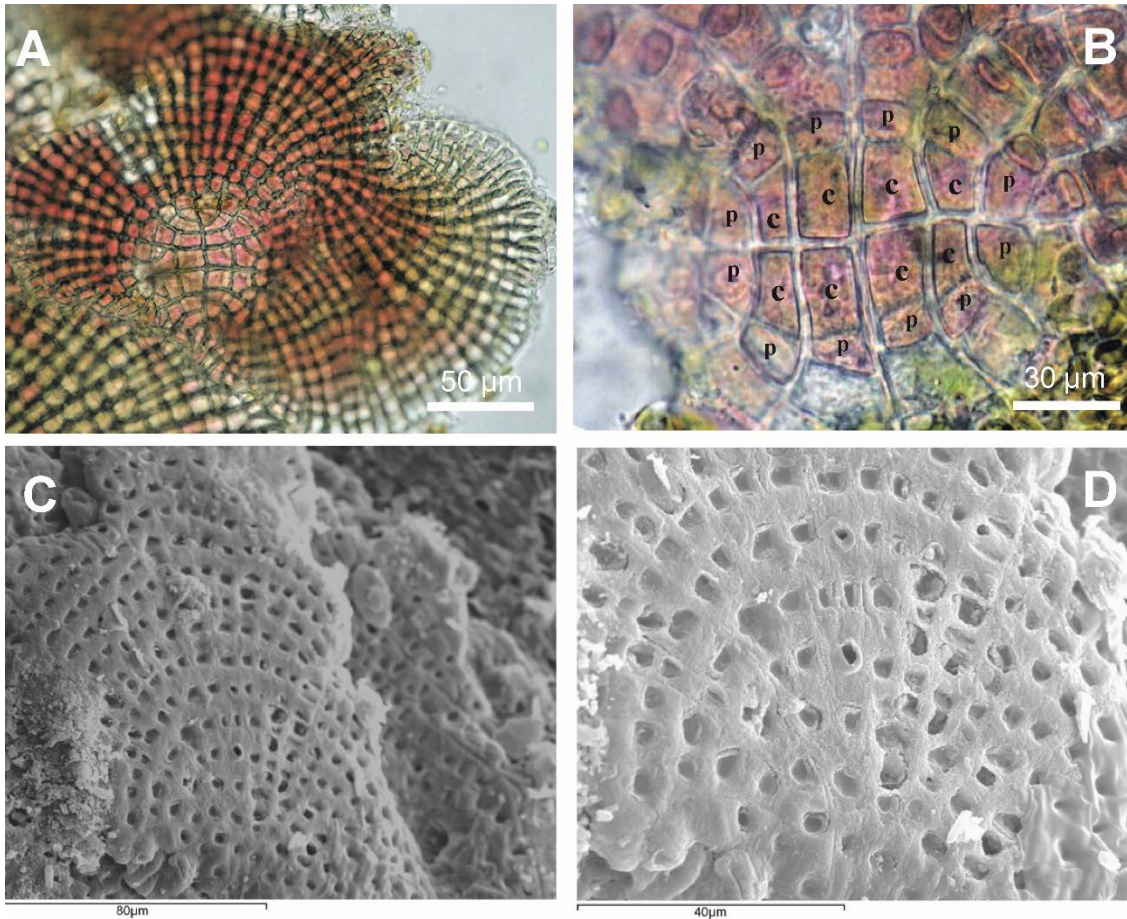


Figura 15. A-B. Disco de germinación de *Pneophyllum fragile* (MO) formado por 8 células centrales (c), rodeadas por 12 células pericentrales (p). C-D superficie del talo en *Hydrolithon* sp. (MEB).

Tricocitos y megacélulas

Los tricocitos son células que potencialmente pueden portar una estructura especializada denominada filamento o pelo. Su función no está aún clara y la literatura les atribuye un papel protector contra la insolación excesiva o que pueda estar implicado en la absorción de nutrientes (Chamberlain 1985a, revisado en Basso et al. 2014). Los tricocitos son generalmente de mayor tamaño que las células vegetativas contiguas (Fig. 16) y presentan paredes más gruesas, así como contenido celular más intenso (Irvine y Chamberlain 1994). Varias células corticales poseen la capacidad de derivar en tricocitos (Cabioch 1972).

Se han descrito tres tipos de desarrollo de tricocitos para algas coralinas (Cabioch 1971, revisado en Johansen 1981, Walker 1984). El tipo más sencillo se describió en especies no geniculadas con talos finos como el género anteriormente conocido como *Fosliella*, donde los tricocitos persisten en el talo sin posterior desarrollo y son visibles en superficie con aspecto de células sin coloración y con paredes engrosadas. El segundo tipo, descrito en especies geniculadas como *Jania* o *Corallina*, los tricocitos son senescentes y no queda vestigio de su presencia tras la actividad meristémica de la célula soporte. Dentro de este segundo tipo, Garbary y Johansen (1982) describieron dos subtipos según la morfología de su base: i) Tipo C: redondeada, algo elevada en *Corallina* (Fig. 16) y ii) Tipo J: alargada con el poro excéntrico, como en *Jania* (ver en Bressan y Babbini 2003). En cuanto al tercer tipo descrito en géneros no geniculados como *Neogoniolithon* o *Porolithon*, se le considera el más complejo por la producción de células inusualmente grandes (llamadas megacélulas) que además persisten una vez enterradas en el talo.

Los tricocitos raramente ocurren en Hapalidiales y más raramente en *Sporolithon* (Walker 1984, Townsend et al. 1995, Athanasiadis y Ballantine 2014, Sissini et al. 2014, Townsend y Huisman 2018). En el orden Corallinales, se encuentran como tricocitos solitarios, o agrupados dispuestos en filas verticales o en campos horizontales, compactados o con filamentos vegetativos intercalados (Adey et al. 1982, Woelkerling 1988, Kato et al. 2011, Maneveldt 2005, Maneveldt y Keats 2014, Peña et al. 2019). La ordenación de tricocitos se ha descrito para las subfamilias Hydrolithoideae y Metagoniolithoideae (*Porolithon*, Kato et al. 2011, Rösler et al. 2016), pero no es definitivamente diagnóstico, particularmente en Metagoniolithoideae que engloba taxones con tricocitos individuales (*Harveylithon*, Rösler et al. 2016). Por otro lado, la ordenación de tricocitos se ha descrito como variable en más de un único espécimen (Penrose y Woelkerling 1988), y se han observado campos horizontales de tricocitos en diferentes taxones de Corallinales como *Dawsoniolithon conicum* (como *Pneophyllum conicum*, Keats et al. 1997), *Spongites* (Caragnano et al. 2018) o *Neogoniolithon* (Penrose 1992, Mateo-Cid et al. 2014). Igualmente, los tricocitos a menudo son visibles en vista superficial (Irvine y Chamberlain 1994) como sucede en especies geniculadas (como *Corallina*) o no geniculadas de talo fino. En estos últimos, los tricocitos son visibles en la superficie del talo (*Pneophyllum*) o incluso en la base de conceptáculos (*Hydrolithon farinosum*). A pesar de la presencia y variabilidad de desarrollo de estas estructuras, todavía queda por explorar la presencia, disposición y organización de tricocitos, su función o funciones, así como la influencia genética o ambiental. Desde un punto de vista taxonómico, la mayoría de los estudios presentan a los tricocitos como un carácter inconsistente a la hora de segregar especies (Basso et al. 2014).

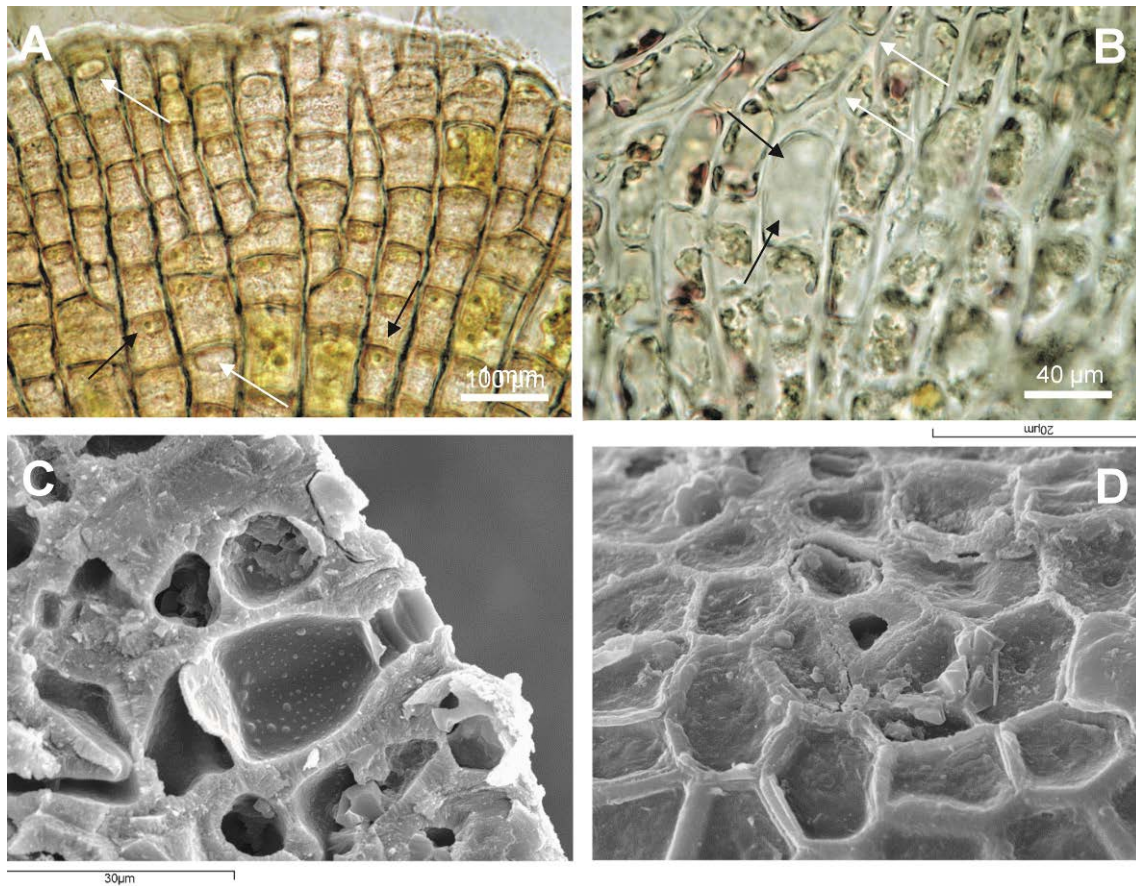


Figura 16. Tricocitos **A.** (MO) Poros de tricocitos en vista superficial (flechas negras) y células epitalinas (flecha blanca) en *Pneophyllum* sp. **B.** (MO) Tricocitos terminales en el filamento de *Hydrolithon boreale* (flecha negra), con pelo (flecha blanca). **C.** (MEB) Sección transversal de un tricocito y megacélula (*Spongites* sp., Mar Caribe). **D.** (MEB) Poro de un tricocito en *Corallina* (tipo C) en vista superficial.

Número de capas de células medulares (especies geniculadas)

Las células medulares del intergeniculo se agrupan en capas, dispuestas en una combinación de arcos observados en vista superficial (Afonso-Carrillo y Sansón 1999). Según el número de capas se distinguen los géneros *Amphiroa*, *Corallina* y *Ellisolandia*. En *Amphiroa vanbosseae* las células medulares se agrupan en 4-6 (8) capas, en *Corallina* y *Ellisolandia* en un número de capas entre (4) 8-25 (30) (Coppejans y Kling 1995, Cremades *et al.* 1997, Beltrán y Bárbara 2003, Hind y Saunders 2013). Es además útil para distinguir entre especies de *Jania* (Fig. 17), que se agrupan entre un número de 3-10 capas (Afonso-Carrillo y Sansón 1999, ver Lugilde *et al.* 2017).

Caracteres reproductivos de las algas coralinas

Ciclo de vida

Las algas coralinas se pueden reproducir sexual o asexualmente (Johansen 1981). El ciclo de vida (Fig. 18) se caracteriza por ser isomórfico, excepto para el género aún poco conocido *Rhodenigma* (Rhodogorgonales), al cual se le atribuye un ciclo heteromórfico (West *et al.* 2016). El ciclo comprende tres fases o estadios: una fase gametofítica haploide que produce gametos, una fase diploide carposporofítica que produce carpósporas y una última fase diploide que produce tetrásporas haploides por meiosis (Woelkerling 1988, Irvine y Chamberlain 1994). La

mayoría de los taxones son dioicos, pero en varias especies de *Jania* por ejemplo son monoicos, o incluso variabilidad de talos dioicos y monoicos en algunas especies (p. ej. *Melobesia membranacea*).

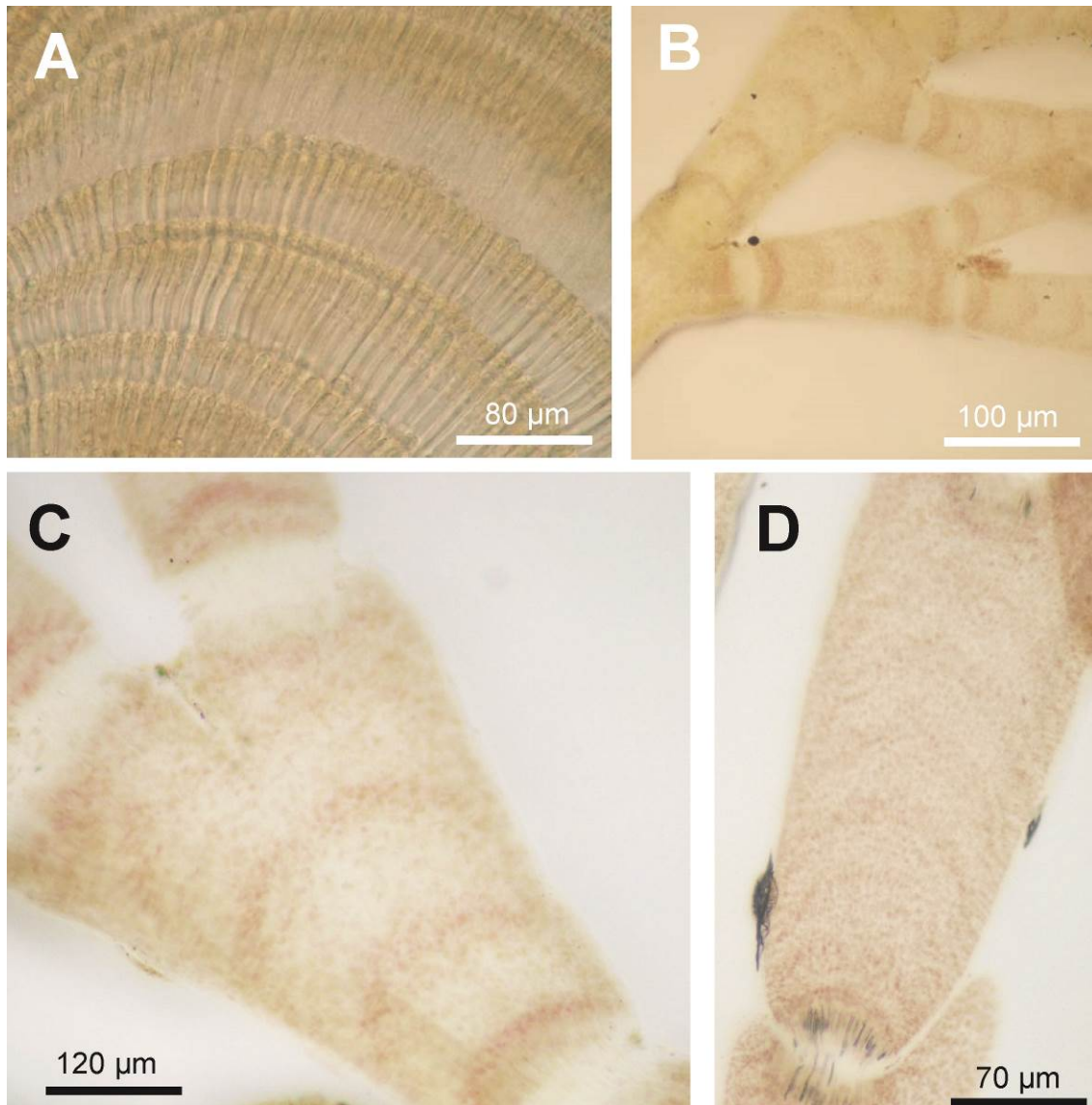


Figura 17. Material descalcificado (MO). **A.** Disposición en arcos de las células medulares de *Amphiroa vanbossee*. **B.** Cuatro capas de células medulares en *Jania virgata* (4-6). **C.** Cinco capas de células medulares en *J. longifurca* (4-9). **D.** Siete capas de células medulares en *J. squamata* (4-9).

Para la reproducción tanto sexual como asexual se forman conceptáculos (Johansen 1981). Los conceptáculos sexuales y de carposporocistes son uniporados. Los gametos masculinos (espermacios) se diferencian dentro de los espermatocistes y se desarrollan a partir de células iniciales de espermatocistes (Irvine y Chamberlain 1994). Los sistemas de espermatocistes pueden ser simples, como en *Lithophyllum*, o ramificados, como en especies de *Phymatolithon* (Irvine y Chamberlain 1994). Los gametocistes femeninos (carpogonios) presentan en la parte apical un filamento alargado -la tricógina- que captura a los gametos masculinos, y en la parte basal el núcleo femenino, donde se produce la fecundación tras la plasmogamia de los gametos y el proceso de cariogamia (Irvine y Chamberlain 1994, Harvey *et al.* 2005). Consecutivamente, se produce un cigoto diploide que resulta en un carposporófito diploide que

se desarrolla en el interior del conceptáculo uniporado femenino (Irvine y Chamberlain 1994). El carposporófito contiene normalmente una célula de fusión central más o menos aparente y filamentos gonimoblásticos, cada uno terminado en un carposporociste. Una vez liberadas las carpósporas diploides, éstas germinan dando lugar a un talo esporofítico diploide (Irvine y Chamberlain 1994). En el esporófito se pueden observar diferentes tipos de estructuras formadoras de tetrasporocistes: i) conceptáculos uniporados característicos del orden Corallinales, que pueden presentar una estructura más o menos calcificada llamada columela (Fig. 19), ii) conceptáculos multiporados en Hapalidiales (Fig. 19, Irvine y Chamberlain 1994, Nelson *et al.* 2015), iii) compartimentos calcificados individuales para cada tetrasporociste (Sporolithales), o iv) compartimentos individuales agrupados que asemejan un conceptáculo multiporado (orden Corallinapetrales, Jeong *et al.* 2020). El género *Choreonema* (Hapalidiales) es particular, ya que presenta la placa multiporada dentro de conceptáculos uniporados (Harvey *et al.* 2003, Broadwater *et al.* 2002). Las células iniciales de tetrasporocistes se desarrollan en el interior del conceptáculo y cada una se divide meióticamente –habitualmente–, formando cuatro tetrásporas haploides zonadas – o cruciadas en Sporolithales- (Woelkerling 1988, Irvine y Chamberlain 1994). Las esporas haploides se liberan a través del poro o por colapso del techo del conceptáculo, dando lugar a un talo gametofítico (Irvine y Chamberlain 1994).

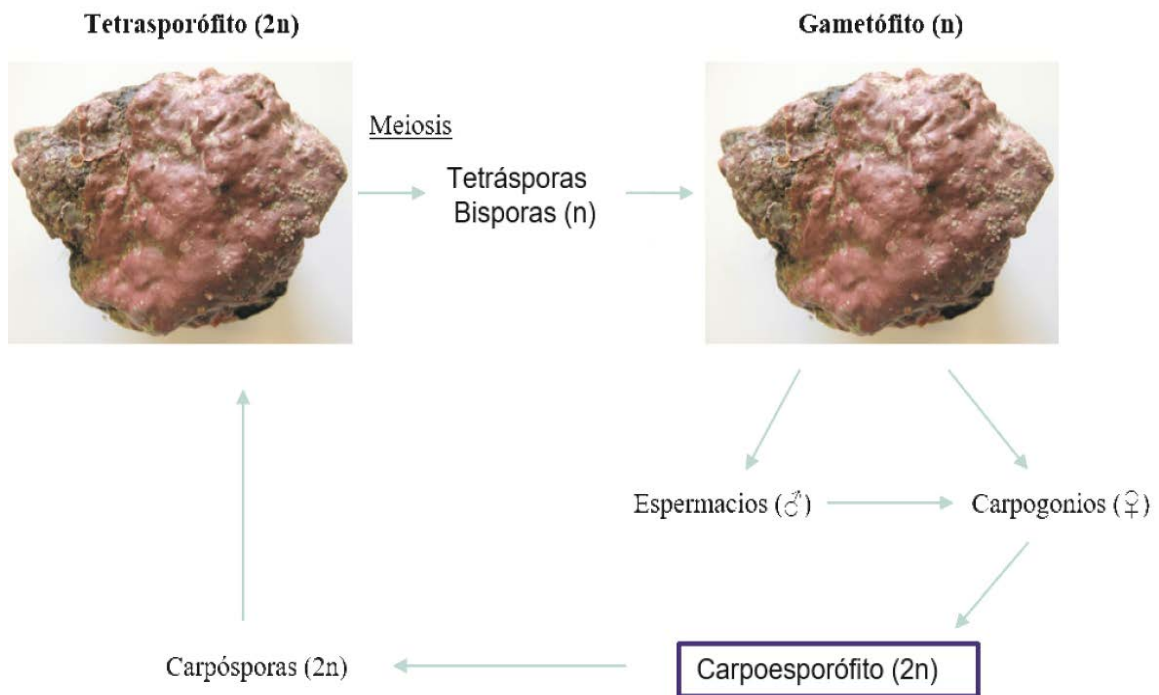


Figura 18. Ciclo de vida típico de algas coralinas, con fases gametofíticas, carposporofíticas y esporofíticas.

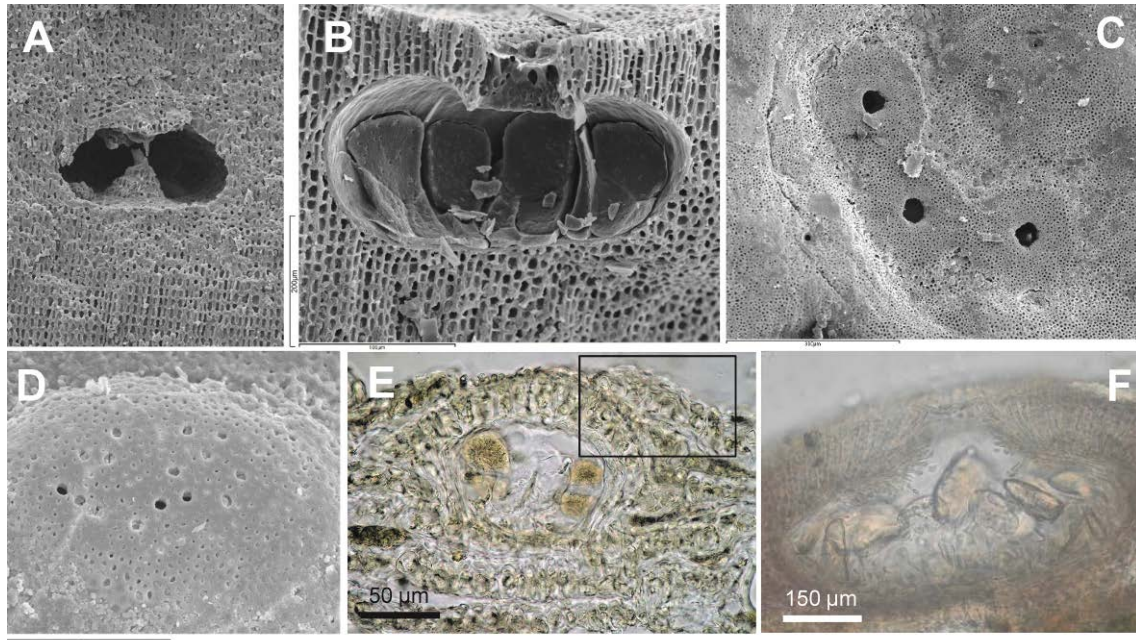


Figura 19. A. Sección transversal de un conceptáculo enterrado en el talo de *Lithophyllum hibernicum*, con columela calcificada (MEB). B. Conceptáculo inmaduro sin columela y con la base de la cámara plana y canal del poro ancho, en *L. orbiculatum* (MEB). C. Vista superficial de un conceptáculo uniporado en *L. hibernicum* (MEB). D. Vista superficial de un conceptáculo multiporado en *Phymatolithon lamii* (MEB). E. Conceptáculo de bisporocistes en *Hydrolithon boreale* (MO). Células rodeando al poro orientadas verticalmente (caja). F. Conceptáculos con carpósporas en *P. lamii* (MO).

Reproducción asexual

Las algas coralinas muestran diversos mecanismos de reproducción asexual (Fig. 20, revisado en Pardo *et al.* 2019). La producción de bisporocistes en vez de tetrasporocistes parece relativamente común en algas coralinas (Maggs 1988). En general, la meiosis supuestamente precede a la formación de bisporas binucleadas (n), las cuales darán lugar a gametófitos (Suneson 1950). Sin embargo, se han observado de forma común bisporas uninucleadas ($2n$) (Bauch 1937), producidas por división apomeiótica (Suneson 1950, 1982) y que presumiblemente se autoperpetúan sin reproducción sexual (Fig. 20), especialmente en aguas frías de regiones Boreal-Ártica y Antártica (Suneson 1950, 1982). Por otro lado, en ocasiones ocurren eventos aberrantes como la producción de bisporocistes mezclados con tetrasporocistes dentro del mismo conceptáculo (Suneson 1937); mostrando ambas estructuras esporas uninucleadas. Otras variaciones observadas fueron: conceptáculos con bisporocistes y carpogonios en un mismo individuo (Suneson 1943), conceptáculos con pentasporocistes mezclados con tetrasporocistes y bisporocistes (Woelkerling y Campbell 1992), o conceptáculos con bisporocistes con cuatro núcleos (Suneson 1950), e incluso trisporocistes (Bauch 1937, Woelkerling y Campbell 1992), encontrados por ejemplo, en *Phymatolithon* (como *Lithothamnion* en Suneson 1943). La producción de bisporocistes es relativamente común en algunos géneros como *Hydrolithon* (Irvine y Chamberlain 1994), y en algunos casos se emplea para distinguir especies como *Lithophyllum hibernicum* y *L. incrustans*, de forma que el primero generalmente presenta conceptáculos de tetrasporocistes y bisporocistes y *L. incrustans* habitualmente de bisporocistes (Hernández-Kantún *et al.* 2015a, Vázquez-Ferreira y Peña 2016).

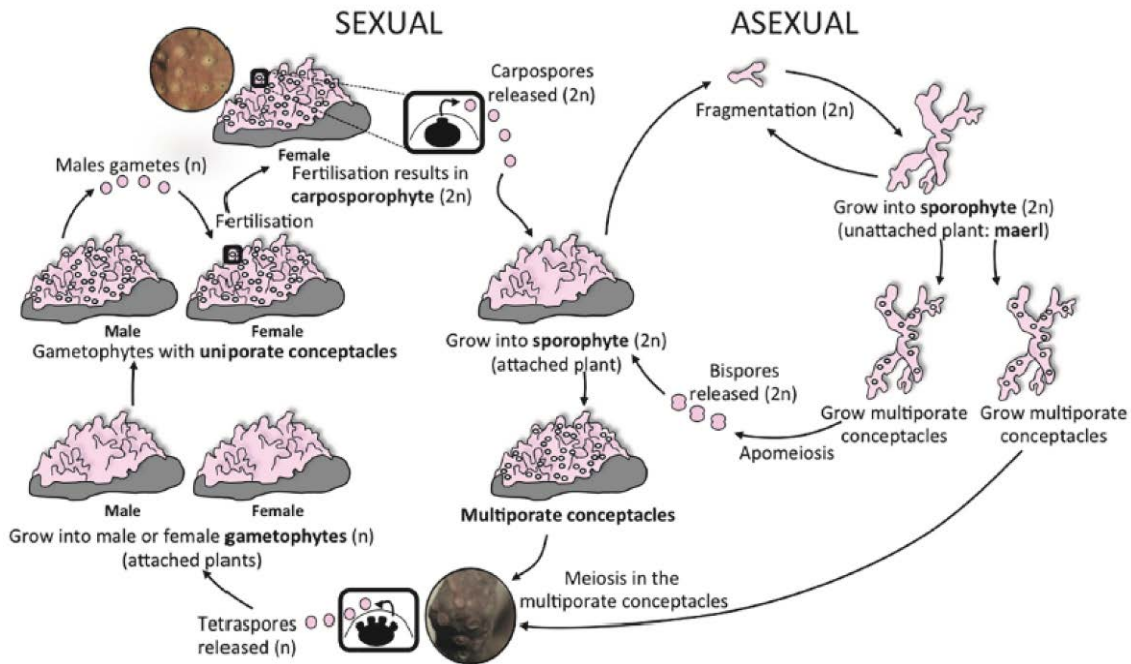


Figura 20. Ciclo de vida del alga coralina del maerl *Phymatolithon calcareum* (Pardo et al., 2019). La reproducción sexual comprende alternancia entre esporófitos diploides y gametófitos haploides.

Las algas coralinas también pueden reproducirse asexualmente por fragmentación, como sucede en especies formadoras de los fondos de maerl del Atlántico ibérico -*Phymatolithon calcareum*, *P. lusitanicum* y *Lithothamnion corallioides*- donde es el mecanismo de reproducción dominante (Bárbara et al. 2004, Peña y Bárbara 2004, Peña Freire 2010, Peña et al. 2014, 2015a, Hernández-Kantún et al. 2015b). En Pardo et al. (2019) comentaron que la baja diversidad genotípica observada en los fondos de maerl de *P. calcareum* junto con la ausencia casi total de gametófitos y el bajo número de esporófitos fértiles citados en la literatura confirma que esta especie se propaga principalmente por reproducción clonal, aunque ésta es variable según las poblaciones estudiadas del Atlántico europeo. Las especies formadoras de maerl presentan una tendencia a reproducirse por fragmentación de las ramas o estolones (Cabioch 1970); los fragmentos se acumulan localmente y no suelen alejarse de sus talos parentales dependiendo del hidrodinamismo: olas y corrientes producidas por el viento o por perturbaciones causadas por peces e invertebrados, pueden desplazar al maerl varios centímetros de distancia o incluso varios metros en episodios de fuertes temporales (Riosmena-Rodríguez 2017). Este método de reproducción también se observó en especies geniculadas como en *Jania* (Cabioch 1972, Irvine y Chamberlain 1994) donde las ramas, estolones, o toda la fronde produce en ocasiones ramas adventicias desde la base. La reproducción asexual por medio de propágulos también se produce en algas coralinas (Solms-Laubach 1881, Coppejans 1978). Coppejans (1978) observó propágulos monostromáticos y con forma triangular en *Hydrolithon farinosum*, desarrollados a partir de células basales que son liberadas rompiéndose la pared calcificada de las células pediceladas de los propágulos.

Conceptáculos de esporocistes

Según su desarrollo, se describen cuatro tipos principales de conceptáculos de esporocistes (Cabioch 1971, Johansen 1981, Rösler et al. 2016, Jeong et al. 2020, Peña et al. 2020) que son usados como carácter de diagnóstico para diferencias géneros y especies.

Tipo 1. Conceptáculos de esporocistes uniporados en los cuales el techo se desarrolla a partir de filamentos periféricos a las células iniciales formadoras de esporocistes. Es el tipo de conceptáculos presente en las familias Mastophoraceae y Corallinaceae (orden Corallinales).

Tipo 2. Conceptáculos de esporocistes uniporados en los cuales el techo se desarrolla a partir tanto de filamentos periféricos como de filamentos intercalados entre las células iniciales formadoras de esporocistes (Fig. 21). Es el tipo de conceptáculos observados en la familia Lithophyllaceae (orden Corallinales). En ocasiones, en el interior del conceptáculo se desarrolla una estructura más o menos calcificada llamada columela. Los filamentos alineados con el canal se orientan de forma centripeta.

Tipo 3. Conceptáculos de esporocistes multiporados (Fig. 21). Es el tipo de conceptáculos que se desarrolla en el orden Hapalidiales. Cada poro y su correspondiente canal está ocupado por un tapón mucilaginoso apical al tetrasporociste. En el desarrollo del conceptáculo interviene un grupo de células corticales alargadas que forman un estrato de células con cavidades de mayor tamaño que las células circundantes. Durante este crecimiento las células con cavidades se dividen y se desarrolla el techo del futuro conceptáculo. Parte de estas células meristemáticas (*Mesophyllum*) o las situadas por debajo (*Phymatolithon*) se convierten en las células iniciales de esporocistes. Una capa lenticular de células con cavidades con células centrales más largas se cubre por varias capas de pequeñas células del techo. Estas células iniciales se alargan y se desarrollan los tapones mucilaginosos.

Tipo 4. Compartimentos calcificados individuales de tetrasporocistes cruciados agrupados habitualmente en soros. Se desarrollan en el orden Sporolithales (Fig. 21). El canal y el poro que se forman es similar al de los conceptáculos de tipo 3 y se ocupa por tapones gelatinosos. Hasta donde se sabe, el desarrollo es el mismo que en el tipo 3, excepto que los filamentos vegetativos entre los esporocistes no se rompen para incluir a las células reproductivas en una cámara común.

Recientemente, Jeong *et al.* (2020) describieron para el orden Corallinapetrales un nuevo tipo de estructuras formadoras de esporocistes en el cual se desarrollan esporocistes zonados en compartimentos individualizados por filamentos débilmente calcificados y que asemejan conceptáculos multiporados. Además, las subfamilias pueden desarrollar más de un tipo de conceptáculos, como observaron Caragnano *et al.* (2018) para la subfamilia Chamberlainoideae con conceptáculos: tipo 1 en *Chamberlainium* y tipo 2 en *Pneophyllum*.

Otras características de los conceptáculos

En los conceptáculos de esporocistes de las familias Mastophoraceae y Corallinaceae (orden Corallinales), los filamentos que rodean el canal del poro presentan por lo general células orientadas de forma paralela a la superficie del techo y que sobresalen hacia el canal, mientras que en Lithophyllaceae adquieren otra disposición, siendo perpendiculares a la superficie del techo, sobresaliendo o no hacia el canal y los poros pueden estar rodeados en superficie por coronas de filamentos (Peña *et al.* 2020). Así, en *Pneophyllum* (*P. confervicola*), los filamentos con células alargadas son paralelas u oblicuas a la superficie del talo y pueden proyectarse lateralmente dentro del poro, mientras que en *Hydrolithon*, *Harveyolithon* éstas pueden estar alineadas por un anillo de células alargadas que no se proyecta dentro del canal y se orienta de forma más o menos perpendicular a la superficie del techo (ver Penrose y Woelkerling 1992, Irvine y Chamberlain 1994, Rösler *et al.* 2016).

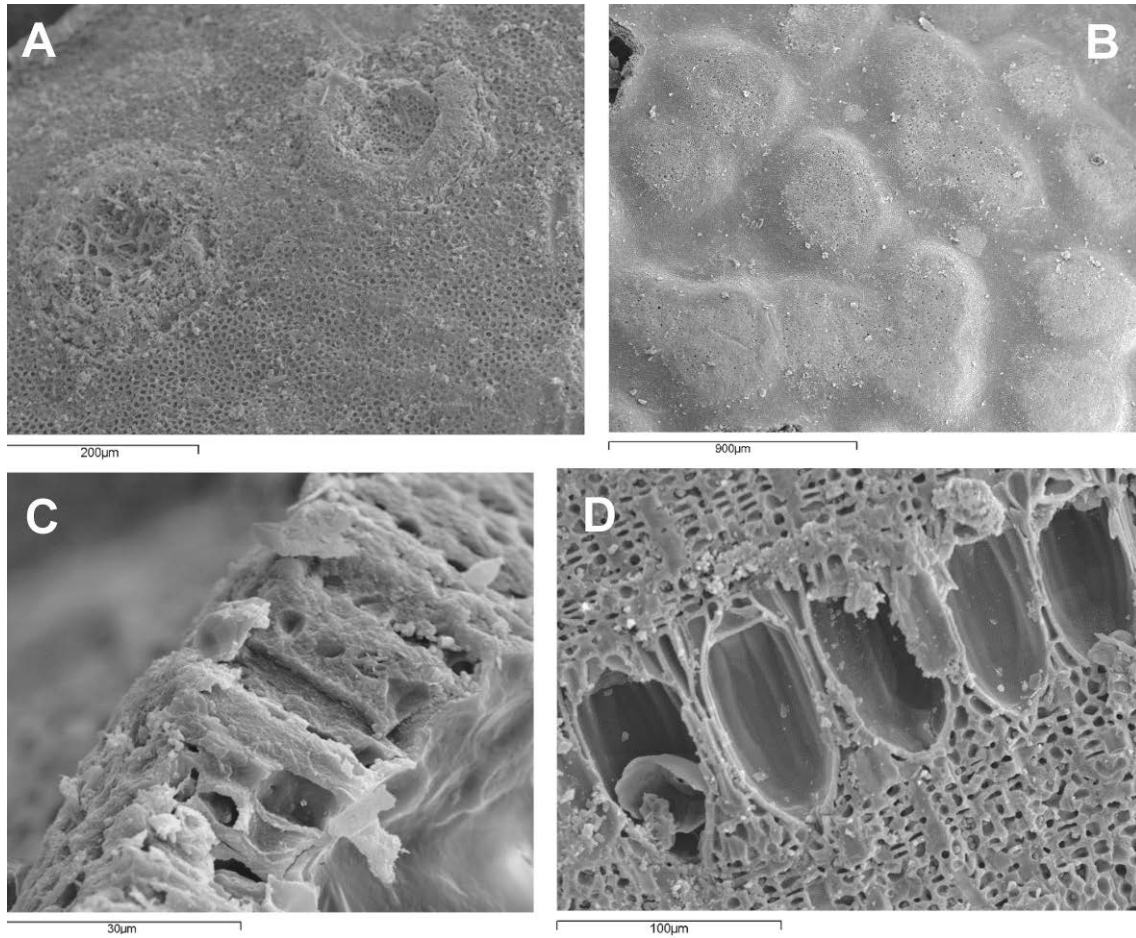


Figura 21. A-D. (MEB). **A.** Conceptáculos multiporados con la placa del poro hundida y anillo (*Phymatolithon* sp.). **B.** Conceptáculos multiporados elevados en *Mesophyllum expansum*. **C.** Tapones apicales en un conceptoáculo multiporado (*Phymatolithon* sp.). **D.** Compartimentos calcificados en *Sporolithon* sp.

El canal del poro del conceptoáculo puede ser tubular como en *Lithophyllum hibernicum* (Fig. 22) o triangular y cónico como en *L. incrustans* y algunas especies del género (Hernández-Kantún 2015a). Otras especies presentan células intercalares especializadas (*Hydrolithon boreale*) con tres células alargadas constantes (Irvine y Chamberlain 1994). Especies como *Pneophyllum fragile* no desarrollan generalmente ninguna estructura asociada al poro (Irvine y Chamberlain 1994) o pueden desarrollar una corona de filamentos que se proyecta al exterior (*P. coronatum*).

El número de capas de células desde la base de conceptoáculos de esporocistes a la superficie se empleó para identificar variedades de *Titanoderma pustulatum* (Chamberlain 1991b) y para distinguir entre especies de *Titanoderma* (Fig. 22). Irvine y Chamberlain (1994) destacaron la posición de los conceptoáculos (hundido/emergido) y la presencia de conceptoáculos de tetrasporocistes y de bisporocistes para identificar especies de *Titanoderma*.

Las dimensiones de conceptoáculos también se han probado con éxito a la hora de distinguir géneros en Chamberlainoideae (generalmente más pequeñas en *Chamberlainium*, Caragnano *et al.* 2018). Las especies de *Hydrolithon* presentan generalmente conceptoáculos más pequeños (< 300 µm, Fig. 22). Las dimensiones de conceptoáculos de esporocistes también son útiles para distinguir especies en Melobesiodeae como *Mesophyllum*, con conceptoáculos típicamente grandes

en diámetro y altura (Cabioch y Mendoza 2003), frecuentemente > 500 μm con excepciones (*M. lichenoides*).

En conceptáculos maduros de esporocistes de algunos *Phymatolithon* (*P. purpureum*, *P. laevigatum*) se desarrolla una estructura característica en forma de anillo alrededor del conceptáculo. La presencia o ausencia de este anillo (Fig. 22) como en *P. lenormandii* y *P. lamii*, es diagnóstico para distinguir entre especies de este género (Irvine y Chamberlain 1994).

Asimismo, las células en superficie que rodean a los poros de los conceptáculos se llaman células en roseta. El número de estas células se considera diagnóstico en especies de *Mesophyllum*, junto a la forma y número de células que rodean al canal del poro (Athanasiadis y Ballantine 2014, Peña *et al.* 2015a).

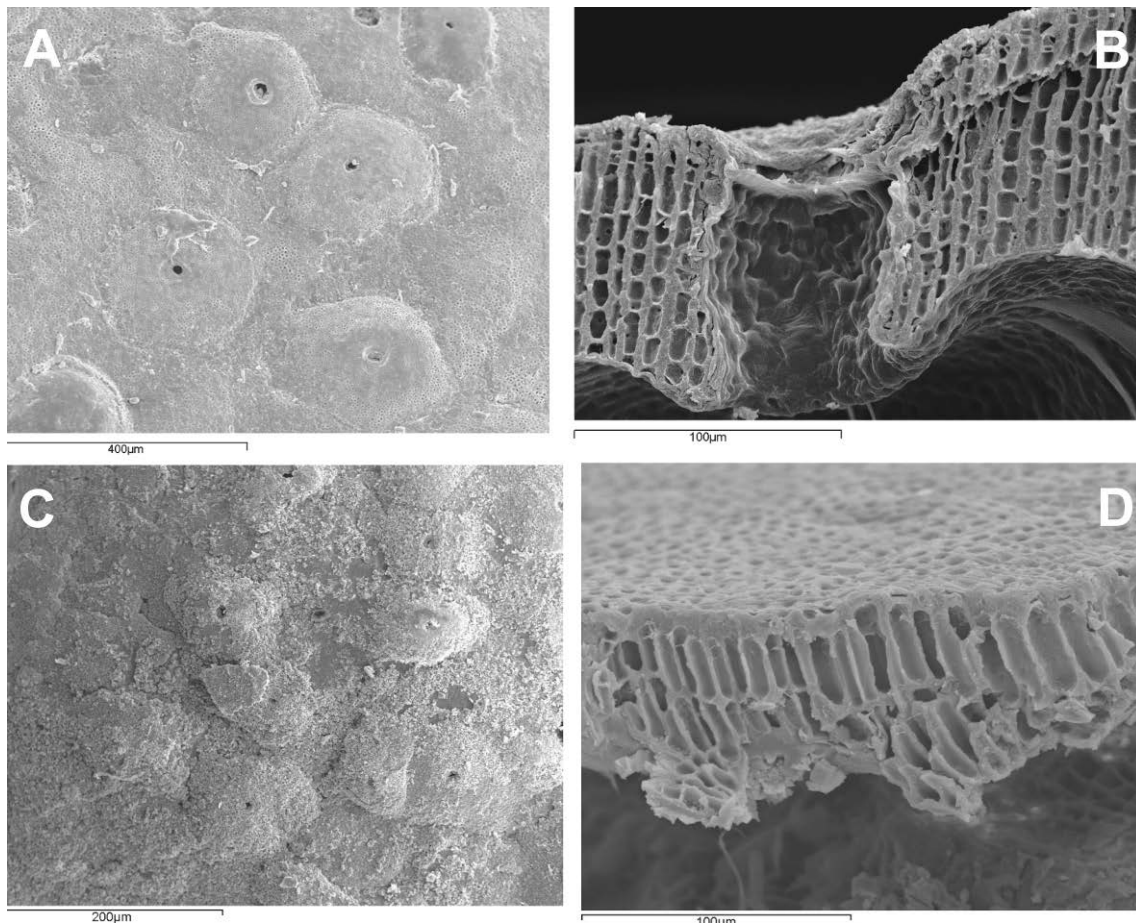


Figura 22. A-D. (MEB). **A.** Conceptáculos uniporados redondeados en *Lithophyllum hibernicum*. **B.** Canal del poro tubular de *L. hibernicum*. **C.** Grupos de conceptáculos uniporados y cónicos en *Hydrolithon* sp. **D.** Techo de un conceptáculo uniporado con 2-4 capas de células en *Titanoderma laminariae*.

Hábitat de las algas coralinas

Es muy variable, aunque suelen ser incrustantes, epilíticas (*Lithophyllum bathyporum*, *L. hibernicum*, *L. incrustans*, *Phymatolithon lamii*, *P. lenormandii*, *Mesophyllum expansum*; Fig. 23., Cabioch y Mendoza 2003, Rodríguez-Prieto *et al.* 2013, Hernández-Kantún *et al.* 2015a). Otras especies de algas coralinas pueden ser epifitas de un amplio rango de sustratos, así como de otras especies algales (*Cystoseira* spp., *Laminaria* spp, *Ulva* spp., *Phyllophora* spp.,

Sargassum spp., etc. Fig. 23), también en especies de fanerógamas, por ejemplo, en los haces de *Zostera marina* (Fig. 23) en el caso de la especie *Pneophyllum fragile* (García-Redondo *et al.* 2019) o sustrato artificial como hilos de pesca en *L. nitorum* (Peña *et al.* 2018), o restos de cerámica y vidrio (*Hydrolithon*, *Pneophyllum*, Irvine y Chamberlain 1994). Otras especies también pueden ser a su vez epífitas de otros géneros de algas coralinas como: *Corallina*, *Ellisolandia*, *Jania*, *Amphiroa*, *Lithophyllum*, *Mesophyllum* o pueden ser epizoicas sobre diversas especies de animales o sus restos como las conchas de bivalvos. Además, existen especies no fijadas al sustrato, sino que son formas libres cuyos acúmulos se conocen como fondos de maerl o rodolitos (Fig. 23); En el noroeste de la península ibérica estos fondos se componen por las especies *Phymatolithon calcareum*, *P. lusitanicum*, *Lithothamnion corallioides* y *Mesophyllum sphaericum* (Peña *et al.* 2011, 2015a, b).

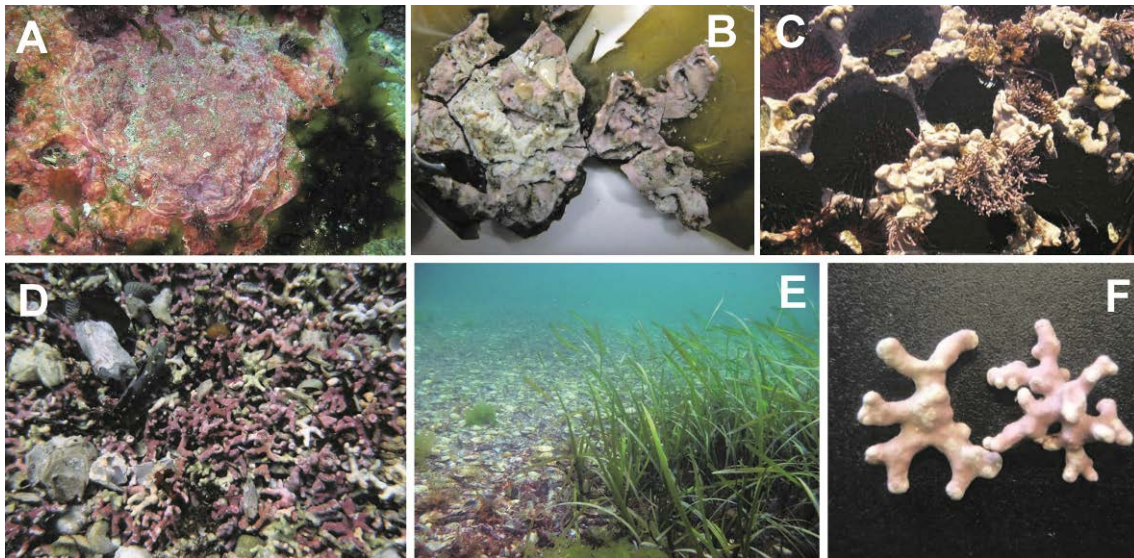


Figura 23. A-B. Detalle de *Mesophyllum expansum*, (A) sobre roca en el submareal y (B) epífita de la base de *Zanardinia typus*. C. Hábitat de erizos de mar con especies de *Amphiroa* y *Lithophyllum*. D-E. Fondo de maerl y grava (D) en el submareal (E) junto con praderas de *Zostera marina*. F. Especímenes de maerl.

Algunas especies presentan mayores afinidades por áreas iluminadas y se conocen como especies fotófilas como *Jania rubens* var. *corniculata* (Bressan y Babbini 2003). Otras muestran una mayor afinidad por lugares sombríos, como grietas en el sustrato rocoso o por debajo de la comunidad de algas; estas especies se conocen como esciáfilas (*Phymatolithon lenormandii*, Adey 1966). Las algas coralinas también lidian con los efectos del hidrodinamismo, tanto corrientes submareales o exposición directa al oleaje, como *Corallina officinalis* (Pardo *et al.* 2015) y otras a áreas semiexpuestas como las especies de *Amphiroa* (Cremades *et al.* 1997). Este hidrodinamismo puede afectar a la morfología de las algas coralinas como sucede en las especies del maerl, donde el flujo de las corrientes más fuertes o débiles modifican su estructura haciéndolos más gruesos, sin ramificar o mamilosos (Steneck 1986). Según la intensidad del hidrodinamismo en fondos de maerl de Irlanda, se distinguieron varias morfologías: discoidal, esferoidal y elipsoidal (Bosence (1976). Por su parte, Carro *et al.* (2014) concluyeron que las tres especies más típicas en las costas ibéricas (*P. calcareum*, *P. lusitanicum* y *Lithothamnion corallioides*) adoptan la misma morfología influenciadas por el hidrodinamismo local.

El nivel batimétrico es una característica importante en cuanto al hábitat de algas coralinas. Varias especies como *Lithophyllum orbiculatum* (Chamberlain *et al.* 1988) y *Phymatolithon lenormandii* (Millson y Moss 1985) se localizan en Galicia y en el norte de Portugal en el

intermareal rocoso medio-superior, o *L. sonderi*, que parece estar restringida al submareal, siendo la especie más abundante en aguas profundas británicas, hasta el 97 % en algunas áreas del recubrimiento de coralinas a los 28-37 m (Chamberlain 1991a). Otra especie, *L. hibernicum* es más común en el intermareal en el noroeste ibérico mientras que *L. incrustans* parece ser más común en el sublitoral (Hernández-Kantún *et al.* 2015).

Algunas especies son estacionalmente dependientes (Foslie 1898), como las de género *Pneophyllum* (ver Irvine y Chamberlain 1994). Muchas algas coralinas son fértiles en invierno, principalmente especies septentrionales, otras especies como *Phymatolithon lenormandii* son fértiles todo el año (Irvine y Chamberlain 1994). Adey (1964, 1965) concluyó que los conceptáculos tardan en desarrollarse entre dos (*Phymatolithon*) y tres meses (*Clathromorphum*) desde el primordio a la madurez. La temperatura también se relaciona con el desarrollo de algas coralinas. Chamberlain (1977b, 1983) estudió cómo los conceptáculos de *Hydrolithon boreale* (citada como *Fosliella farinosa*) aparecían 22,5 semanas después de la inoculación de esporas y el bisporociste maduro crecía después de cuatro semanas (a 10°C, 8 h luz :16 h oscuridad). También existe contraste entre la longevidad de los géneros, ya que las especies epífitas de *Hydrolithon* y *Pneophyllum* parecen ser colonizadoras primarias efímeras (Irvine y Chamberlain 1994), en contraste con los rodolitos de aguas profundas, que han sido estimados en 75 años de edad, por Bosellini y Gingsburg (1971), o por el género de aguas frías *Clathromorphum* que puede alcanzar los 850 años de edad (Adey *et al.* 2013).

Catálogo florístico

El presente catálogo descriptivo comprende 46 especies de algas coralinas existentes en Galicia y el norte de Portugal, así como un listado de *taxa inquirendae*. Los taxones están ordenados sistemáticamente por órdenes, familias y géneros (Tabla 1).

Tabla 1. Listado taxonómico de géneros de algas coralinas presentes en Galicia y el norte de Portugal.

	Rhodophyta
	Florideophyceae
	Corallinophycidae
Corallinales	Hapalidiales
Corallinaceae	Hapalidiaceae
Corallinoideae	Choreonematoideae
<i>Corallina</i>	<i>Choreonema</i>
<i>Ellisolandia</i>	Melobesioideae
<i>Jania</i>	<i>Melobesia</i>
Lithophyllaceae	Lithothamniaceae
Chamberlainoideae	<i>Lithothamnion</i>
<i>Pneophyllum</i>	<i>Phymatolithon</i>
Hydrolithoideae	Mesophyllumaceae
<i>Hydrolithon</i>	<i>Mesophyllum</i>
Lithophylloideae	
<i>Amphiroa</i>	
<i>Lithophyllum</i>	
<i>Titanoderma</i>	
Metagoniolithoideae	
<i>Harveylithon</i>	

Se han utilizado los criterios taxonómicos habituales en el grupo tomando de referencia las obras de Cabioch (1970, 1971), Adey y Johansen (1972), Cabioch (1972), Adey y Adey (1973), Chamberlain (1977a, b, 1983a, b, 1984), Johansen (1981), Walker (1984), Woelkerling (1988), Irvine y Chamberlain (1994), Bressan y Babbini (2003), Cabioch y Mendoza (2003), Harvey *et al.* (2005). También se contemplaron trabajos con base molecular en los que se delimitan con mayor precisión la taxonomía de algas coralinas, obras como Bailey y Chapman (1998), Harvey *et al.* (2003), Kim *et al.* (2007), Walker *et al.* (2009), Kato *et al.* (2011), Hind y Saunders (2013), Pardo *et al.* (2014a, 2019), Adey *et al.* (2015, 2018), Nelson *et al.* (2015), Peña *et al.* (2015a, b, 2018, 2019), Hernández-Kantún *et al.* (2015a, b), Rösler *et al.* (2016, 2017), Zuljevic *et al.* (2016), Caragnano *et al.* (2018), Pezzolesi *et al.* (2019), Athanasiadis (2020), Jeong *et al.* (2020), Peña *et al.* (2020), Guiry y Guiry (2022).

Para cada especie se aporta una descripción que comprende datos de morfología externa e interna y reproducción observada para el área de estudio, así como bibliografía de referencia, distribución, hábitat, etc.

Corallinophycidae Le Gall *et* G.W. Saunders

Corallinales P.C. Silva *et* H.W. Johansen

Corallinaceae J.V. Lamouroux

Corallinoideae (Areschoug) Foslie

Corallina Linnaeus

Corallina berteroi Montagne ex Kützing

Figs. 24-25

Bibliografía de referencia: Dawson *et al.* (1964), Walker *et al.* (2009), Brodie *et al.* (2013), Pardo *et al.* (2015), Williamson *et al.* (2015), Bustamante *et al.* (2019), Calderon *et al.* (2021).

Descripción: talos geniculados, erguidos y rígidos formando matas o céspedes y de 3-5 cm y fijados por bases incrustantes de organización monómera de 0,5-2 mm, fuertemente adheridas al sustrato. Ramificación muy densa, generalmente pinnada regular o irregular y de forma simple o compuesta, a veces de un orden de hasta 3-5 (7) ramificaciones por intergenículo, mayoritariamente en los ápices. Intergenículos cilíndricos a comprimidos, en ocasiones trapezoidales. Ángulo de inserción entre ramas terminales agudo (20-45°). Intergenículos de 200-600 µm de diámetro y 300-700 µm de largo, con una relación longitud/diámetro de 1-1,7. Genículos de 150-390 µm de diámetro y 40-160 (200) µm de alto. En vista superficial se observa una capa de células epitalinas de morfología irregular, poligonal. En corte transversal presenta organización dorsiventral con el talo dímero, con células corticales que miden 20-50 20-40 µm de diámetro y µm de alto y las células medulares 20-70 de diámetro y 25-60 µm de alto, tricocitos redondeados y algo elevados con la base engrosada. Células entre filamentos vegetativos contiguos conectadas por fusiones celulares. Entre 4-18 capas de células medulares observadas en los intergenículos y en visión superficial.

Reproducción: conceptáculos generalmente pedicelados, tanto axiales como pseudolaterales. Conceptáculos masculinos uniporados, estrechos en los ápices y de 100-350 µm de diámetro y 150-350 µm de alto, con el techo de 50-150 µm de espesor, con espermatocistóforos en la base y paredes de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes uniporados isodiamétricos (200-400 µm). Conceptáculos de esporocistes, uniporados axiales o pseudolaterales, e intercalares o terminales, con morfología ovoide y/o piriforme, muchos de ellos portando 2-4 cornículos cilíndricos o comprimidos y ramificados, de 150-400 µm de diámetro y 200-400 µm de alto, conteniendo más de 20 tetrasporocistes por conceptáculo. Tetrasporocistes zonados, 15-60 µm de diámetro y 25-80 µm de alto.

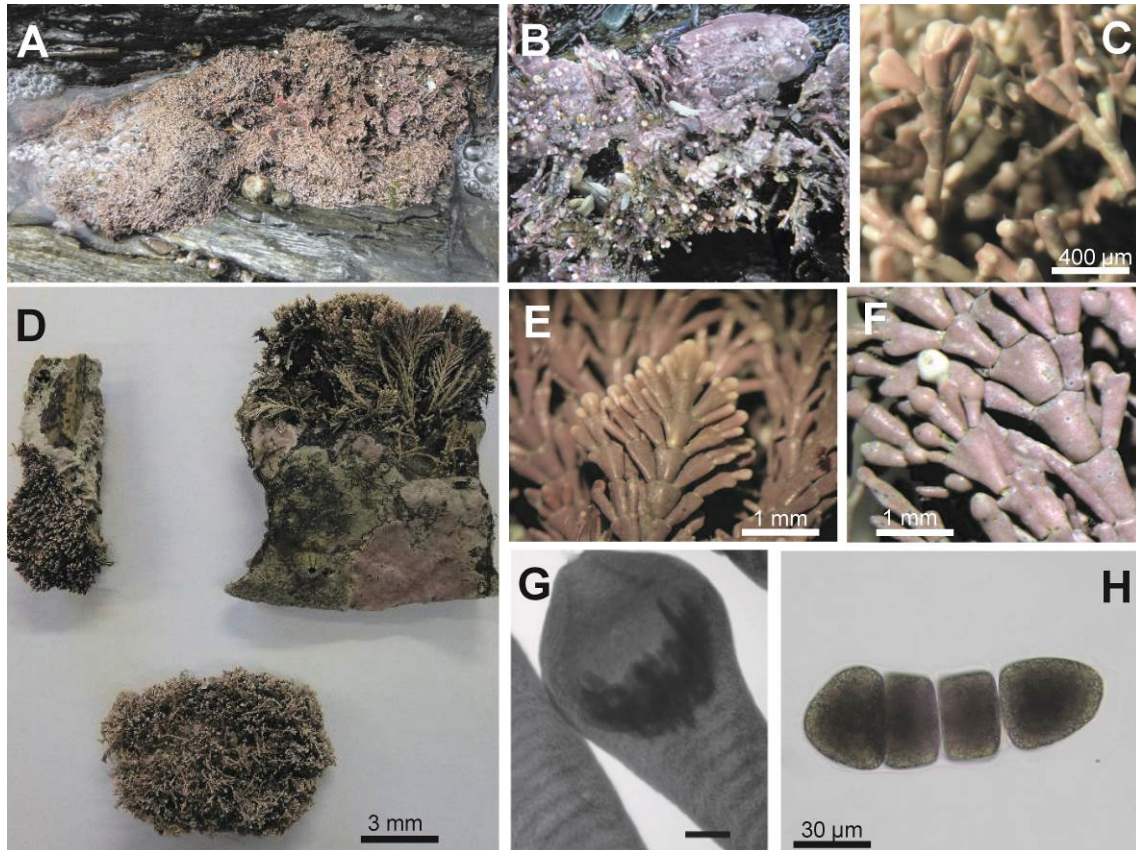


Figura 24. *Corallina berteroi*. **A-B.** Céspedes densos en rocas del intermareal (A), sobre *Lithophyllum hibernicum* (B). **C.** Segmentos comprimidos, ramificados de forma irregular. **D.** Ejemplares secos sobre roca y conchas. **E-F.** Segmentos comprimidos y trapezoidales, con la ramificación densa y pinnada de forma regular (E) y con 3-5(7) ramificaciones por intergeniculo. **G.** Conceptáculo axial, pedicelado y piriforme (ver Pardo et al., 2015). **H.** Tetrasporociste zonado.

Hábitat: mayoritariamente epilítica, en zonas bien iluminadas del intermareal medio a inferior. Generalmente en lugares expuestos, pero también en ambientes protegidos y bajo influencia de arena. Recubre las charcas más expuestas, comúnmente asociada con *Lithophyllum* spp., también epizoica sobre *Patella*, *Mytilus* y *Balanus*.

Comentarios: Descrita por Walker et al. (2009) como *C. caespitosa*, posteriormente se consideró sinónima de una especie previamente descrita (*C. ferreyrae*, Bustamante et al. 2019). Sin embargo, recientemente Calderon et al. (2021) propusieron *C. berteroi* por resultar coespecífica de su material tipo de Chile y porque prevalece sobre *C. ferreyrae* al haber sido descrita con anterioridad. En Pardo et al. (2015) se comprobó que la mayoría de los haplotipos de *C. berteroi* (como *C. caespitosa*) se encontraron ampliamente distribuidos por las distintas regiones estudiadas, mientras que en *C. officinalis* cada haplotipo parece restringido a una región particular. También se confirmó que varias de las morfologías compactas de *C. officinalis* observadas en Beltrán y Bárbara (2003) corresponden a *C. berteroi* (como *C. caespitosa*). Es posible distinguirla mediante caracteres morfológicos de las otras especies de *Corallina* y de *Jania* (Walker et al. 2009, Brodie et al. 2013, Pardo et al. 2015, ver Tabla 2).

Tabla 2. Principales caracteres morfológicos empleados para diferenciar las especies geniculadas de Galicia y el norte de Portugal (*Corallina*, *Ellisolandia* y *Jania*). Fijación: Cos, base costrosa; Riz, rizoides; Ramificación: Dc, dicotómica; Dc-t, di-tricotómica; Dc, decusada; Op, opuesta; Pin, pinnada; Var, variable.

	<i>C. officinalis</i>	<i>C. ferreyrae</i>	<i>E. elongata</i>	<i>J. squamata</i>	<i>J. longifurca</i>	<i>J. rubens</i>	<i>J. r. var. corniculata</i>	<i>J. virgata</i>
Tamaño (cm)	2-12	3-5	4-12	4-12	4-12	2-5 (8)	2-8	2,5-6
Fijación	Cos	Cos	Cos	Riz	Cos (Riz)	Cos (Riz)	Cos (Riz)	Cos (Riz)
Diámetro de la base costrosa (mm)	2-3	0,5-2	1-2	-	2-3	1-5	1-5	2-5
Diámetro de los rizoides (µm)	-	-	-	200-1500	200-300	-	-	50-200
Ramificación primaria	Pin	Pin	Pin	Dc	Dc	Dc	Dc	Dc-t/Var
Ramificación secundaria	-	-	-	Pin/Op	Dc	Dc	Dc	Pin/Op/Var
Ramificación: ángulo de inserción	30°/60°	20°/45°	20°	20°	25°/45°	10°/45°	20°/45°/90°	20°/45°/100°
Nº de intergenículos entre ramificaciones principales	2-3 (4)	3-5 (7)	3-5 (7-9)	1-3 (6)	1-2	1-2	1-6	1-6
Intergenículos: morfología	Cilíndricos/Comprimidos	Cilíndricos/Comprimidos/Trapezoidales	Trapezoidales/Comprimidos	Trapezoidales/Comprimidos	Cilíndricos/Comprimidos	Cilíndricos	Trapezoidales	Cilíndricos
Intergenículos: longitud (µm)	700-1500 (1800)	300-700	350-750 (1500)	115-500 (1100)	120-950	190-500 (700)	220-750	150-865
Intergenículos: diámetro (µm)	(500) 700-1000	200-600	400-700 (1500)	125-340 (865)	115-370	85-200 (300)	150-400	90-300
Intergenículos: relación longitud/diámetro (base/ápice)	1,7-3,6	1-1,7	< 1,5	1-2/1-3	1-4/6-9	2-3/5-6	3-4/6-7	1,5-4/4-8
Intergenículos con lóbulos distales	No	Ocasional	Ocasional	Numerosos	No/Muy ocasional	No/Muy ocasional	Numerosos	Ocasional
Intergenículos: nº de capas medulares	7-30	4-18	6-30	4-9	4-9	3-7	4-7	4-6
Intergenículos: altura de las células medulares (µm)	40-80	25-60	20-50	40-125 (140)	20-110	40-80	75-150	10-35
Genículos: diámetro (µm)	400-600 (800)	150-390	400-700 (1200)	70-160 (200)	50-130	10-70	15-90	40-80
Genículos: altura (µm)	100-400	40-160 (200)	130-190 (230)	60-180	40-90	40-80	40-140	25-100
Conceptáculos: posición	Axial/ Pseudolateral/ Intercalar/ Terminal	Axial/ Pseudolateral	Pseudolateral/ Terminal	Intercalar/ Terminal	Intercalar/ Terminal	Intercalar/ Terminal	Intercalar/ Terminal	-
Conceptáculos con cornículos	1-3	2-4	2-4	2	2	2-3	2-3	-
Conceptáculos masculinos: (diámetro/altura) (µm)	200-400/200-350	100-350/150-350	340-600/200-500	200-400/300-600	200-400/200-550	75-325/130-400	75-250/180-500	-
Conceptáculos de carposporocistes: (diámetro/altura) (µm)	200-400/250-400	200-400/200-400	500-800/350-600	200-400/200-550	200-650/150-350	190-400/200-500	160-375/250-500	-
Conceptáculos de tetrasporocistes: (diámetro/altura) (µm)	150-400/175-450	200-400/150-400	400-700/300-700	300-600/300-1000	250-400/300-1000	175-350/300-600	150-400/300-600	-
Hábitat	Epifito, epilítico, epizoico	Epilítico, epizoico	Epilítico	Epifito, epilítico, epizoico	Epifito (<i>Lithophyllum</i> spp.), epilítico, epizoico	Epifito, epilítico	Epifito, epilítico	Epifito (<i>Cladostephus spongiosus</i>)

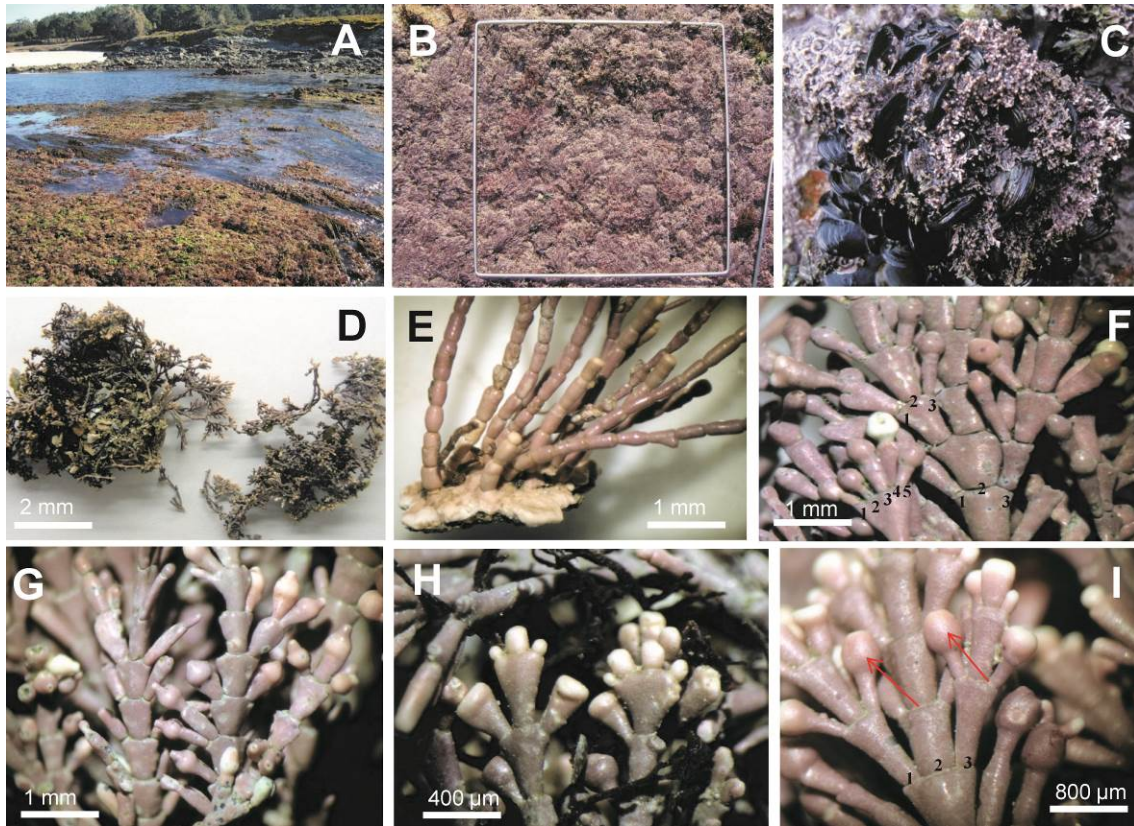


Figura 25. *Corallina berteroi*. A-C. Céspedes en el intermareal rocoso (A-B), sobre *Mytilus* y con *Lithophyllum byssoides* (C). D. Talos en seco. E. Base incrustante. F-G. Segmentos comprimidos y trapezoidales, con conceptáculos axiales de tetrasporocistes y carposporocistes (F) y masculinos pseudolaterales, en posición terminal y con el ápice estrecho (G). H. Ápices con 3-5 (7) ramificaciones. I. Ramificación regular.

Corallina officinalis Linnaeus

Figs. 26-27

Bibliografía de referencia: Suneson (1943), Cabioch (1966), Johansen (1969), Johansen y Colhart (1975), Berner (1979), Economou-Amilli *et al.* (1990), Irvine y Chamberlain (1994), Irvine y Johansen (1994), Beltrán y Bárbara (2003), Walker *et al.* (2009), Brodie *et al.* (2013), Hind y Saunders (2013), Pardo *et al.* (2015), Williamson *et al.* (2015, 2018).

Descripción: talos geniculados y erguidos, de consistencia dura y hasta 2-12 cm de altura, adheridos al sustrato por una base costrosa perenne y organización monómera de 2-3 mm de diámetro. Ramificación pinnada regular con 2-3 segmentos por intergenículo, raramente 4, aunque en ocasiones puede ser irregular y no ramificarse. Ángulos abiertos entre ramificaciones, entre 30-60°. Los intergenículos son normalmente cilíndricos en la base y ápice, en ocasiones ligeramente comprimidos distalmente. Intergenículos de (500) 700-1000 µm de diámetro y 700-1500 (1800) µm de largo. Relación longitud/diámetro 1,7-3,6. Genículos de 400-600 (800) µm de diámetro y 100-400 µm de alto. En vista superficial las células epitalinas son irregulares, poligonales, de 10-40 µm de diámetro y 5-30 µm de altura. En corte transversal organización dorsiventral con talo dímero, con las células corticales de 30-50 µm de diámetro y 30-80 µm de alto y células medulares de 30-60 µm de diámetro y 40-80 µm de alto, agrupadas en 7-30 estratos celulares observadas en visión superficial. Células entre filamentos vegetativos contiguos conectadas por fusiones celulares. Tricocitos ligeramente elevados en superficie y con los bordes engrosados.

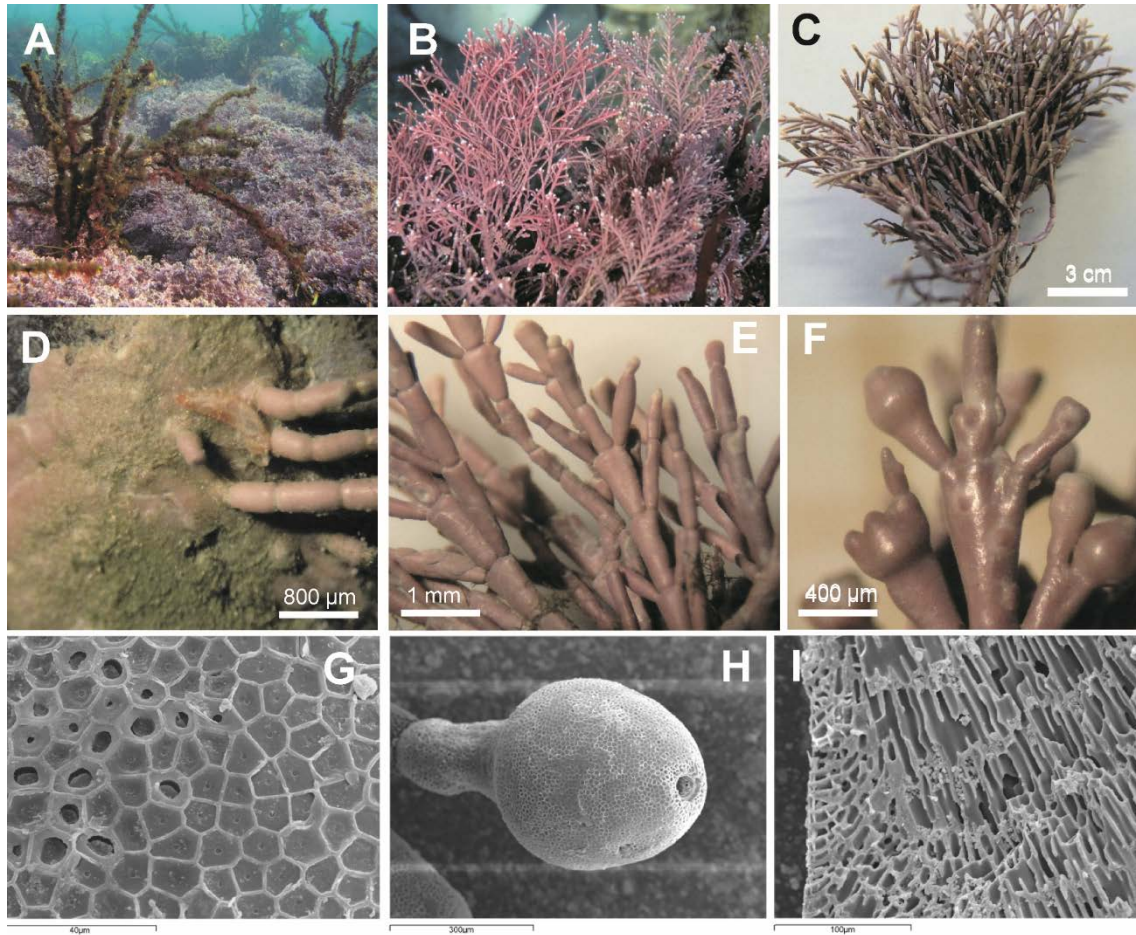


Figura 26. *Corallina officinalis*. **A-B.** Hábito en el submareal con *Gongolaria baccata* (A) y en una charca intermareal (B). **C.** Talo con la ramificación pinnada regular. **D.** Base costrosa. **E.** Ramificación pinnada con intergenículos cilíndricos, ramificados en 2-3 segmentos. **F.** Conceptáculos uniporados corniculados terminales, pedicelados. **G.** Células epitalinas irregulares en vista superficial. **H.** Conceptáculo uniporado cónico y pedicelado. **I.** Estructura dímica del talo con células corticales y medulares conectadas por fusiones celulares. G-I: MEB.

Reproducción: conceptáculos son ovoides o piriformes, pero también cónicos, y se sitúan en disposición axial, en ocasiones pseudolateral, intercalar o terminal en el intergenículo. Conceptáculos masculinos uniporados, cónicos y con cornículos, de 200-400 μm de diámetro y 200-350 μm de altura, con el techo de 80-150 μm de espesor, con espermatocistóforos en la base y las paredes de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes uniporados y corniculados (1-3), de 200-400 μm de diámetro y 250-400 μm de alto, con célula de fusión entre 150-200 μm de diámetro. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados y corniculados (1-3), 150-400 μm de diámetro y 175-450 μm de alto; conteniendo más de 20 tetrasporocistes. Tetrasporocistes de 20-70 μm de diámetro y 40-120 μm de altura. Conceptáculos detectados todo el año.

Hábitat: especie mayoritariamente epilítica, sobre plataformas rocosas, pero con una amplia variedad de hábitats, ocasionalmente sobre guijarros, cascajo u otras coralináceas no geniculadas. También epizoica sobre *Patella*, *Mytilus*, *Balanus* o epífita en la base de *Cystoseira* spp. y *Laminaria* spp. u otras algas como *Fucus* spp. Habita preferentemente en ambientes expuestos y semiexpuestos en zonas umbrías, frecuentemente con *Gelidium* spp. y *Mesophyllum* spp. Desde charcas del intermareal medio a inferior hasta el submareal (aprox. 20 m).

Comentarios: *Corallina officinalis* ha sido objeto de numerosos estudios para entender la fisiología de algas coralinas, estudios de anatomía, citología, crecimiento, desarrollo y

calcificación (Suneson 1943, Irvine y Chamberlain 1994, Beltrán y Bárbara 2003, Walker *et al.* 2009, Brodie *et al.* 2013, Williamson *et al.* 2015, 2018).

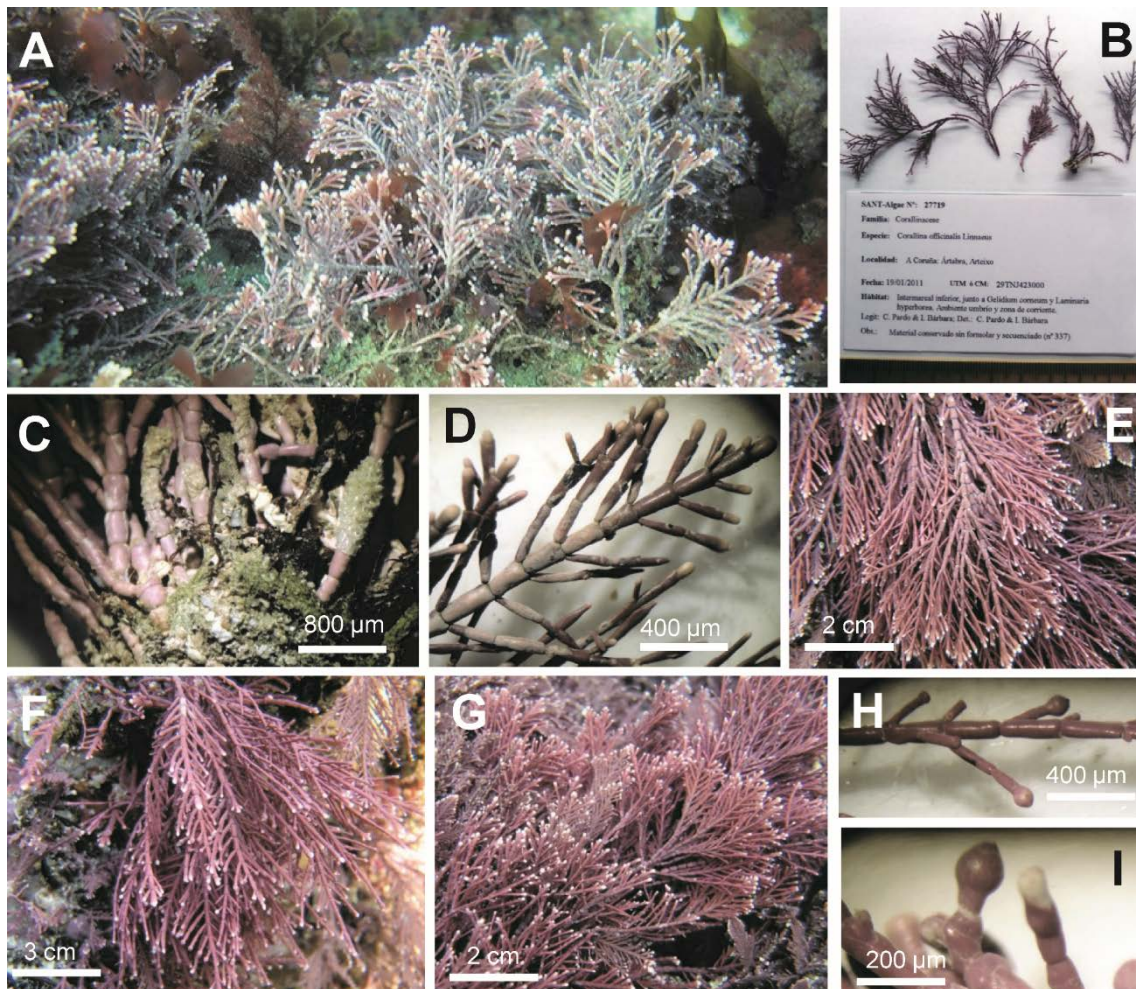


Figura 27. *Corallina officinalis*. A. Hábito en el submareal, junto a *Heterosiphonia plumosa* y *Cryptopleura ramosa*. B. Talos en seco (SANT-Algae 27719). C. Base costrosa. D-G. Ramificación pinnada regular con intergenículos cilíndricos. H-I. Conceptáculos pedicelados uniporados piriformes y terminales.

Ellisolandia K.R. Hind *et* G.W. Saunders

Ellisolandia elongata (J. Ellis *et* Solander) K. Hind *et* G.W. Saunders

Figs. 28-29

Bibliografía de referencia: Hamel y Lemoine (1953), Cabioch (1966), Ardré (1970), Mendoza (1976), Irvine y Chamberlain (1994), Beltrán y Bárbara (2003), Walker *et al.* (2009), Brodie *et al.* (2013), Hind y Saunders (2013), Pardo *et al.* (2015), Williamson *et al.* (2015).

Descripción: talos geniculados y erguidos que alcanzan los 4-12 cm. Fijación al sustrato por una base costrosa de 1-2 mm. Ramificación pinnada regular con 3-5 (7-9) segmentos por intergenículo, siendo escasos los intergenículos sin ramas. Ángulo de inserción entre ramificaciones de 20°. Intergenículos trapezoidales, muy comprimidos, casi aplanados y que desarrollan expansiones alares laterales o lóbulos aplanados. Intergenículos de 400-700 (1500) μm de diámetro y 350-750 (1500) μm de longitud, con una relación longitud/diámetro < 1,5. Genículo de 400-700 (1200) μm de diámetro y 130-190 (230) μm de largo. Intergenículos ocasionalmente con lóbulos distales. En vista superficial, presenta las células epitalinas irregulares, generalmente poligonales, 7-30 μm de diámetro y 10-45 μm de alto. En sección

transversal, organización dorsiventral con el talo dímero, con las células corticales 20-50 μm de diámetro y 30-70 μm de alto y células medulares (20-60 μm de diámetro x 20-50 μm de alto) agrupadas en 6-30 niveles observados en vista superficial. Células de filamentos vegetativos contiguos conectadas por fusiones celulares. Se observan tricocitos redondeados y con los bordes engrosados, tipo C.

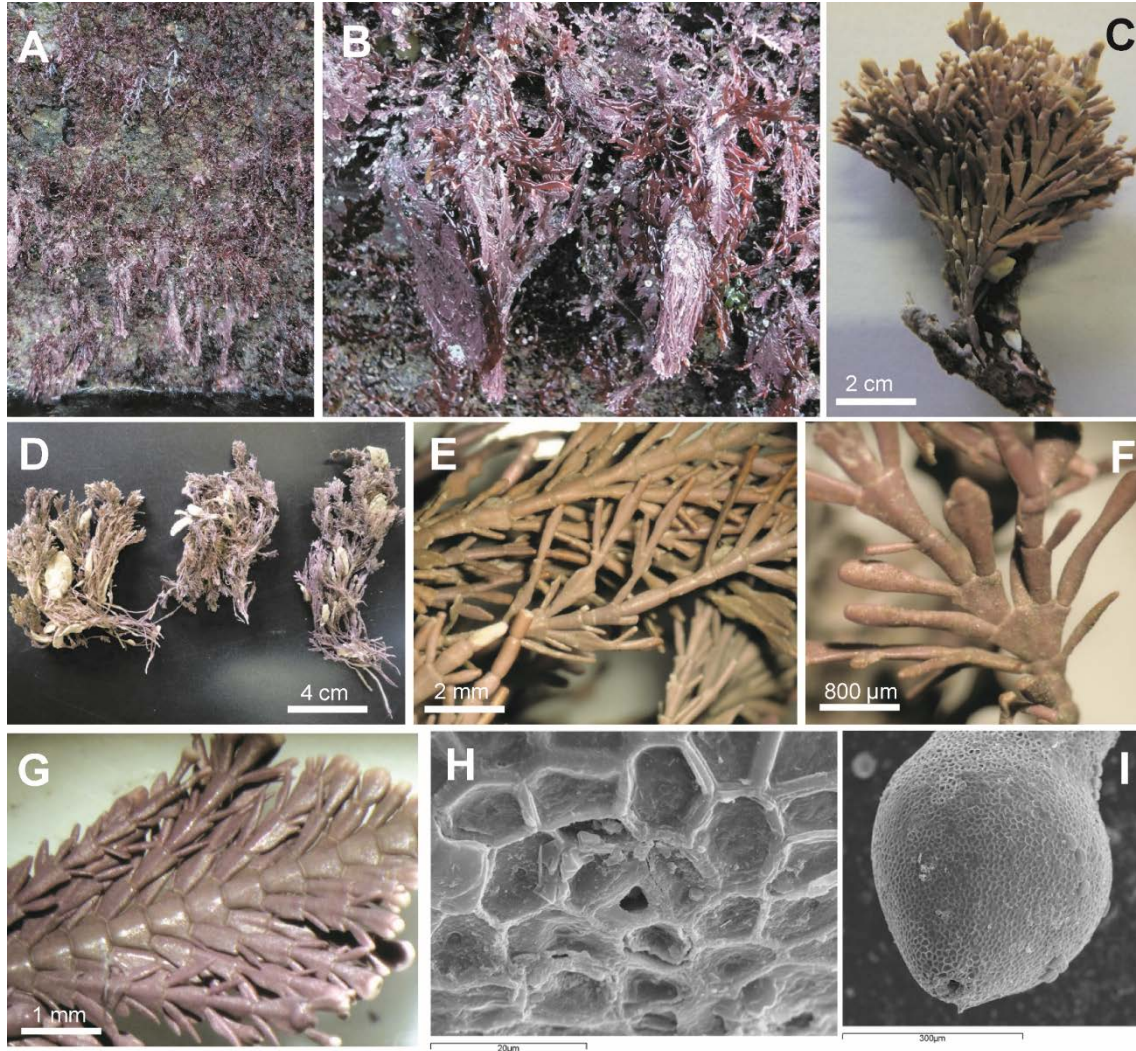


Figura 28. *Ellisolandia elongata*. **A-B.** Hábito en una pared vertical del intermareal inferior. **C.** En seco, talos erguidos. **D.** En seco, talos asociados a la esponja *Grantia compressa*. **E-F.** Ramificación pinnada regular con (3-5) inserciones por segmento y expansiones alares laterales. **G.** Talo ramificado regularmente, con intergeniculos trapezoidales y conceptáculos pedicelados axiales y terminales. **H.** Células en vista superficial irregulares, poligonales, rodeando al poro de un tricocito. **I.** Conceptáculo uniporado. H-I: MEB.

Reproducción: conceptáculos situados de forma axial, en ocasiones pseudolateral, en posición terminal o lateral, con una morfología piriforme y ensanchados distalmente, y generalmente corniculados (2-4). Conceptáculos masculinos uniporados de 340-600 μm de diámetro y 200-500 μm de altura, con el techo de 120-370 μm de espesor, con espermatocistóforos desarrollados en la base y paredes de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes uniporados 500-800 μm de diámetro y 350-600 μm de altura. Carposporocistes 25-100 μm de diámetro y 60-130 μm de altura. Con una célula de fusión de 120-180 μm de diámetro. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados de 400-700 μm de diámetro y 300-700 μm de altura, conteniendo más de 30 tetrasporocistes. Tetrasporocistes de 30-70 μm de diámetro y 40-100 μm de altura.

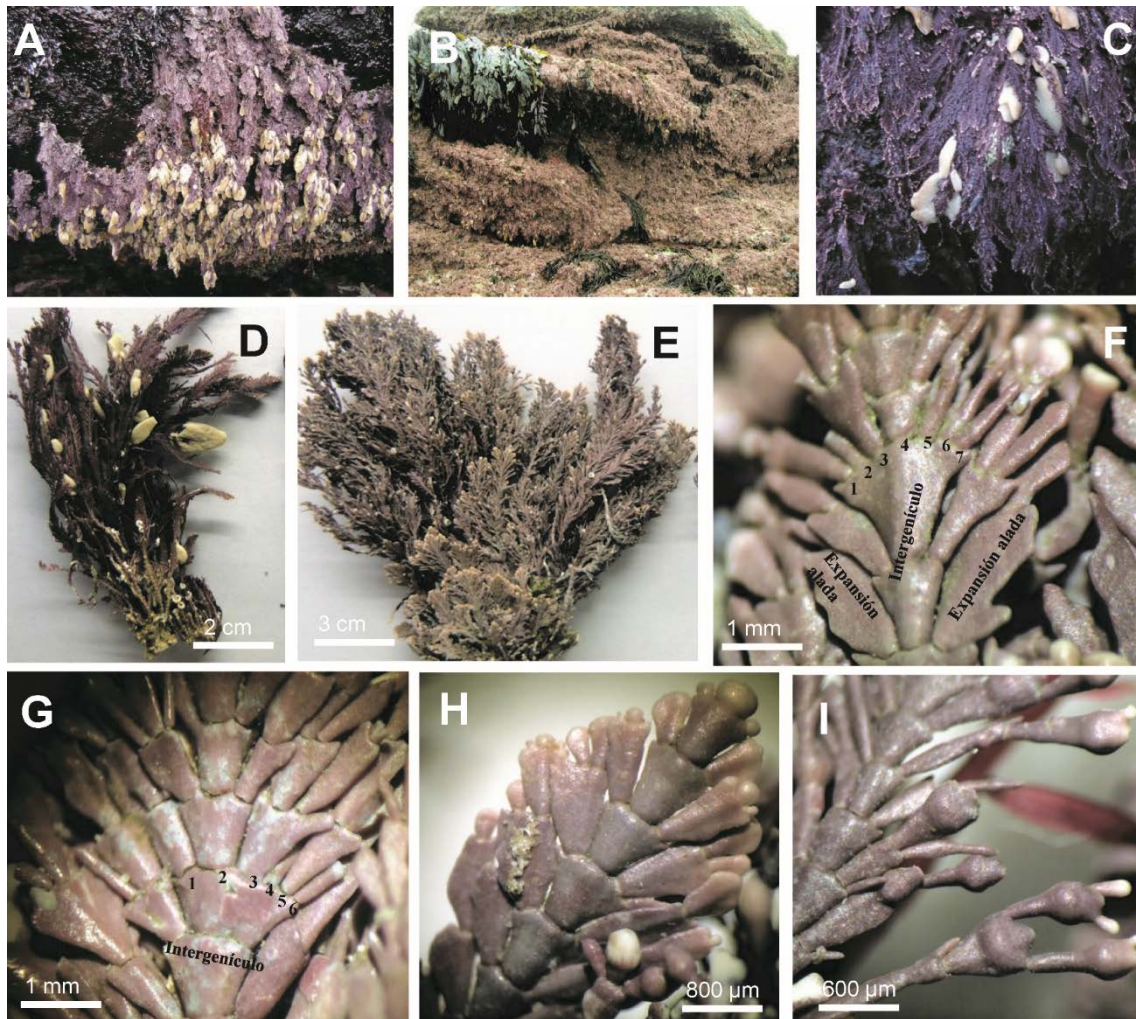


Figura 29. *Ellisolandia elongata*. A-C. Hábito en una pared vertical del intermareal inferior, con la esponja *Grantia compressa* (A, C-D) y *Fucus vesiculosus* var. *compressus* (B). D-E. En seco, talos erguidos. F-H. Ramificación pinnada regular con (3-7) inserciones por segmento y expansiones alares laterales, con intergeniculos trapezoidales, distalmente (H). I. Conceptáculos uniporados axiales y corniculados.

Hábitat: mayoritariamente epilítica en zonas batidas, soportando a veces abrasión por arena, desde el intermareal inferior al sublitoral superficial (10 m). Abunda en paredes verticales y en ambientes umbríos y expuestos al oleaje. Es epifitada abundantemente por la esponja *Grantia compressa* (Fabricius 1780) y se encuentra también en ambientes mixtos con *C. officinalis* y especies de *Jania*.

Comentarios: antiguamente conocida como *Corallina elongata* y *C. mediterranea* (Brodie *et al.* 2013). Especímenes han sido históricamente mal identificados en el Atlántico y el Mediterráneo (Walker *et al.* 2009). Brodie *et al.* (2013) comentan que nunca se sitúan los conceptáculos de forma pseudolateral sin embargo en Pardo *et al.* (2015) y en este trabajo sí se han observado.

Jania J.V. Lamouroux

Jania longifurca Zanardini

Fig. 30

Bibliografía de referencia: Montagne (1846), Gayral (1958), Dizerbo (1969), Cabioch *et al.* (1992), Johansen y Womersley (1994), Afonso-Carrillo y Sansón (1999), Bressan y Babbini

(2003), Mateo-Cid *et al.* (2013), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017), Lugilde *et al.* (2017, 2019), Twist *et al.* (2018).

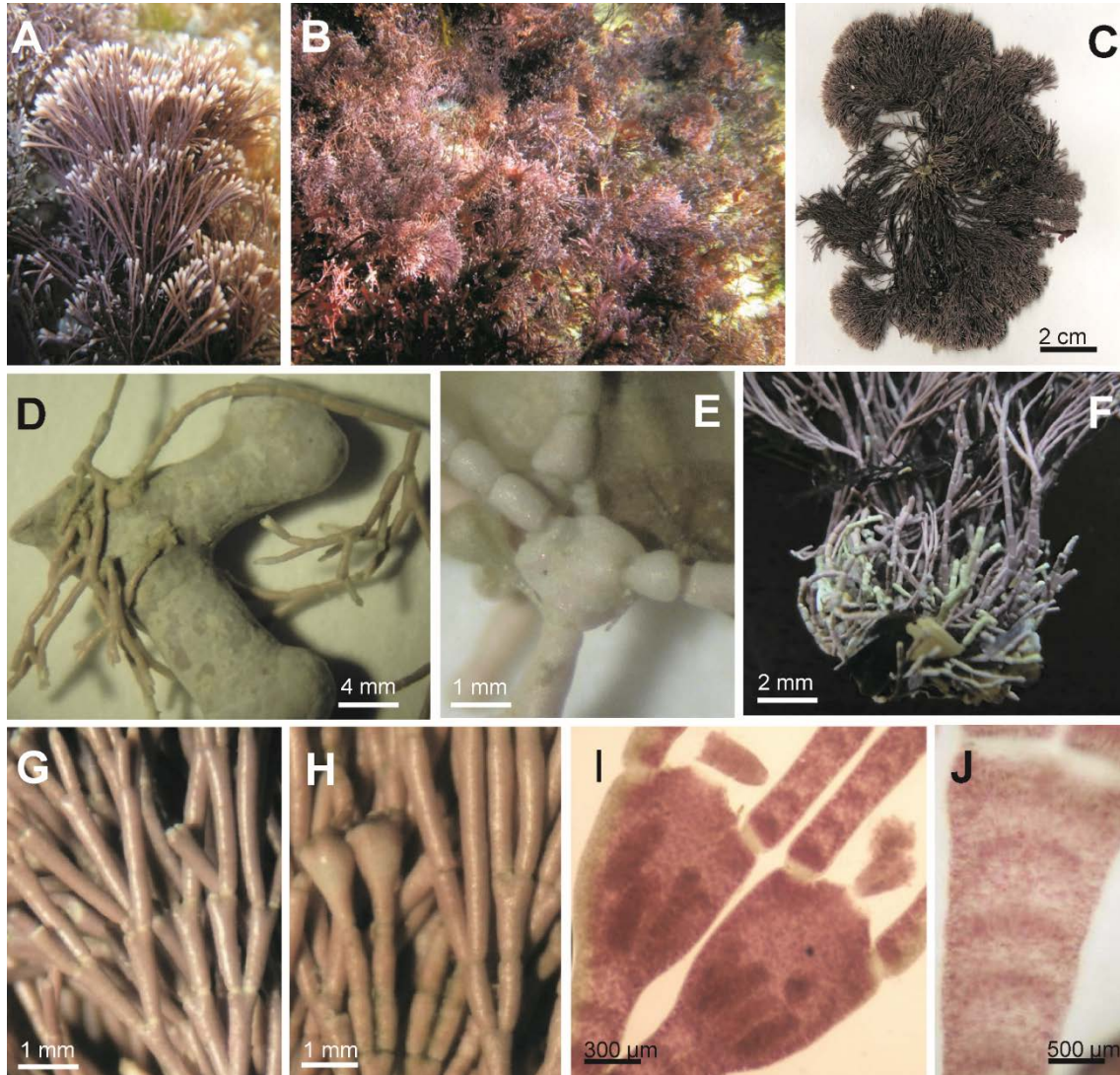


Figura 30. *Jania longifurca*. **A-B.** Hábito en el intermareal (A) y submareal (B). **C.** Talo en seco de hasta 12 cm. **D.** Epífita sobre *Phymatolithon lusitanicum* con los ejes decumbentes. **E.** Ejes partiendo de un disco secundario e intergenículos basales cortos. **F.** Base costrosa con rizoides secundarios. **G.** Intergenículos distales cilíndricos y robustos, con ramificación dicotómica regular. **H.** Ramificación dicotómica regular con conceptáculos terminales ensanchados distalmente. **I.** Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados. **J.** Vista superficial de un intergenículo compuesto por cinco estratos de células medulares. I-J material descalcificado (MO).

Descripción. *Ejemplares típicos:* talo (4-12 cm), fijado mediante una base costrosa de 2-3 mm, con rizoides secundarios de 200-300 μm de diámetro. Los intergenículos son robustos, cilíndricos y/o algo comprimidos, de 115-370 μm de diámetro y 120-950 μm de largo. La ramificación primaria y secundaria es dicotómica y regular, del orden de 1 a 2 intergenículos por ramificación. La relación longitud/diámetro es reducida en las ramas basales y el eje (1-4), en comparación con las ramas apicales y las râmulas (6-9). Los intergenículos no desarrollan apenas lóbulos distales. El diámetro del genículo es de 50-130 μm y 40-100 μm de largo. Las células de los genículos son alargadas, de 20-40 μm de diámetro y 20-110 μm de altura. El ángulo de las ramificaciones terminales es, en su mayoría, agudo o muy agudo (25-45°). En sección transversal, las células de

los filamentos vegetativos contiguos están conectadas por fusiones celulares y el número de capas medulares en los intergenículos es de 4-9 y se disponen en filas de células alargadas, generalmente igual de largas o mayores que las células de los genículos. Tricocitos tipo J.

Ejemplares atípicos: los ejemplares atípicos son dominantes en fondos de maerl y presentan un talo de pequeño tamaño y morfología irregular. Este talo atípico mide 0,3–3,5 (5,2) mm de altura y es frágil, en ocasiones cespitoso, y está fijado al sustrato por pequeños discos de 0,2–0,8 mm, de los que parten ejes decumbentes. La ramificación es dicotómica e irregular, en ocasiones decusada y divaricada, con 1–2 (6) intergenículos entre cada ramificación. Los ángulos de ramificación son variables (30–80°), aunque en ocasiones son muy abiertos (>120°). En algunos ejemplares, los ápices se atenúan y tienen una última dicotomía generalmente aguda. Los intergenículos son cilíndricos y delgados (70–180 µm de diámetro y 100–550 µm de largo) y no tienen lóbulos distales, o bien estos se presentan de manera muy ocasional. La relación longitud/diámetro de los intergenículos es de 2,5. El número de capas medulares de los intergenículos es 3–7. Los genículos miden 40–60 µm de diámetro y 40–90 µm de largo y están compuestos por una fila única de células, cuyo tamaño coincide con el de las células medulares de los intergenículos (25–70 y 8–15 µm). Los ejemplares atípicos presentan gran capacidad para la refijación a diversos sustratos y materiales, debido a los numerosos discos secundarios basales o laterales, los intergenículos adheridos a sustratos como piedras, cascajo o maerl, incluso por su parte apical y las pequeñas estructuras calcificadas o engrosamientos que sirven para la conexión de intergenículos a otros intergenículos del mismo talo o de otro. Células de los genículos similares en altura a las células medulares de los intergenículos. No se observaron conceptáculos en estos ejemplares atípicos.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados sin cornículos, con pedúnculo y con forma ovoide ensanchados distalmente, más frecuentes en la base de las frondes, de 200–550 µm de diámetro y 200–400 µm de altura, con espermatocistóforos en la base y en las paredes de la cámara, desarrollándose hasta el techo. Conceptáculos de carposporocistes y de tetrasporocistes uniporados y situados mayoritariamente en los ápices, algunos con cornículos (2), a veces ramificados. El diámetro de los conceptáculos de carposporocistes es de 200–650 µm y 150–350 µm de altura. Carposporocistes de 20–70 µm de diámetro y 100–200 µm de alto. Conceptáculos de tetrasporocistes de 250–400 µm de diámetro y 300–1000 µm de alto, en ocasiones ensanchados distalmente. Tetrasporocistes 15–55 µm de diámetro y 70–145 µm de alto. Conceptáculos observados durante todo el año, con menor frecuencia en invierno.

Hábitat: es común desde el intermareal al submareal rocoso (20 m), en ambientes umbríos o fotófilos, expuestos o protegidos, mayoritariamente epilítica, en charcas intermareales y en el submareal, epífita sobre *Lithophyllum* spp. u otras especies, ocasionalmente epizoica. También detectada en fondos de maerl, con mayor abundancia en este hábitat de talos atípicos con variabilidad morfológica (ver Lugilde *et al.* 2019).

Comentarios: *Jania longifurca* y *J. rubens* presentaron talos con una elevada variabilidad morfológica, confirmados mediante análisis molecular. Estos ejemplares atípicos se distinguen por: (i) un menor tamaño de hasta 5,2 cm (ii) ejes decumbentes (iii) gran capacidad de refijación mediante estructuras como discos secundarios, engrosamientos calcificados o unión por las secciones apicales de los intergenículos (iv) ramificación decusada y divaricada (v) menor diámetro de los intergenículos, generalmente más finos, < 180 µm (vi) ángulos muy variables, agudos y en ocasiones amplios y > 120° (vii) último intergenículo atenuado (viii) reproducción asexual por fragmentación. Estas diferencias morfológicas se detectaron en talos procedentes de fondos de maerl, cascajo, especies epífitas e incluso en las morfologías típicas, en menor medida, ver Lugilde *et al.* (2019).

Jania rubens (Linnaeus) J.V. Lamouroux

Fig. 31

Bibliografía de referencia: Montagne (1846), Yendo (1902), Hamel y Lemoine (1953), Dawson (1953), Cabioch *et al.* (1992), Irvine y Chamberlain (1994), Afonso-Carrillo y Sansón (1999), Bressan y Babbini (2003), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017), Lugilde *et al.* (2017, 2019).

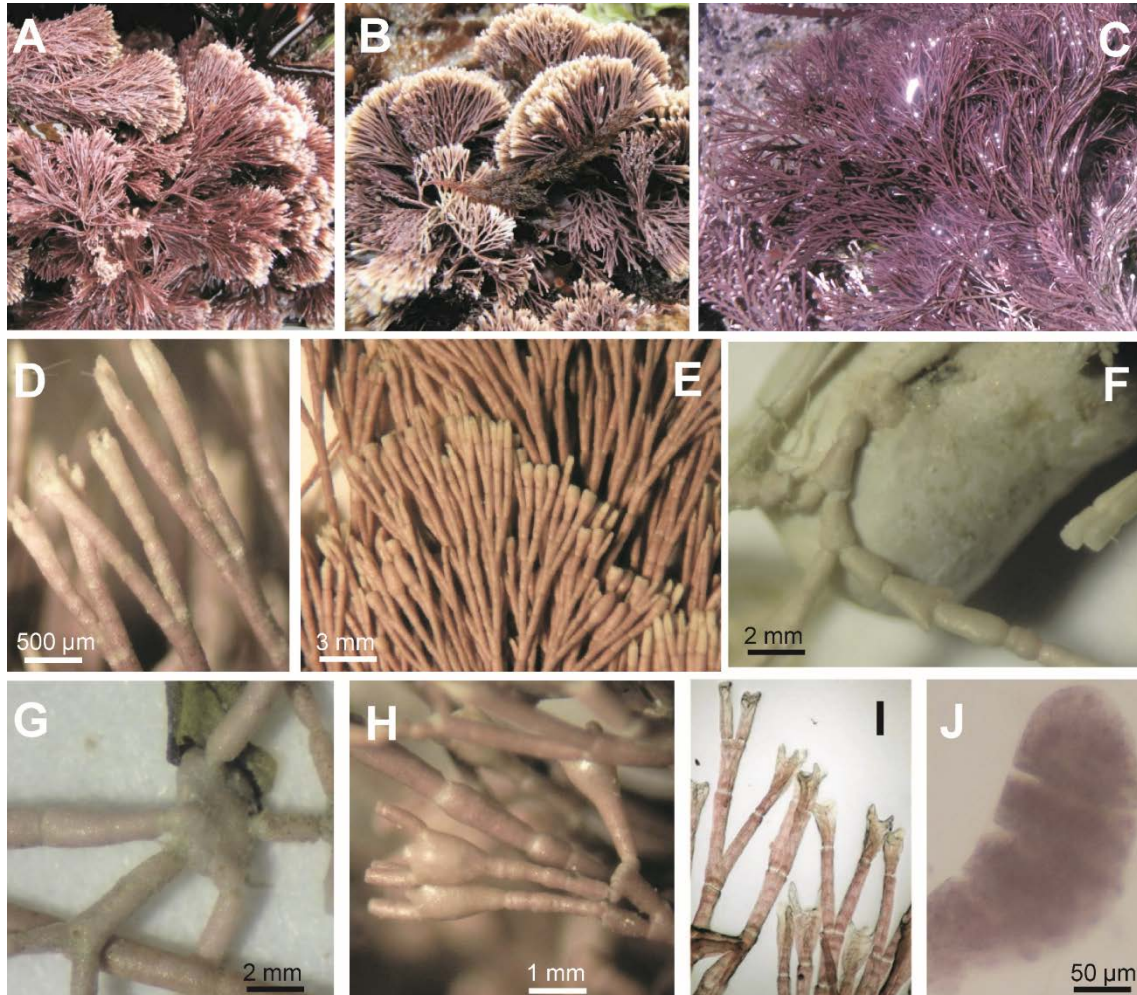


Figura 31. *Jania rubens*. **A-C.** Hábito en el intermareal (A-B), con *Corallina officinalis* (C). **D.** Dicotomía primaria regular en ángulo agudo. **E.** Talo corimbiforme distalmente; intergenículos cilíndricos con dicotomías regulares y ángulo agudo de las ramificaciones terminales. **F-G.** Ejemplar con variaciones morfológicas, (F.) fijado mediante disco costroso a *Phymatolithon lusitanicum* y (G), engrosamiento calcificado del que parten varios ejes. **H.** Conceptáculos con cornículos. **I.** Vista superficial de intergenículos con 4-5 estratos de células medulares. **J.** Tetrasporociste maduro. I-J material descalcificado (MO).

Descripción: talo entre 2-5 (8) cm de altura, fijado mediante una base costrosa de 1-5 mm de diámetro, generalmente sin rizoides. Los intergenículos son cilíndricos, de 85-200 (300) μm de diámetro y 190-500 (700) μm de largo, sin apenas lóbulos distales y con inserciones apicales. Presentan ramificación dicotómica regular, del orden de 1 a 2 intergenículos entre dicotomías y aspecto distal corimbiforme. El ángulo de las ramificaciones terminales oscila entre 10° y 45° . La relación longitud/diámetro de los intergenículos es 5-6 veces mayor en los ápices frente a la base (2-3). Diámetro de los genículos de 10-70 μm , 40-80 μm de largo. Las células de los genículos son iguales o más cortas, 20-60 μm de altura, que las células medulares de los intergenículos, de 40-80 μm de altura, que son redondeadas o alargadas. En corte longitudinal, las células de los

filamentos se unen por fusiones celulares. Células epitalinas, poligonales en vista superficial, 5-15 μm de diámetro y 3-7 capas de células medulares en los intergenículos. Tricocitos tipo J.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados alargados de 75-325 μm de diámetro y 130-400 μm de altura, no ramificados y más abundantes hacia la base. Los espermatocistóforos se desarrollan en la base del conceptáculo y en las paredes de la cámara, llegando al techo. Los conceptáculos de carposporocistes y tetrasporocistes son uniporados y se sitúan indistintamente en los ápices o intercalados entre las ramas, algunos portan cornículos a veces ramificados, generalmente entre 2-3 ramificaciones. El diámetro de los conceptáculos de carposporocistes es de 190-400 μm y la altura de 200-500 μm . Carposporocistes 15-50 μm de diámetro y 100-180 μm de altura. El diámetro de los conceptáculos de tetrasporocistes es de 175-350 μm y la altura de 300-600 μm . Tetrasporocistes 40-70 μm de diámetro y 75-120 μm de alto.

Hábitat: epilítica en el intermareal y submareal (20 m) pero generalmente como epífitas de *Lithophyllum* spp., *Cladostephus spongiosus*, *Gongolaria baccata*, *Ericaria selaginoides*, *Gigartina pistillata*, *Gymnogongrus crenulatus*, *Halopteris scoparia*, *Pterocladia capillacea*, etc., pero también bajo rizomas de *Zostera marina*, *Laminaria* spp., *Sacchorhiza polyschides* y con otras coralinaáceas como *Corallina* spp., *Ellisolandia elongata* y *Jania* spp. También epizoica en conchas o sobre maerl (5-10 m). Detectada como especie epilítica y fotófila en charcas intermareal.

Comentarios: la variabilidad infraespecífica, ahora confirmada en *J. longifurca*, se había observado también en *J. rubens* y *J. adhaerens* J.V. Lamouroux (Hamel y Lemoine 1953, Dawson 1953, Ardré 1970, Cabioch 1972, Irvine y Chamberlain 1994) y para otras especies de *Jania* en otros territorios Woelkerling *et al.* (2015a-c). En Lugilde *et al.* (2019) se detecta variabilidad morfológica en un ejemplar de *J. rubens* recolectado en maerl y confirmado molecularmente como *J. rubens*. En este pliego se observan discos secundarios, ramas decusadas con intergenículos delgados (70-650 μm de diámetro y 70-150 μm de altura) y engrosamientos calcificados.

Jania rubens var. *corniculata* (Linnaeus) Yendo

Fig. 32

Bibliografía de referencia: Montagne (1846), Yendo (1902), Cabioch *et al.* (1992), Irvine y Chamberlain (1994), Afonso-Carrillo y Sansón (1999), Bressan y Babbini (2003), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017), Lugilde *et al.* (2017).

Descripción: talo entre 1-8 cm de altura, con ramificación dicotómica y regular. Se fija por una base costrosa de 1-5 mm de diámetro, generalmente sin rizoides secundarios. Los intergenículos son trapezoidales, se insertan apicalmente y miden entre 150-400 μm de diámetro y 220-750 μm de largo, con numeroso lóbulos distales. La ramificación es del orden de 1 a 6 intergenículos entre dicotomías. El ángulo de las ramificaciones terminales generalmente es agudo (20-45°) o recto (90°). La relación longitud/diámetro de los intergenículos es 6-7 veces mayor en los ápices frente a la base (3-4). El diámetro de los genículos es de 15-90 μm , 40-140 μm de largo. Las células de los genículos (60-120 μm) son más largas que las medulares de los intergenículos, 40-80 μm de altura. En sección transversal, células de los filamentos unidas por fusiones celulares, con células epitalinas poligonales 5-15 μm de diámetro. En vista superficial, 4-7 estratos de células medulares en los intergenículos.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados alargados y no ramificados, de 75-250 μm de diámetro y 180-500 μm de altura, con espermatocistóforos en la base y en las paredes de la cámara, a veces alcanzando el techo. Los conceptáculos de carposporocistes y tetrasporocistes son uniporados y se sitúan indistintamente en los ápices o intercalados entre las ramas, con las partes apicales más ensanchadas, algunos portan cornículos a veces ramificados, generalmente

entre 2-3 ramificaciones. El diámetro de los conceptáculos de tetrasporocistes es de 300-600 μm , 150-400 μm de altura. Tetrasporocistes 30-70 μm de diámetro y 90-160 μm de alto. El diámetro de los conceptáculos de carposporocistes es de 160-375 μm , 250-500 μm de alto. Carposporocistes 40-70 μm de diámetro y 20-40 μm de alto. Conceptáculos observados durante todo el año, con menor frecuencia en invierno.

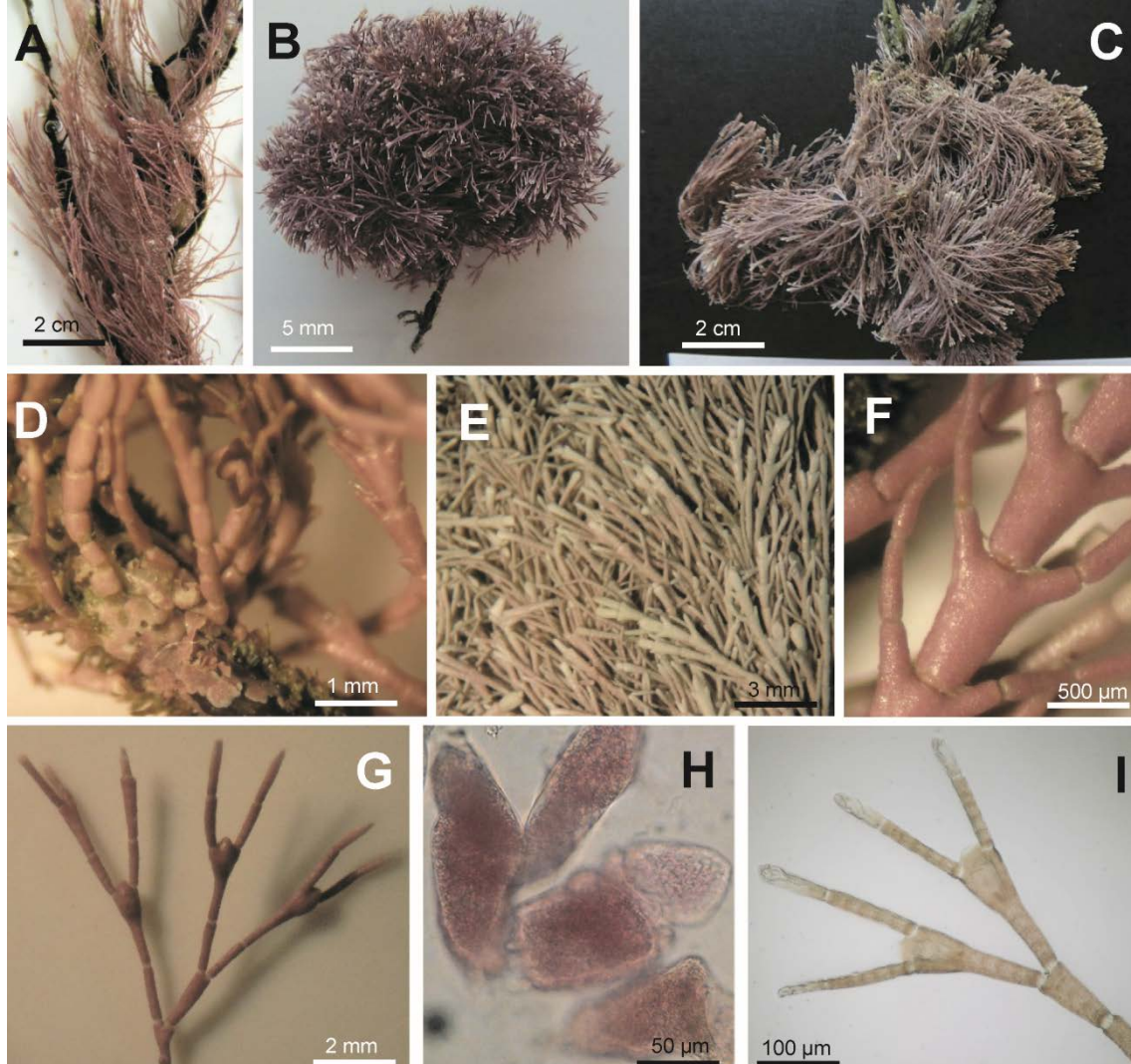


Figura 32. *Jania rubens* var. *corniculata*. **A-B.** Hábito, sobre *Cladostephus spongiosus*. **C.** Talo en seco. **D.** Base costrosa, sobre *C. spongiosus*. **E.** Ramificación dicotómica regular. **F.** Lóbulos distales pronunciados. **G.** Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados en rámulas terminales. **H.** Tetrasporociste zonado (disgregado por squash). **I.** De 4 a 7 capas de células medulares. H-I material descalcificado (MO).

Hábitat: mayoritariamente epífita de *Lithophyllum* spp., *Cladostephus spongiosus*, *Gongolaria baccata*, *Gigartina pistillata*, *Halopteris scoparia*, *Pterocладиella capillacea* etc., pero detectada también como epilítica, con mayor frecuencia que *J. rubens*, intermareal medio a inferior y submareal (6 m).

Comentarios: diferenciada morfológicamente por la presencia/ausencia de lóbulos distales respecto a *Jania rubens* por Yendo (1902).

Jania squamata (Linnaeus) J.H. Kim, M.D. Guiry et H.-G. Choi

Figs. 33

Bibliografía de referencia: Gayral (1958), André (1970), Cabioch *et al.* (1992), Irvine y Chamberlain (1994), Silva *et al.* (1996), Afonso-Carrillo y Sansón (1999), Bressan y Babbini (2003), Braga *et al.* (2009), Cormaci *et al.* (2017), Lugilde *et al.* (2017).

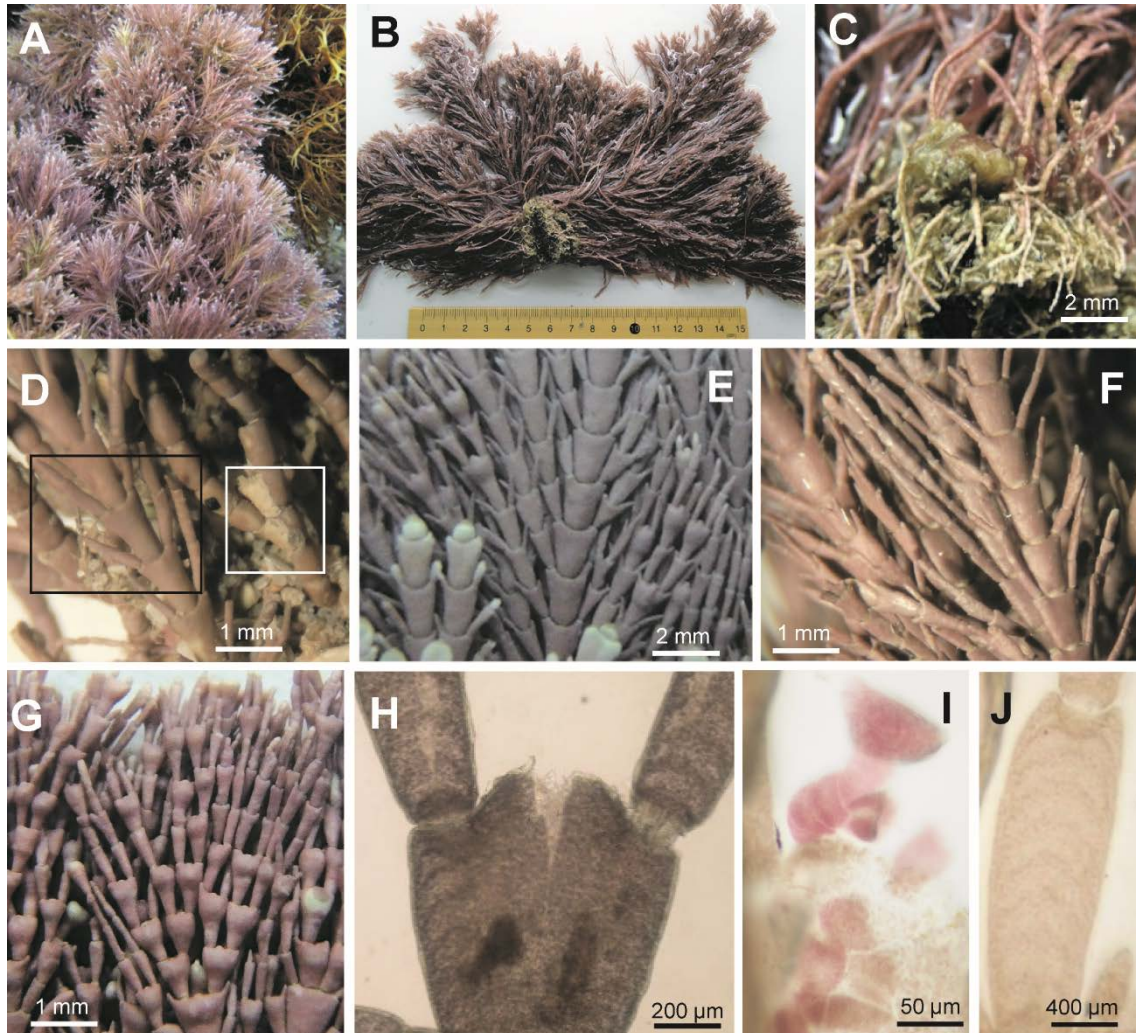


Figura 33. *Jania squamata*. **A.** Hábito en el submareal. **B.** Talo en seco. **C.** Base del talo con rizoides. **D.** Ramificación primaria dicotómica partiendo de la base (recuadro blanco) y secundaria pinnada y opuesta (recuadro negro). **E-F.** Ejes principales con intergenículos trapezoidales comprimidos provistos de lóbulos distales y ramificación dicotómica y pinnada opuesta. **G.** Conceptáculos intercalares desarrollando cornículo y ramificados. **H.** Vista superficial de un conceptáculo de tetrasporocistes uniporado. **I.** Tetrasporociste zonado. **J.** Vista superficial de un intergenículo compuesto por ocho estratos de células medulares. H-J material descalcificado (MO).

Descripción: talo entre 4 y 12 cm de altura, fijado mediante una masa enmarañada de rizoides que alcanza 200-1500 μm de diámetro. Los intergenículos son robustos, trapezoidales y generalmente comprimidos y aplanados, de 125-340 (865) μm de diámetro y 115-500 (1100) μm de largo, con numerosos lóbulos distales. La ramificación primaria es dicotómica y la secundaria pinnada y opuesta, del orden de 1-3 (6) intergenículos por ramificación. La relación longitud/diámetro es similar en las ramas basales (1-2) y apicales (1-3). El diámetro del genículo es de 70-160 (200) μm y la longitud de 60-180 μm , con células similares en tamaño a las células medulares de los intergenículos, que son alargadas, de 40-125 (140) μm de altura y ordenadas en

(4) 6-9 estratos. El ángulo de las ramificaciones terminales generalmente es agudo (20°). Tricocitos tipo J.

Reproducción: los conceptáculos se ensanchan con frecuencia y alcanzan máximos de altura (1 mm) respecto a las otras especies. Conceptáculos masculinos uniporados sin cornículos, con pedúnculo y con forma ovoide ensanchados apicalmente, apareciendo más frecuentemente en la base de las frondes. El diámetro de los conceptáculos masculinos es de 200-400 μm y 300-600 μm de altura, con espermatocistóforos en la base y en las paredes de la cámara, llegando al techo. Conceptáculos de carposporocistes y de tetrasporocistes intercalares, algunos portan cornículos a veces ramificados (2). Conceptáculos de carposporocistes uniporados, de 200-400 μm de diámetro y 200-550 μm de altura. Carposporocistes 15-75 μm de diámetro y 100-190 μm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados, de 300-600 μm de diámetro y 300-1000 μm de altura. Tetrasporocistes 25-50 μm de diámetro y 90-130 μm de altura. Conceptáculos observados durante todo el año, con menor frecuencia en invierno.

Hábitat: es común desde el intermareal al submareal rocoso (20 m), en ambientes umbríos, fotófilos, expuestos o protegidos, desde el intermareal al submareal, mayoritariamente epilítica, pero también epizoica o epífita de *Lithophyllum* spp. o *Cystoseira* spp.

Comentarios: se han observado variaciones morfológicas en el material gallego asociadas al desarrollo de conceptáculos.

Jania virgata (Zanardini) Montagne

Figs. 34-35

Bibliografía de referencia: Montagne (1846), Bescansa (1948), Ardré (1970), Irvine y Chamberlain (1994), Bressan y Babbini (2003), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017), Lugilde *et al.* (2017).



Figura 34. *Jania virgata*. Pliegos del herbario de Fermín Bescansa Casares, recolectados en A Coruña: Playa de Riazor (A Coruña, 1948) y epífitos de *Cladostephus spongiosus*.

Descripción: talo 2,5-6 cm de altura, fijado mediante una base costrosa de 1-5 mm, que desarrolla secundariamente rizoides 50-200 μm de diámetro. Los intergenículos son cilíndricos y se ramifican de forma muy variable, sin superar los 300 μm de diámetro en sus partes más anchas, entre 90-150 μm en las rámulas y 150-865 μm de largo, ocasionalmente con lóbulos distales. La ramificación primaria es mayoritariamente dicotómica e irregular y la secundaria pinnada y

opuesta. Debido a las numerosas inserciones secundas, insertadas mayoritariamente de forma subapical y/o medias en los intergenículos (0-5), esta ramificación en ocasiones parece di-tricotómica. El ángulo de las ramificaciones terminales es habitualmente agudo, entre 20-45°, pero pueden ser más amplios, hasta de 100°. La relación longitud/diámetro de los intergenículos es entre 4-8 veces mayor en los ápices frente a 1,5-4 veces en la base. En vista superficial, las células medulares de los intergenículos se ordenan en 4-6 capas, y su altura es de 10-35 μm . El diámetro de los genículos es de 40-80 μm y 25-100 μm de longitud. Las células de los genículos son de 10-80 μm de altura, en ocasiones más largas que las células medulares de los intergenículos. Las células epitalinas son poligonales en visión superficial, de 3-12 μm de diámetro.

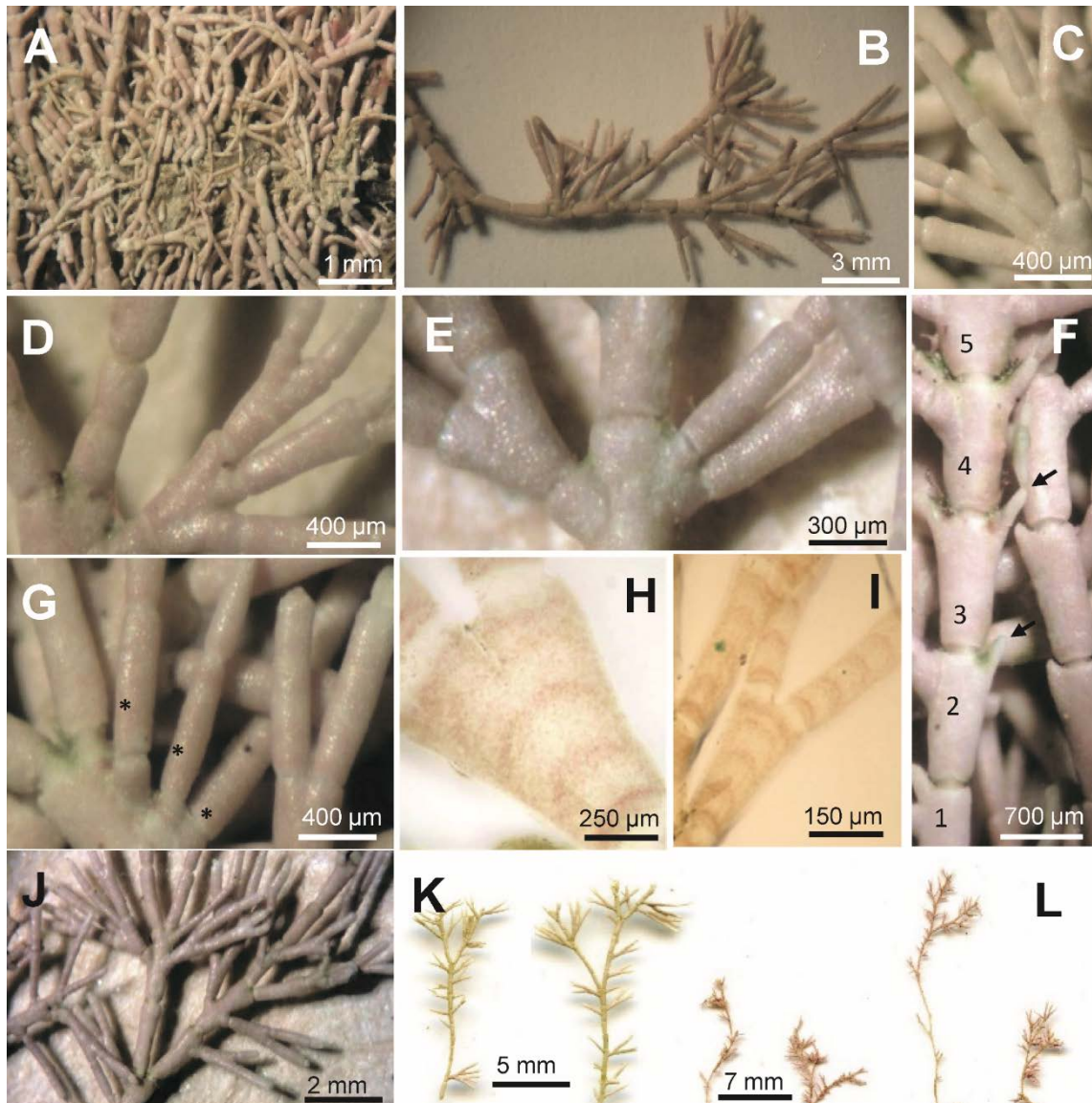


Figura 35. *Jania virgata*. Material del herbario de Fermín Bescansa Casares. **A.** Fijación por una base costrosa de la que parten rizoides secundarios. **B-E.** Ramificación lateral di-tricotómica, en ángulos agudos en las rámulas terminales. **F.** Eje principal con cinco intergenículos provistos de lóbulos distales (flechas). **G.** Intergenículo con tres inserciones subapicales laterales secundas (asteriscos), por debajo de la dicotomía. **H-I.** Intergenículos con 4 estratos de células medulares (material descalcificado en visión superficial, MO). **J.** Ramificación di-tricotómica en el eje principal. **K-L.** Ramificación primaria dicotómica irregular y secundaria pinnada y opuesta.

Reproducción: no se observaron conceptáculos en los dos pliegos de herbario disponibles del material de F. Bescansa de Galicia. Según la bibliografía (Bressan y Babbini 2003, Braga *et al.* 2009, Rodríguez-Prieto *et al.* 2013) generalmente son terminales, pero también intercalares. Los conceptáculos de tetrasporocistes son de 300-500 μm de diámetro y los de carposporocistes portan cornículos, entre 2 y 3 (Newton 1931) y hasta 4 (Montagne 1846).

Hábitat: epífita de *Cladostephus spongiosus* en el intermareal inferior.

Comentarios: los caracteres discriminantes para *J. virgata* son: la ramificación muy variable siendo la primaria generalmente dicotómica irregular, con di-tricotomías y la secundaria pinnada y opuesta; el tipo de inserción subapical y/o media de las râmulas en los intergenículos, la relación altura/diámetro mayor de los intergenículos apicales respecto a los basales y escasas capas medulares en los intergenículos (ver Lugilde *et al.* 2017).

Discusión sobre las especies geniculadas del noroeste ibérico

Corallina berteroi es la especie de menor tamaño (generalmente < 5 cm) y la de hábito más compacto. Las demás especies alcanzan tamaños de fronde similares (12 cm, Tabla 2). La base es incrustante en estas especies, siendo más extensa en *C. officinalis* (Cabioch 1966), excepto en *Jania squamata* que produce una extensa base rizoidal. Estas especies se diferencian también por la morfología de los intergenículos, cilíndricos y/o comprimidos en *C. officinalis*, *C. berteroi*, *J. longifurca*, *J. rubens* y *J. virgata*, y trapezoidales en *E. elongata*, *J. rubens* var. *corniculata*, *J. squamata*. La ramificación es pinnada en *Corallina* y *Ellisolandia* y dicotómica regular en las especies de *Jania*, excepto *J. virgata* que presente di-tricotomías. *J. squamata* y *J. virgata* presentan la ramificación secundaria pinnada y opuesta.

Los talos presentan mayor número de segmentos por genículo en *E. elongata*, *J. squamata*, *J. rubens* var. *corniculata*, *J. virgata* y *J. squamata*. Las especies desarrollan numerosos lóbulos distales en los intergenículos, *J. rubens* var. *corniculata* y *J. squamata* o ocasionales en *J. longifurca* y *C. berteroi*. En *C. officinalis* se producen espacios con ángulos amplios 30-60° entre los ejes y las ramas, mientras que en *E. elongata*, *C. berteroi* y *J. squamata* no se producen estos espacios o son muy pequeños (Afonso-Carrillo y Sansón 1999, Tabla 2). Los ángulos más amplios entre dicotomías se producen en *J. virgata* y *J. rubens* var. *corniculata*. Las especies de *Corallina* y *Ellisolandia* (18-30) presentan mayor número de capas medulares que las especies de *Jania* (4-9, Tabla 2).

Los conceptáculos más grandes se detectan en *J. longifurca* y *J. squamata* y los menores en *C. berteroi* y *J. rubens*. Los conceptáculos se ensanchan con frecuencia distalmente y los conceptáculos de tetrasporocistes alcanzan máximos de altura (1 mm) en *J. longifurca* y *J. squamata*.

Jania virgata es la especie geniculada más escasamente citada y de presencia dudosa en el noroeste ibérico (ver comparativa del género *Jania* con *J. virgata*, Lugilde *et al.* (2017). Esta especie se distingue por presentar: i) frondes pequeñas (hasta 6 cm), epífitas y fijadas por una base costrosa pequeña con rizoides secundarios, ii) ramificación muy variable, generalmente dicotómica irregular, con di-tricotomías, en la primaria y pinnada y opuesta en la secundaria, iii) inserciones subapicales y/o medias en los intergenículos, dispuestas de modo secundo, iv) ángulos de ramificaciones generalmente agudos, entre 20-45°, en ocasiones amplios hasta 100°, v) intergenículos apicales más largos que los basales, vi) intergenículos cilíndricos, a veces con lóbulos distales y vii) número reducido de capas medulares en los intergenículos 4-6 (< 8).

LITHOPHYLLACEAE Athanasiadis

CHAMBERLAINOIDEAE Caragnano, Foetisch, Maneveldt *et* Payri

Pneophyllum Kützing

Pneophyllum confervicola (Kützing) Y.M. Chamberlain

Fig. 36

Bibliografía de referencia: Irvine y Chamberlain (1994), Silva *et al.* (1996), Couto *et al.* (2011), Cormaci *et al.* (2017).

Descripción: talos imbricados, de extensiones entre 1-2 mm y espesor reducido (5-20 μm) con conceptáculos agrupados en superficie. Células en visión superficial tipo *Pneophyllum*. En sección transversal, organización dorsiventral dímera con el talo y el margen biestratificado. Con una capa de células basales redondeadas, 4-10 μm de diámetro y 3-10 μm de altura. Células corticales redondeadas 2-6 μm de diámetro y 3-6 μm de altura, con fusiones celulares pervasivas. Una capa de células epitalinas aplanadas 2-5 μm de diámetro y 2-4 μm de altura. Tricocitos individuales en vista superficial.

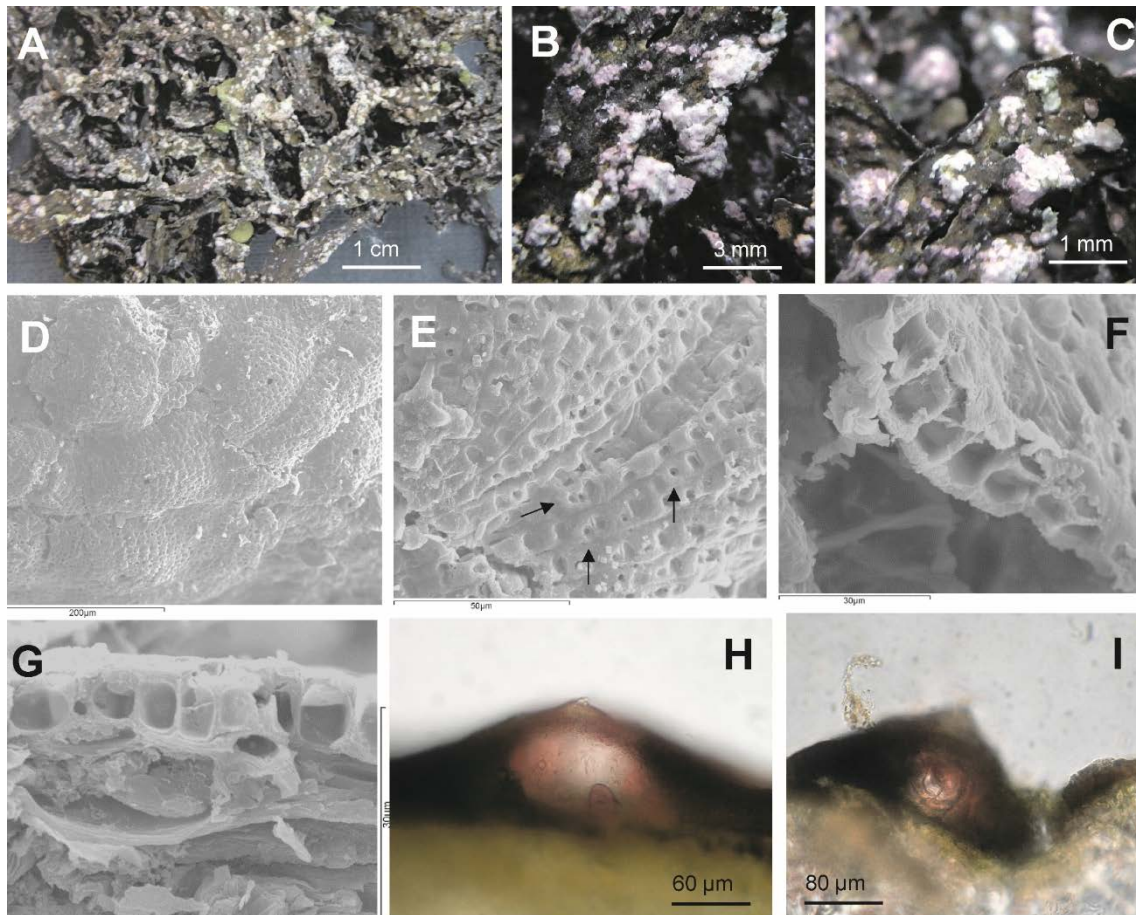


Figura 36. *Pneophyllum confervicola*. A-C. Hábito sobre *Chondrus crispus*. D. Grupos de conceptáculos uniporados ligeramente elevados en superficies. E. Talo imbricado con células en vista superficial tipo *Pneophyllum* y tricocitos individuales (flechas). F-G. Talo biestratificado, con células basales redondeadas y células epitalinas aplanadas. H-I. Conceptáculos de tetrasporocistes alargados a redondeados, con células aparentemente emergentes hacia el canal del poro. D-G (MEB), H-I (MO).

Reproducción: conceptáculos femeninos con tricóginas alargadas en la base de la cámara, 30-90 µm de diámetro, 30-70 µm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes alargados a redondeados de 1-4 capas en el techo, 40-100 µm de diámetro, 30-70 µm de altura, con la placa hundida. Techos formados por al menos 3 células alineadas al canal del poro, aparentemente emergentes hacia el canal del poro.

Hábitat: epífita sobre *Chondrus crispus* y *Gongolaria baccata*, en el submareal (6 m). En Islas Británicas localizada en *Zostera*, hidroides y briozoos (Irvine y Chamberlain 1994).

Comentarios: análisis morfológicos y moleculares mostraron que la posibilidad de que existan dos especies bajo la denominación de *P. confervicola* (Irvine y Chamberlain 1994, Rösler *et al.* 2016, Caragnano *et al.* 2018). En Rösler *et al.* (2016) se comenta que el ejemplar GDA61373 asignado a *Pneophyllum confervicola* y el ejemplar llamado “Corallinales sp. Madeira” comprenden talos dímeros epilítos muy delgados, de 100 µm como máximo, con fusiones celulares frecuentes y tricocitos ocasionales. En este trabajo se detectaron conceptáculos de *P. confervicola* con un diámetro externo de 100-150 µm. El ejemplar de Madeira no es fértil. *P. confervicola* es morfológicamente muy similar a la especie tipo, *P. fragile* (Irvine y Chamberlain 1994, Rösler *et al.* 2016). En Caragnano *et al.* (2018) un análisis molecular relacionó a este espécimen de Almería (GDA 61373), próximo al topotipo de *Spongites fruticulosus* (Rösler *et al.* 2016), también de Almería (GDA 61338).

Pneophyllum coronatum (Rosanoff) Penrose in Y.M. Chamberlain

Fig. 37

Bibliografía de referencia: Wilks y Woelkerling (1991), Irvine y Chamberlain (1994), Bressan y Babbini (2003).

Descripción: talo incrustante, imbricado, de extensiones entre 2-8 mm y un espesor 30-120 µm. Células en visión superficial tipo *Pneophyllum*. En sección transversal, talo de organización dorsiventral dímera, con una sola capa de células basales redondeadas, de 5-20 µm de diámetro y 5-15 µm de altura, 2-4 (8) capas de células. Células corticales más alargadas de 5-30 µm de altura y 5-18 µm de diámetro. Una capa de células epitalinas aplanadas. Tricocitos intercalares en células basales y peritalinas, de mayor tamaño que las células 10-20 µm de diámetro y 10-30 µm de altura. Disco de germinación de 8 células rodeado de 12-16 células pericentrales.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados de 30-100 µm de diámetro y 20-70 µm de altura, con espermatocistóforos en la base de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes uniporados 60-220 µm de diámetro y 60-130 µm de altura, próximos a los masculinos. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados de 50-180 µm de diámetro y 80-200 µm de altura, con columela central, los maduros portando una corona de 8-12 filamentos libres y erguidos rodeando al poro.

Hábitat: epífita en el submareal sobre *Zostera marina* (10 m). Aparece junto a *P. fragile* y puede crear confusión con esta especie. Localizada también sobre *Phyllophora crispa*.

Comentarios: previamente conocido como *P. caulerpae* (Irvine y Chamberlain 1994). Es posible su confusión con *P. fragile* por similitud de características morfológicas. Se diferencia principalmente en el espesor del talo y en los filamentos que presenta la corona del poro, generalmente ausentes en *P. fragile*. En Islas Británicas es bastante común como epífita sobre *Halopithys* y *Palmaria* y epilítica en roca, piedras, cristal y también en conchas principalmente en el intermareal, pero con plantas epilíticas detectadas a 20 m (Irvine y Chamberlain 1994). En las Islas Británicas los talos epilíticos son más abundantes en invierno y portan mayoritariamente conceptáculos de bisporocistes.

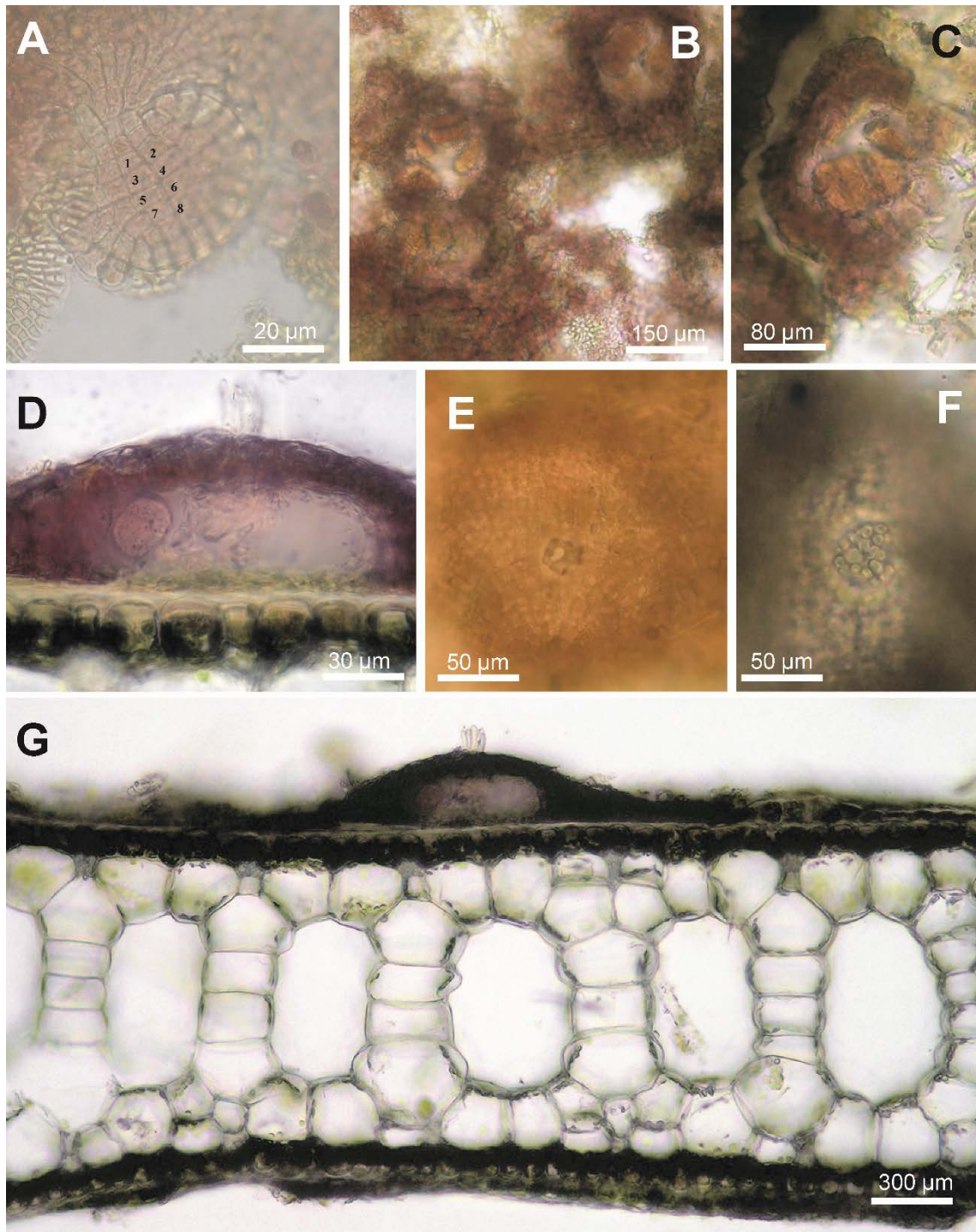


Figura 37. *Pneophyllum coronatum*. **A.** Disco de germinación de 8 células rodeado de 12-16 pericentrales. **B-C.** Conceptáculos de tetrasporocistes en vista superficial. **D-G.** Detalle de la corona de filamentos presente en conceptáculos, en sección transversal (D) y visión superficial (E-F). **G.** Conceptáculo (en sección transversal) con corona de filamentos sobre una hoja de *Zostera marina*.

Pneophyllum fragile Kützting

Fig. 38

Bibliografía de referencia: Chamberlain (1983a, b, 1985a, 1987), Penrose y Woelkerling (1991), Jones y Woelkerling (1984), Wilks y Woelkerling (1991), Irvine y Chamberlain (1994), Silva *et al.* (1996), Bressan y Babbini (2003), Caragnano *et al.* (2018), García-Redondo *et al.* (2019).

Descripción: talos incrustantes, orbiculares a lobulares con la superficie plana, de extensiones entre 2-6 mm y espesor variable, de 30-150 μm . Margen engrosado. Células en visión superficial tipo *Pneophyllum*. En sección transversal, organización dorsiventral dímera, con una capa de células basales de 5-20 μm de diámetro y 5-15 μm de altura. Córtex formado por hasta (5) 15-20 capas celulares, con las células 5-15 μm de diámetro y 15-30 μm de altura. Una sola capa de células epitalinas apalanadas de 3-8 μm de diámetro y 3-10 μm de altura. Disco de germinación formado por 8 células centrales rodeado por 12 pericentrales. Tricocitos intercalares, en ocasiones agrupados en campos.

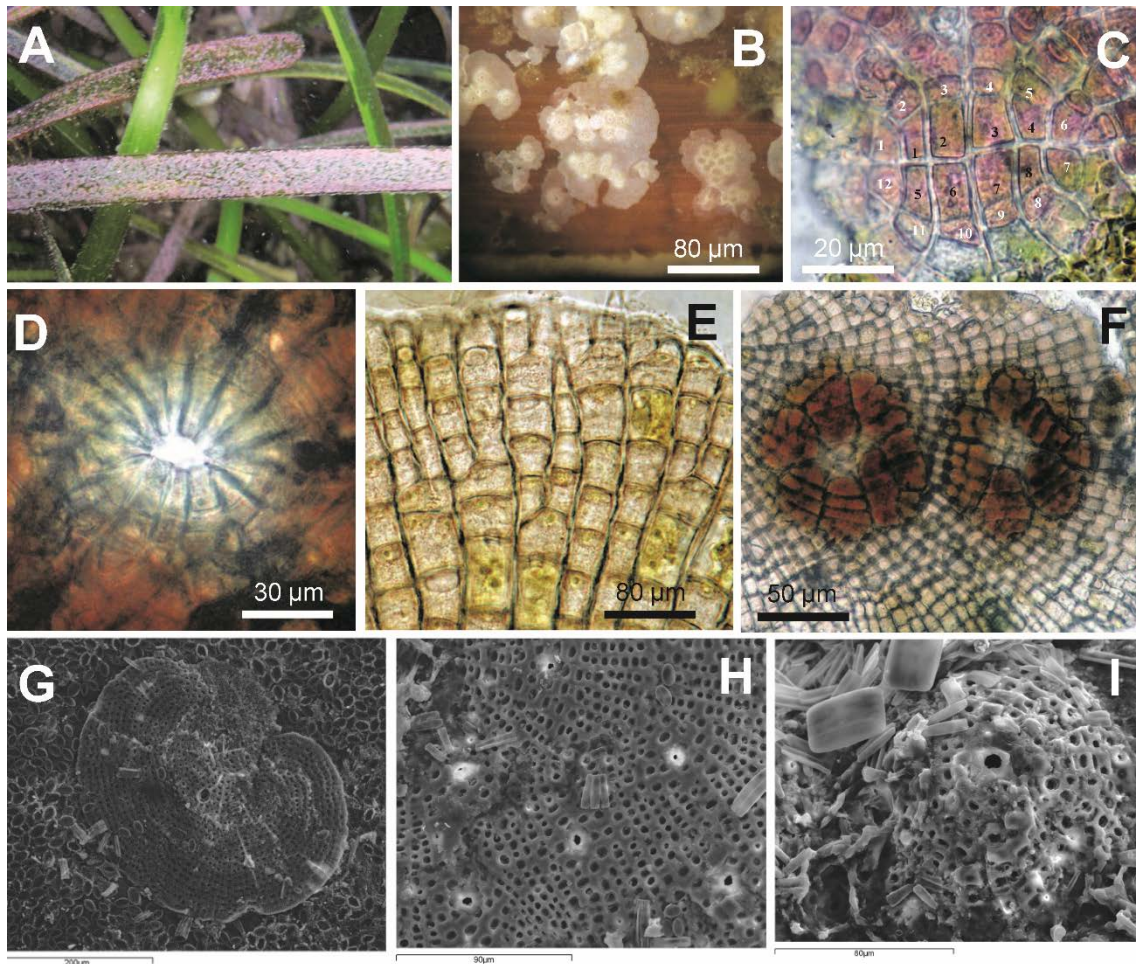


Figura 38. *Pneophyllum fragile*. **A-B.** Hábito sobre *Zostera marina*. **C.** Disco de germinación de 8 células, rodeado por 12 células pericentrales. **D.** Células del poro sin estructuras especializadas. **E.** Tricocitos intercalares. **F.** Conceptáculos de tetrasporocistes en visión superficial. **G.** Talo en vista superficial. **H.** Células en vista superficial tipo *Pneophyllum*. **I.** Conceptáculo uniporado en visión superficial. C-F (MO), G-I (MEB).

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados de 20-80 μm de diámetro y 20-70 μm de altura, con espermatocistóforos en la base de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes uniporados 40-150 μm de diámetro y 60-100 μm de altura, próximos a los masculinos. Las células del techo de la cámara están orientadas de forma paralela al sustrato y los techos están formados por al menos 8-16 células. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados de 40-130 μm de diámetro y 50-100 μm de altura, con tetrasporocistes de 20-50 μm de diámetro y 30-80 μm de altura.

Hábitat: epífita en el submareal sobre *Zostera marina* (10 m), junto a *P. coronatum*. Es el epífita más abundante en esta fanerógama (García-Redondo *et al.* 2019). Formas epilíticas desconocidas

en Galicia y el norte de Portugal, pero observadas en las Islas Británicas (Irvine y Chamberlain 1994).

Comentarios: se analizaron molecularmente varios talos de *P. fragile* sobre *Zostera marina*, de la misma localidad (Piedra de la Reina, Ría de Ferrol), seleccionados por presentar distintos tamaños de conceptáculos, que coincidieron con secuencias de *P. fragile*. Se detectan ejemplares con una gran variabilidad en espesor, formas gruesas como citaron Penrose y Woelkerling (1991). Además, según estos autores existe una variación morfológica considerable en las dimensiones de los techos de la cámara de los conceptáculos y los tricocitos son terminales en la región cortical o intercalares en la capa basal. En Caragnano *et al.* (2018) se observaron conceptáculos de bisporocistes.

Pneophyllum limitatum (Foslie) Y.M. Chamberlain

Fig. 39

Bibliografía de referencia: Rosenvinge (1892), Chamberlain (1977b, 1983a), Irvine y Chamberlain (1994), Athanasiadis (2016), Caragnano *et al.* (2018).

Descripción: talo confluyente, imbricado, de 2-10 mm de diámetro y 5-30 μm de espesor, con la superficie lisa. En vista superficial células tipo *Pneophyllum*. En sección transversal talo de organización dorsiventral, dímero, biestratificado, excepto próximo a los conceptáculos, con una capa basal de células redondeadas o alargadas y 1 capa de células epitalinas redondeadas. (2-5) capas de células en total, unidas por fusiones celulares. Tricocitos individuales, intercalares y/o terminales en el filamento en vista superficial, de mayor tamaño que las células circundantes.

Reproducción: conceptáculos de tetrasporocistes uniporados emergentes en el talo, en grupos, con filamentos erguidos sobresaliendo ligeramente en el poro, o sin estructuras especializadas. Cámara elíptica, de 150-250 μm de diámetro y 50-120 μm de altura y, con el techo formado de 1 a 3 células, con las células orientadas de forma oblicua.

Hábitat: epífita sobre *Pterocladia capillacea* junto con *Hydrolithon boreale* y *Melobesia membranacea* en el submareal (3 m). Según Rosenvinge (1892) en su localidad tipo sobre *Fucus vesiculosus*. En Chamberlain (1977b) localizada sobre una amplia variedad de especies algales y *Zostera marina*.

Comentarios: caracteres reproductivos como la presencia de un anillo de filamentos en conceptáculos de tetrasporocistes y carposporocistes coinciden con la especie *P. coronatum*, pero difiere en la superficie, biestratificación del talo, etc. Se necesitan análisis molecular en este género. Según Chamberlain (1977b) se localizan tres tipos de talos costrosos, a menudo próximos entre ellos, con tetrasporocistes, bisporocistes y gametófitos.

Pneophyllum myriocarpum (P. et H. Crouan) Y.M. Chamberlain

Fig. 40

Bibliografía de referencia: Chamberlain (1983), Irvine y Chamberlain (1994).

Descripción: talo laminar, consolidado, de 5-20 mm de extensión y 5-30 μm de espesor, con la superficie granulosa producida por conceptáculos emergentes a inmersos, En sección transversal talo dímero, con una capa de células basales redondeadas a cuadradas, de 8-15 μm de diámetro y 6-12 μm de altura, con hasta 7-8 capas de células corticales. Células corticales redondeadas 6-12 μm de diámetro y 6-12 μm de altura. Células epitalinas redondeadas a aplanadas, con las células iniciales subepitalinas del mismo tamaño que las células subyacentes.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados redondeados, con espermatocistóforos en la base de la cámara, de 50-100 μm de diámetro y 50-100 μm de altura. Conceptáculos de carposporocistes uniporados elípticos, de 200-300 μm de diámetro y 80-200 μm de altura.

Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados (200-300 μm de diámetro y 80-170 μm de altura) con collar hialino, en ocasiones con la placa hundida.

Hábitat: epífita de *Chondrus crispus* en el submareal (5 m). Según Irvine y Chamberlain (1994), epilítica, epífita de diversas algas. El material tipo se encuentra sobre porcelana (Chamberlain 1983).

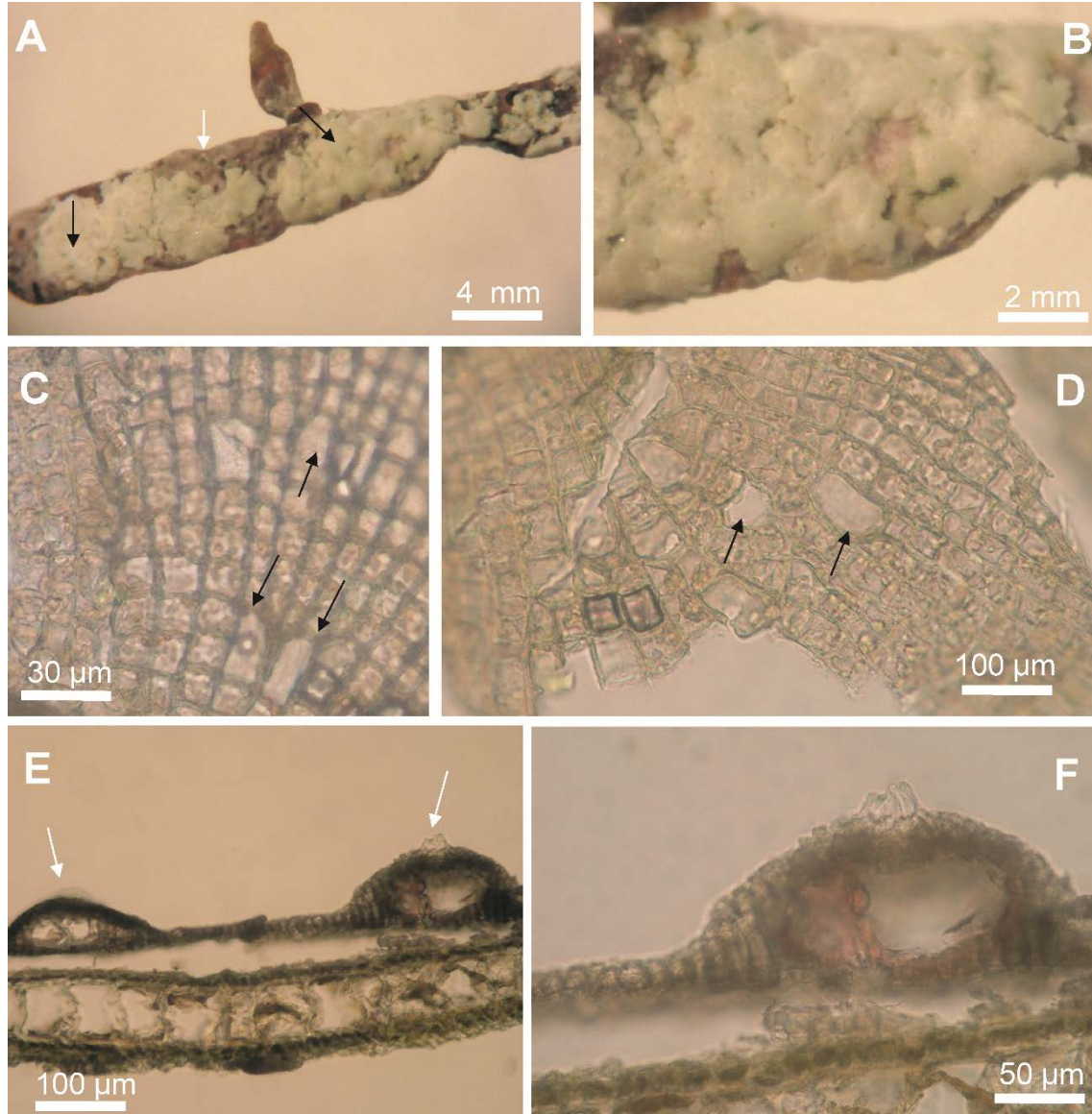


Figura 39. *Pneophyllum limitatum*. A-B. Talos sobre *Pterocliadiella capillacea*, con los conceptáculos hundidos (flechas negras) y junto a *Melobesia membranacea* (flecha blanca). C-D. Tricocitos individuales en vista superficial, terminales e intercalares (flechas negras). E. Conceptáculos de tetrasporocistes, ambos con filamentos (flechas blancas). F. Conceptáculo de tetrasporocistes en detalle. Talos biestratificado, con células epitalinas redondeadas y basales redondeadas o alargadas. C-F (MO).

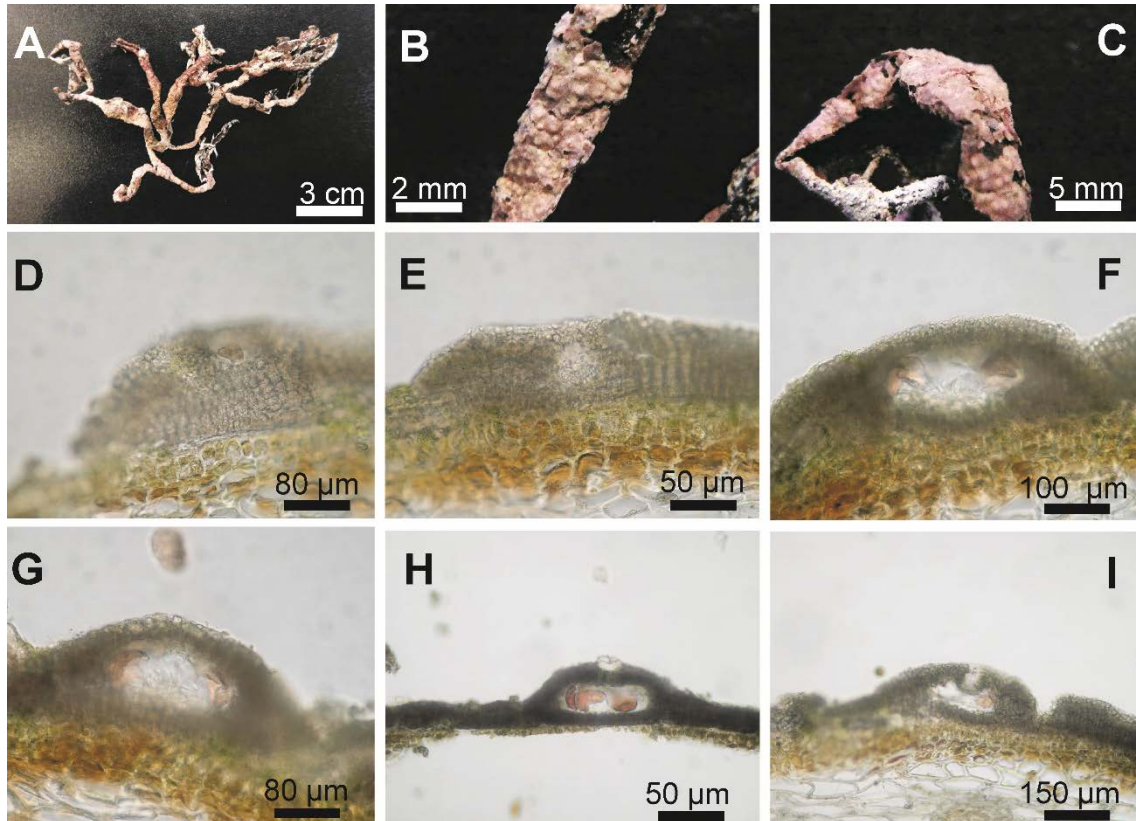


Figura 40. *Pneophyllum myriocarpum*. A-C. Talos epífitos sobre *Chondrus crispus*. D. Talo dímero (7-8 capas). E. Conceptáculos masculinos redondeados, con espermatocistóforos en la base de la cámara. F-I. Conceptáculos de tetrasporocistes, (F-G) sin collar hialino, (H-I) con collar hialino, (I) con la placa hundida. D-I (MO).

HYDROLITHOIDEAE A. Kato *et* M. Baba

Hydrolithon (Foslie) Foslie

Hydrolithon boreale (Foslie) Y.M. Chamberlain

Fig. 41

Bibliografía de referencia: Foslie (1905), Chamberlain (1983a, b, 1984), Woelkerling (1988), Penrose y Woelkerling (1992), Keats y Chamberlain (1994), Irvine y Chamberlain (1994), Penrose (1996).

Descripción: talo costroso de hasta 5 cm de diámetro y 20-80 µm de espesor, formando capas imbricadas, con el margen entero, con la superficie plana con los conceptáculos emergentes, con tonalidad anaranjada. En vista superficial, células tipo *Pneophyllum*. En sección transversal talo dímero bistratificado, una capa basal de células redondeadas alineadas horizontalmente de 10-30 µm de diámetro y 5-20 µm de altura. En corte transversal se observan varias capas de células corticales, de 10-20 µm de diámetro y 5-15 µm de altura. Una capa de células epitalinas aplanadas a elípticas. Fusiones celulares entre células de filamentos contiguos que varían en su diámetro. Tricocitos individuales o en pares, terminales en el filamento. Disco de germinación no observado, según Irvine y Chamberlain (1994) formado por cuatro células centrales y generalmente cuatro células apicales pequeñas.

Reproducción: la mayoría de los conceptáculos son de bisporocistes de 90-185 µm de diámetro y 70-100 µm de altura. Con 3 células alargadas intercaladas en el canal del poro de 5-20 µm de diámetro y 10-35 µm de altura, y formando parte del techo de la cámara, que mide entre 20 y 40 µm de altura. Células circundantes al canal del poro orientadas verticalmente.

Hábitat: epilítico, en guijarros y rocas, en grietas y zonas umbrías del intermareal medio y superior, también como epífita sobre *Phyllophora crispa*.

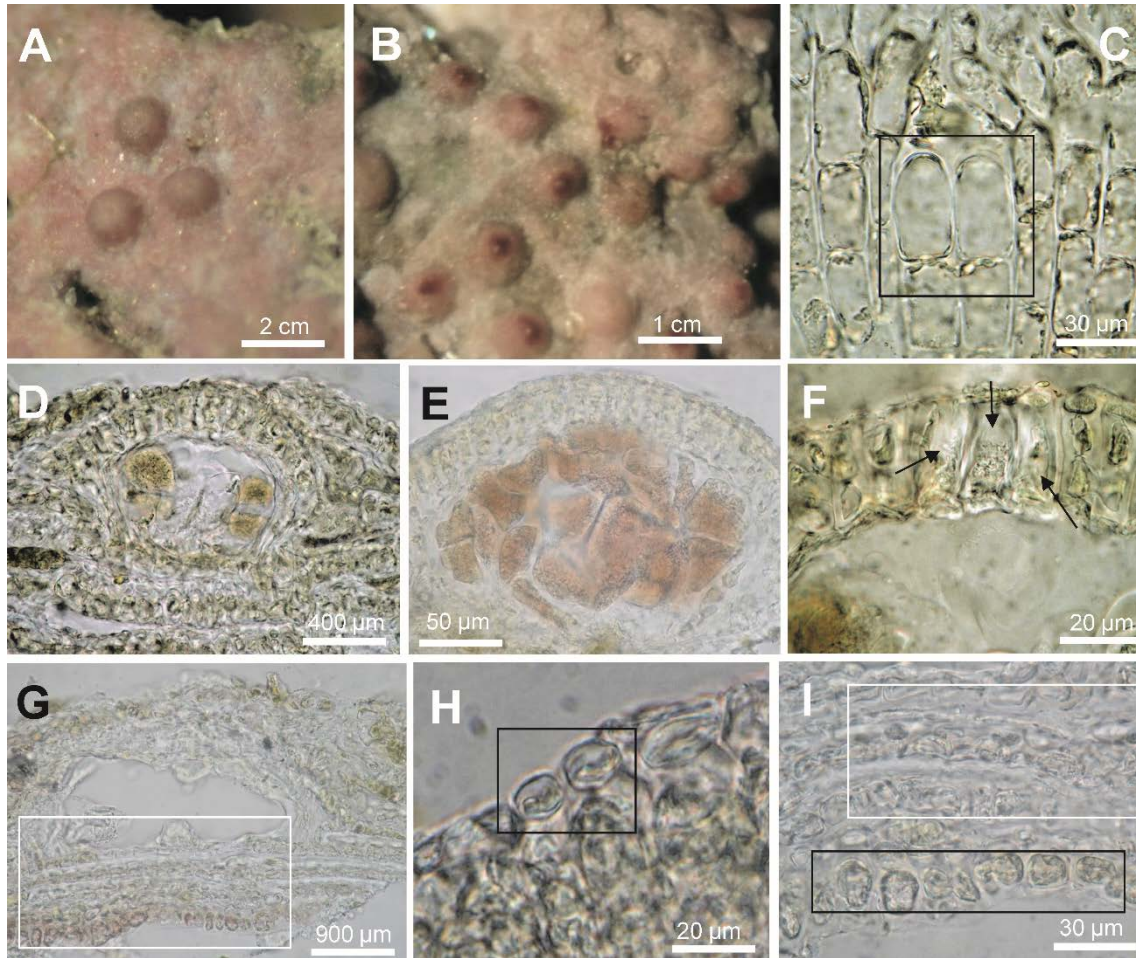


Figura 41. *Hydrolithon boreale*. **A-B.** Hábito epilítico. Conceptáculos en vista superficial. **C.** Tricocitos en pares terminales en el filamento en vista superficial (recuadro). **D-E.** Sección transversal del talo. Conceptáculos de bisporocistes. **F.** Orientación vertical de las células del canal del poro, con 3 células centrales alargadas. **G.** Sección transversal del talo dímero formado por dos capas, con un conceptáculo vacío y numerosas capas superpuestas (recuadro). **H.** Células epitalinas aplanadas-cilíndricas (recuadro). **I.** Capa de células basales redondeadas (recuadro negro), con varias capas superpuestas de talos diferentes (recuadro blanco). C-H. (MO) material descalcificado.

Comentarios: especie con pocas citas a nivel mundial, Irvine y Chamberlain (1994). En Irvine y Chamberlain (1994) se describe el disco central de cuatro células formado por cuatro células apicales de menor tamaño que no se dividen, por lo que no se forman las células circundantes. De la misma manera, en Irvine y Chamberlain (1994) los conceptáculos son más anchos y se observan también tetrasporocistes, aunque se comenta que esta especie presenta un ciclo auto perpetuo de bisporocistes, demostrado en laboratorio (Chamberlain 1977b). Al crecimiento en capas imbricadas de esta especie se le llamaba f. *callithamnioides* en Chamberlain (1984).

Hydrolithon sargassi (Foslie) Y.M. Chamberlain

Fig. 42

Bibliografía de referencia: Masaki y Tokida (1963), Irvine y Chamberlain (1994).

Descripción: talo incrustante, imbricado, de 80-220 µm de espesor, con la superficie lisa y tonalidad violeta. En vista superficial células tipo *Pneophyllum*. En sección transversal talo de organización dorsiventral dímérica, hasta 10-12 capas de células, con una capa basal de células

redondeadas, 5-20 μm de diámetro y 5-15 μm de altura, de similar tamaño a las corticales, que miden 4-15 μm de diámetro y 5-10 μm de altura. Una capa de células epitalinas aplanadas, 3-8 μm de diámetro y 3-10 μm de altura. Células corticales redondeadas 5-20 μm de diámetro y de 5-15 μm de altura. Células iniciales subepitalinas ensanchadas, de mayor tamaño que las células subyacentes, 5-45 μm de diámetro y de 5-25 μm de altura. Tricocitos individuales en vista superficial, sin formar collar de tricocitos.

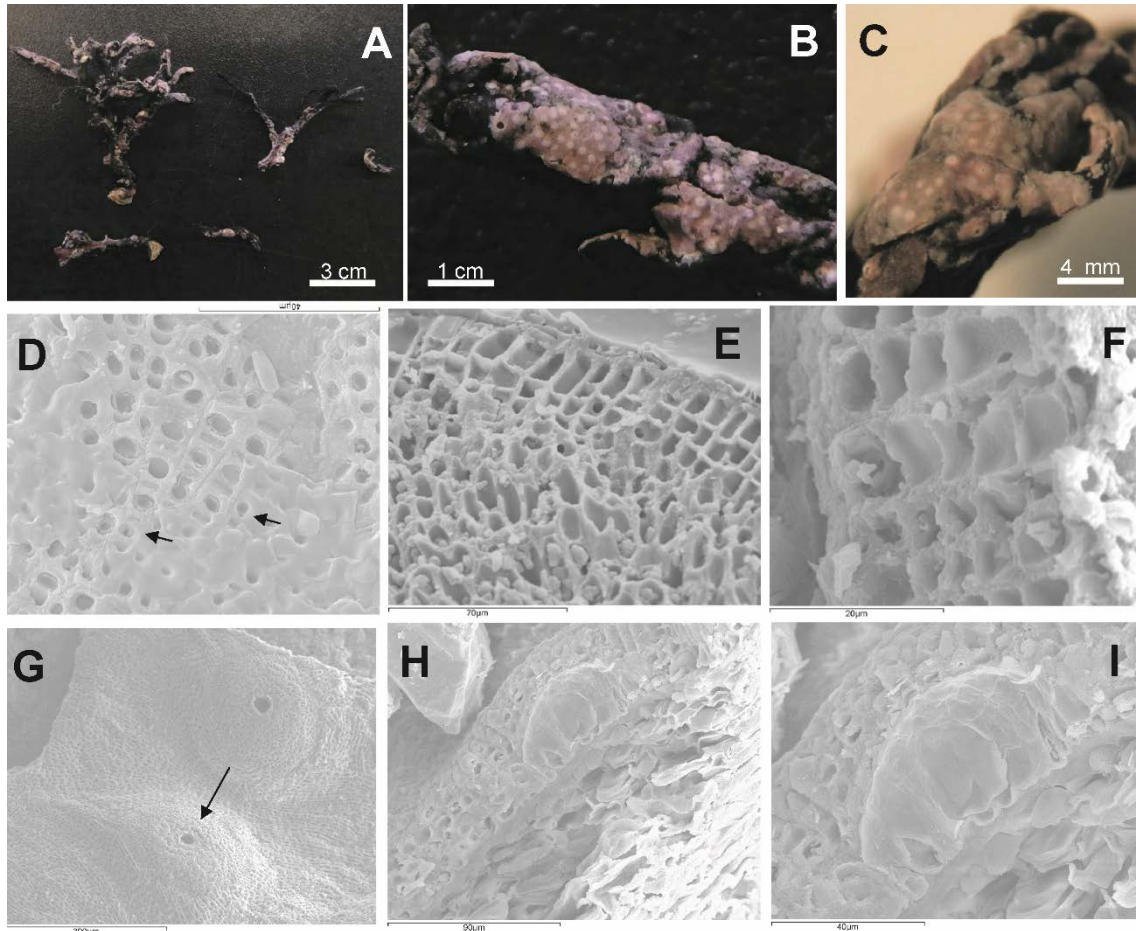


Figura 42. *Hydrolithon sargassi*. **A-C.** Talos en vista superficial, sobre *Gongolaria baccata*. Tonalidad púrpura y superficie plana con conceptáculos hundidos. **D.** Células en superficie tipo *Pneophyllum*, con tricocitos (flechas). **E.** Células corticales con una capa de células epitalinas aplanadas y células iniciales subepitalinas ensanchadas, más grandes que las células corticales subyacentes. **F.** Una capa de células basales redondeadas, con células corticales también redondeadas (4-5). **G.** Conceptáculos uniporados redondeados, relativamente inmersos en el talo, con el poro hundido. **H-I.** Conceptáculos presumiblemente de tetrasporocistes, inmersos en el talo. (H) hasta 10-12 capas celulares. D-I (MEB).

Reproducción: conceptáculos uniporados de emergidos a inmersos en el talo (3-4 capas de células), en grupos, con el poro hundido y redondeados a cónicos. Células pequeñas y aplanadas rodeando al canal del poro.

Hábitat: epífita sobre *Gongolaria baccata*, junto con *Hydrolithon* sp., *Pneophyllum* sp. y *Melobesia membranacea*, desde el intermareal al submareal (7 m).

Comentarios: no se aprecian las células triangulares observadas en conceptáculos por Irvine y Chamberlain (1994).

LITHOPHYLLOIDEAE Setchell

Amphiroa J.V. Lamouroux

Amphiroa vanbosseae Me. Lemoine

Fig. 43

Bibliografía de referencia: Lemoine (1929), Cabioch (1969b), Johansen (1969, 1981), Norris y Johansen (1981), Choi y Lee (1988), Economou-Amilli *et al.* (1990), Riosmena-Rodríguez y Siqueiro-Beltrones (1996), Cremades *et al.* (1997), Dolan (2001), Harvey *et al.* (2009, 2013), Rosas-Alquicira *et al.* (2010).

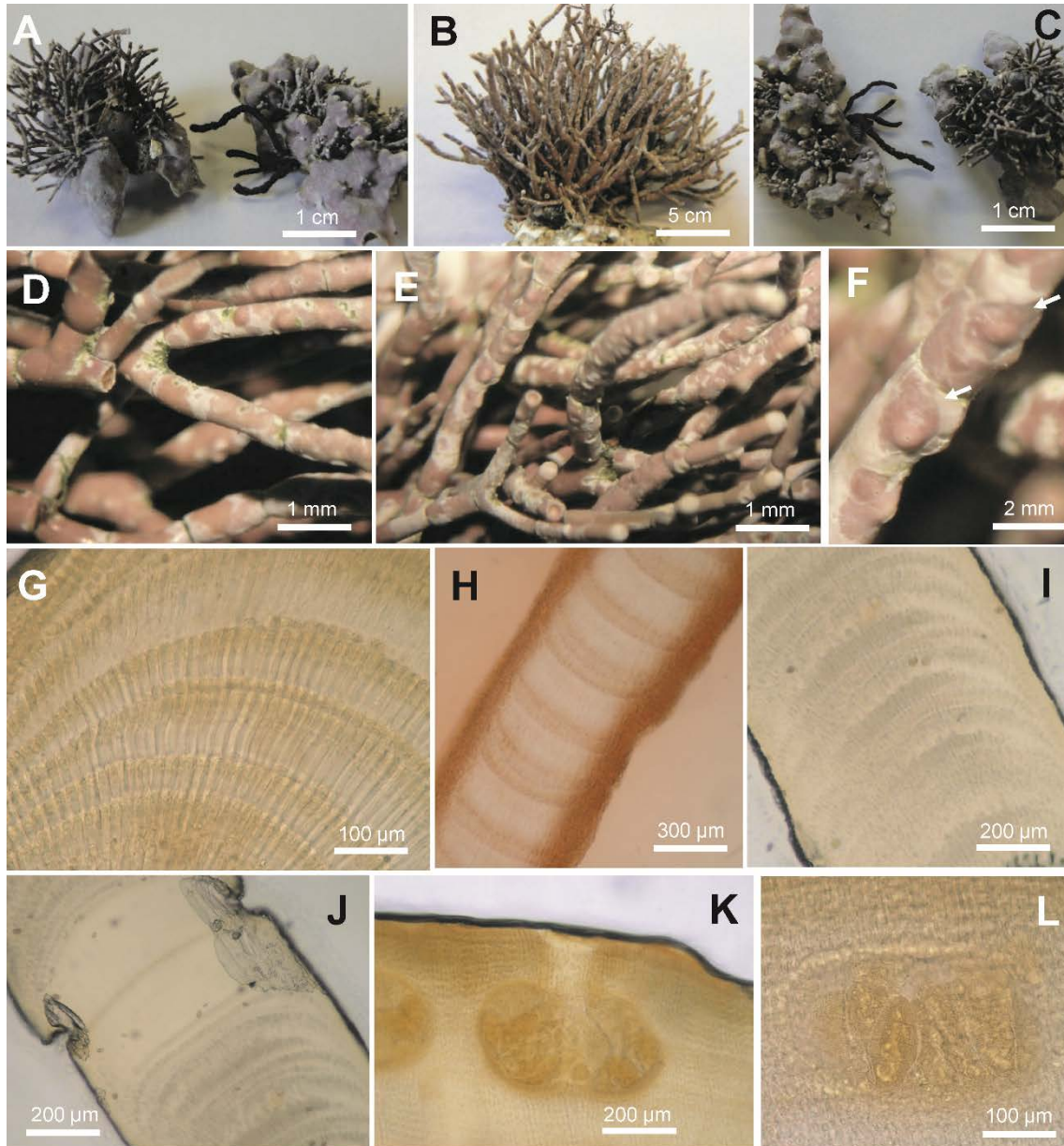


Figura 43. *Amphiroa vanbosseae*. **A-C.** Hábito con talos erguidos y rígidos, semiendófitos de *Lithophyllum hibernicum*. **D-E.** Ejes y ramas cilíndricas ramificadas dicotómicamente. **F.** Conceptáculos uniporados extendidos por la superficie del talo. **G-I.** En sección longitudinal ordenación en capas concéntrica de las células medulares del intergeniculo. **J.** Geniculos de dos capas celulares. **K-L.** Conceptáculos de tetrasporocistes. Canal del poro cilíndrico (K). G-L, preparaciones de Cremades *et al.* (1997).

Descripción: frondes erectas de hasta 3,5 cm de altura. Partes basales semiendófitas de *Lithophyllum hibernicum* con las ramas jóvenes sobresaliendo a la superficie del hospedador. Ramificación dicótoma irregular. Ramas entre 1-1,7 mm de diámetro y altura variable, pero de hasta 4-5 mm de longitud. Intergenículos (100-370 µm de diámetro y 450-700 µm de altura) formados por células largas de 60-130 µm diámetro, que se alternan irregularmente con células cortas de 30-60 µm de diámetro. En sección longitudinal, intergenículos formados por 4-6 (8) niveles de 30-80 células medulares. Los filamentos corticales se curvan hacia la superficie celular, finalizando en 1-2 capas de células epitalinas, las cuales son redondeadas o planas.

Reproducción: conceptáculos de tetrasporocistes y de bisporocistes uniporados, extendidos en superficie por los intergenículos, ligeramente emergidos y enterrados cuando son senescentes, de 100-200 µm de diámetro y 100-200 µm de altura. Tetrasporocistes 15-30 µm de diámetro y 3-10 µm de altura. Bisporocistes 15-25 µm de diámetro y 5-15 µm de altura.

Hábitat: semiendófito sobre *Lithophyllum hibernicum* en plataformas rocosas del intermareal medio e inferior. En charcas intermareales expuestas y semi-expuestas al oleaje e influenciadas a menudo por depósitos de arena, entremezclada con *Corallina* y *Jania*. Es más abundante y frecuente en aguas abiertas. Localizada en mayor medida en meses de invierno.

Comentarios: se diferencia de otras especies de *Amphiroa* europeas por tener hasta 4-5(7) niveles de células medulares en el genículo, poseer crecimiento secundario conspicuo en los intergenículos basales y ser semiendófito de *Lithophyllum hibernicum* (como *L. incrustans* en Cremades *et al.* 1997).

Lithophyllum Philippi

Lithophyllum artabricum V. Peña

Fig. 44

Bibliografía de referencia: Peña y Ruiz de Gauna Torres (2021).

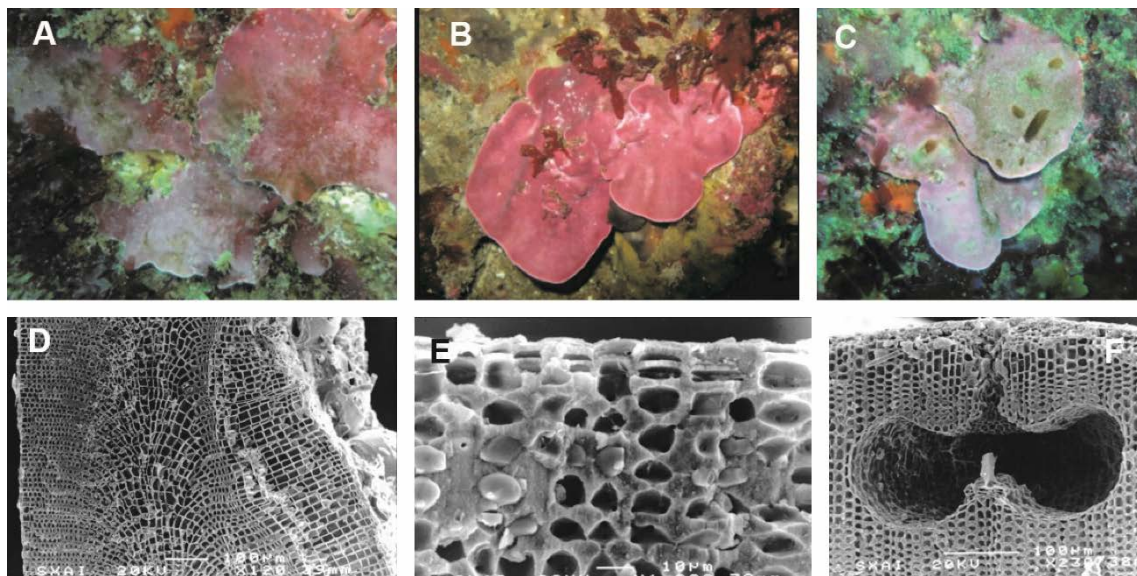


Figura 44. *Lithophyllum artabricum*. A-C. Hábito de las costras en el submareal. D. Organización dorsiventral monómera E. 1-2 capas de células epitalinas aplanadas. F. Conceptáculos de tetrasporocistes con forma de mancuerna y columela calcificada. (D-F: Cremades *et al.* 1996, Peña y Ruiz de Gauna Torres 2021).

Descripción: talo laminar, hasta 10 cm, con la superficie plana y lisa, a menudo compuesto por lamelas superpuestas o con forma de abanico. Color rosa a violeta con la textura mate en seco. Margen entero, bien delimitado, con ondulaciones concéntricas o rectas en la superficie inferior,

y 2 mm de espesor, en ocasiones con fauna sésil fijada en la superficie restante. Organización dorsiventral monómera, con la médula no coaxial a ocasionalmente coaxial, con las células 6-47 μm de largo y 4-27 μm de diámetro. Células de filamentos corticales contiguos unidas por sinapsis secundarias, con las células (3) 4-19 μm x 3-21 μm , dispuestas en filamentos alineados lateralmente. Una a dos capas de células epitalinas aplanadas o redondeadas de 1-3 μm de diámetro y 6-13 μm de altura, poligonales en vista superficial. Células iniciales subepitalinas cuadradas a redondeadas, de 7-15 μm de diámetro y 5-12 μm de altura. Tricocitos no observados.

Reproducción: conceptáculos de tetra/bisporocistes uniporados inmersos en el talo con forma de mancuerna, 70-133 μm de alto y de 236-448 μm diámetro, con colummela central y con el canal del poro cónico estrechándose en superficie. Techo de los conceptáculos formado por 8-14 células, en la base 14-25 células. Tetra/bisporocistes no observados. Conceptáculos enterrados presentes, en ocasiones con infiltraciones inorgánicas.

Hábitat: epilítica en el submareal, en ocasiones en áreas esciáfilas.

Comentarios: especie detectada bajo la diversidad críptica que albergaba la especie *L. stictiforme*, eliminada de la flora del noroeste ibérico y decrita como nueva especie (*L. artabricum*) en Peña y Ruiz de Gauna Torres (2021).

Lithophyllum bathyporum A. Athanasiadis et D.L. Ballantine

Fig. 45

Bibliografía de referencia: Crouan y Crouan (1867), Soto y Conde (1989), Ballantine *et al.* (2011), Hernández-Kantún *et al.* (2015a), Athanasiadis (2020).

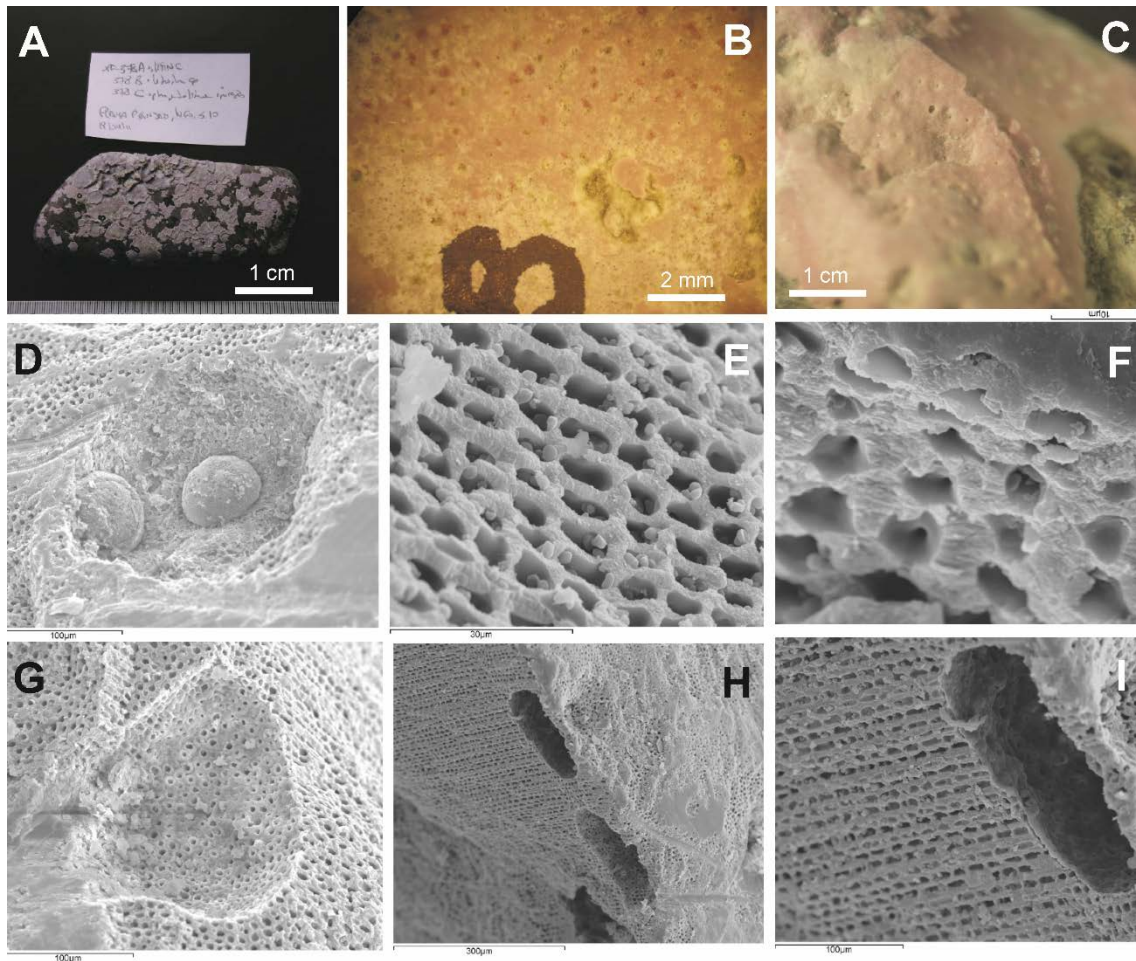


Figura 45. *Lithophyllum bathyporum*. A-B. Material de Foz (Galicia). C. Material de Cadavedo (Asturias). D. Conceptáculo de esporocistes en vista superficial. E. Células corticales de los

filamentos con morfología alargada o rectangular. **F.** 1-2 capas de células epitalinas aplanadas y corticales con sinapsis secundarias. **G.** Conceptáculo presumiblemente hueco con células en vista superficial de borde engrosado. **H-I.** Conceptáculos en sección transversal, aplanados y alargados, con células corticales alargadas. D-I (MEB).

Descripción: talo incrustante, de hasta 0,5-1 mm de espesor y alcanzando extensiones de 1-2 cm de diámetro y finalmente originando un denso retículo formado por la confluencia de los márgenes libres o confluyentes y la emergencia de crestas con aspecto de labio. Margen blanquecino y ligeramente engrosado. En visión superficial presenta células redondeadas, con el borde elevado y engrosado. Con 1-2 capas de células epitalinas aplanadas. Conexiones entre células corticales de filamentos vegetativos contiguos por sinapsis secundarias. Organización del talo dímera con una sola capa basal con las células redondeadas a cuadradas y células corticales alargadas a rectangulares, de 5-15 μm de diámetro y 10-30 μm de altura.

Reproducción: conceptáculos hundidos en superficie con una aureola blanca alrededor de los poros. Conceptáculos de bisporocistes con la cámara elíptica y alargada 70-200 μm de diámetro y 50-130 μm de altura y alargadas, con bisporocistes de 30-70 μm de diámetro y 60-100 μm de altura, con la placa hundida.

En el material asturiano se aprecian conceptáculos con la cámara alargada, de 150-350 μm de diámetro y 100-180 μm de altura, con la base plana y el canal del poro cónico. Se observan esporocistes indeferenciados.

Hábitat: sobre roca en intermareal inferior y submareal somero (3 m).

Comentarios: tres colecciones incluyendo al lectotipo. Difícil de distinguir sin análisis moleculares de otras especies como *L. hibernicum* y *L. incrustans* (Hernández-Kantún *et al.* 2015b). Se considera sinónimos de *L. depressum* Foslie P. Crouan *et H.* Crouan, material original de Brest, Francia, sobre piedras y conchas, dragado. Material original con bisporocistes en Crouan y Crouan (1867).

Lithophyllum byssoides (Lamarck) Foslie

Fig. 46

Bibliografía de referencia: Ardré (1970), Cabioch (1972), Woelkerling (1988), Cabioch *et al.* (1992), Silva *et al.* (1996), Irvine y Chamberlain (1994), Bressan y Babbini (2003), Veiga *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017), Pezsolesi *et al.* (2017).

Descripción: talo incrustante, más o menos hemisférica, en extensión de 3-8 cm y 4 cm de altura, con aspecto cerebriforme. La superficie consiste en una estructura lamelada rígida, formada por numerosos pliegues en los márgenes y sin protuberancias. Éstos pueden ser en forma de lamela, de abanico o de dedo (Pezsolesi *et al.* 2017). Células en vista superficial redondeadas, con los bordes engrosados y elevados. En sección transversal talos pseudoparenquimatosos con organización dorsiventral dímera. El talo presenta en ocasiones estructuras monómeras asociadas debido al crecimiento secundario de protuberancias. Una capa basal con las células rectangulares o alargadas y estrechas de 10-20 μm de diámetro y 10-35 μm de altura. Filamentos corticales dispuestos en filas de células cuadradas o rectangulares 5-15 μm de diámetro y 5-20 μm de altura. Filamentos corticales se dirigen a la superficie y terminan en 1-3 capas de células epitalinas redondeadas o planas, de 3-8 μm diámetro y 4-9 μm de altura. Conexiones celulares entre células de filamentos contiguos por sinapsis secundarias.

Reproducción: conceptáculos de tetrasporocistes uniporados emergentes y distribuidos de manera uniforme por la superficie de las lamelas; los senescentes blanquecinos e inmersos en el talo, de 80-150 μm de diámetro y 40-140 μm de altura. Techo de la cámara de 3-5 capas celulares y la base de la cámara presenta una columela central calcificada.

Hábitat: sustratos rocosos del intermareal medio y superior expuesto y semiexpuesto. En las zonas más protegidas de la luz adquiere una tonalidad violeta característica.

Comentarios: en Veiga *et al.* (2013) no se detectó variabilidad en las costas atlántico-ibéricas mientras que sí se detectó variabilidad en los patrones espaciales de la abundancia y fragmentación. En las colecciones mediterráneas (Pezzolesi *et al.* 2017), el hábitat y la morfología de las especies con lamelas en forma de dedo coinciden molecularmente con el lectotipo original de *Nullipora byssoides* como ilustró Woelkerling (1998). En este trabajo se concluye que según sus datos moleculares separar los linajes de las especies identificadas como *L. byssoides* del Mediterráneo y del Atlántico sería lo adecuado.

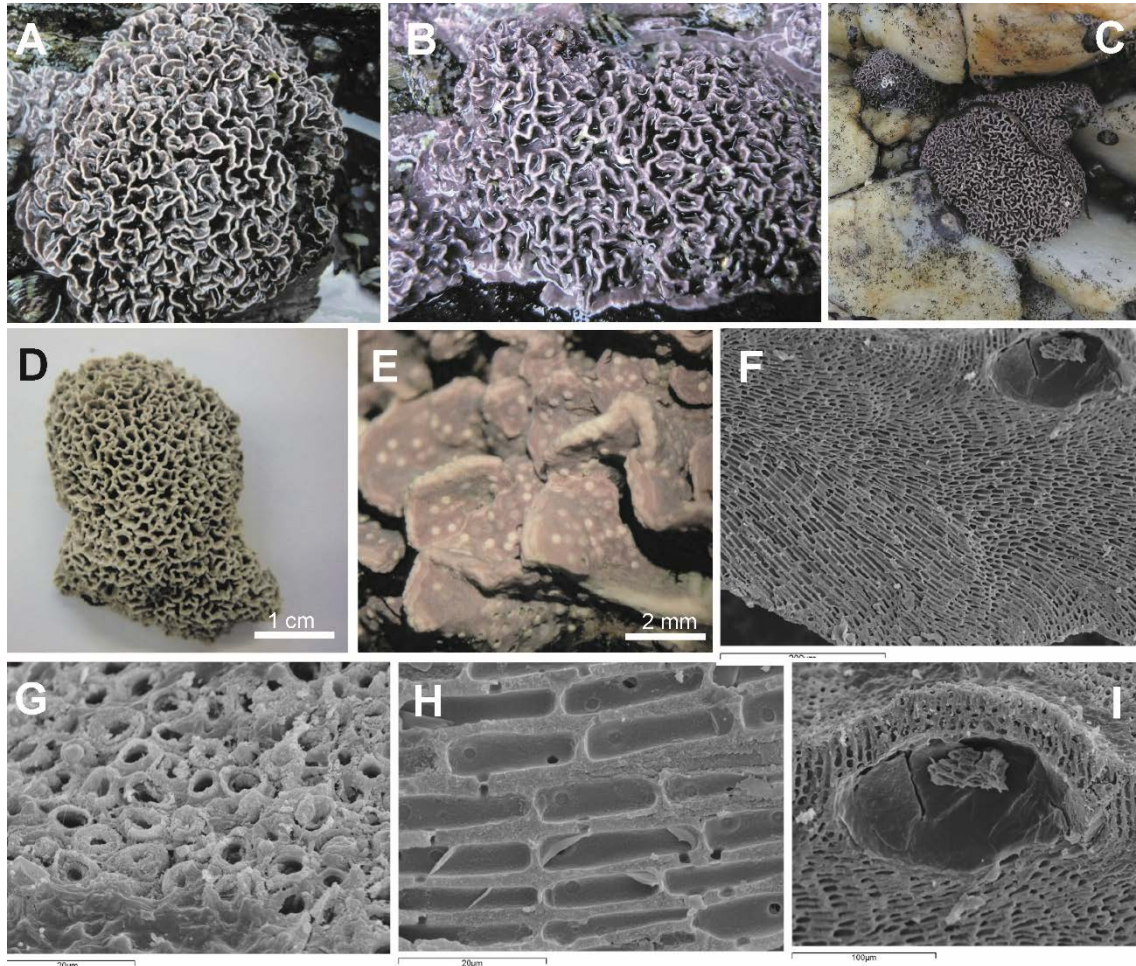


Figura 46. *Lithophyllum byssoides*. A-C. Hábito en el intermareal semiexpuesto. D. Talo, en seco. E. Conceptáculos emergentes de color más claro. F. Talo dímero con una estructura monómera asociada. G. Células en superficial. H. Células corticales unidas por sinapsis secundarias. I. Conceptáculo vacío. Techo de la cámara (> 4 células). F-I (MEB).

Lithophyllum crouaniorum Foslie

Figs. 47-48

Bibliografía de referencia: Chamberlain *et al.* (1988), Irvine y Chamberlain (1994).

Descripción: talo orbicular, muy adherente al sustrato, con la superficie plana y ondulada, con una aureola blanca rodeando a los poros de los conceptáculos, inmersos en el talo. Ocupa pequeñas extensiones generalmente de 5 cm como máximo. Margen entero, liso y grueso, de 1-3 mm de grosor. Células en vista superficial redondeadas, con los bordes engrosados y elevados. Organización dorsiventral con el talo dímero, con una capa de células basales redondeadas o cuadradas de 10-35 μm de diámetro y 10-30 μm de altura. Las células están alineadas lateralmente

y alargadas, de 10-15 μm de diámetro y 20-30 μm de altura, unidas por numerosas sinapsis secundarias. De 1 a 4 capas de células epitalinas aplanadas o redondeadas 2-10 μm de diámetro y 2-10 μm de altura. Células iniciales subepitalinas alargadas, 5-15 μm de diámetro y 5-35 μm de altura, en forma de diamante.

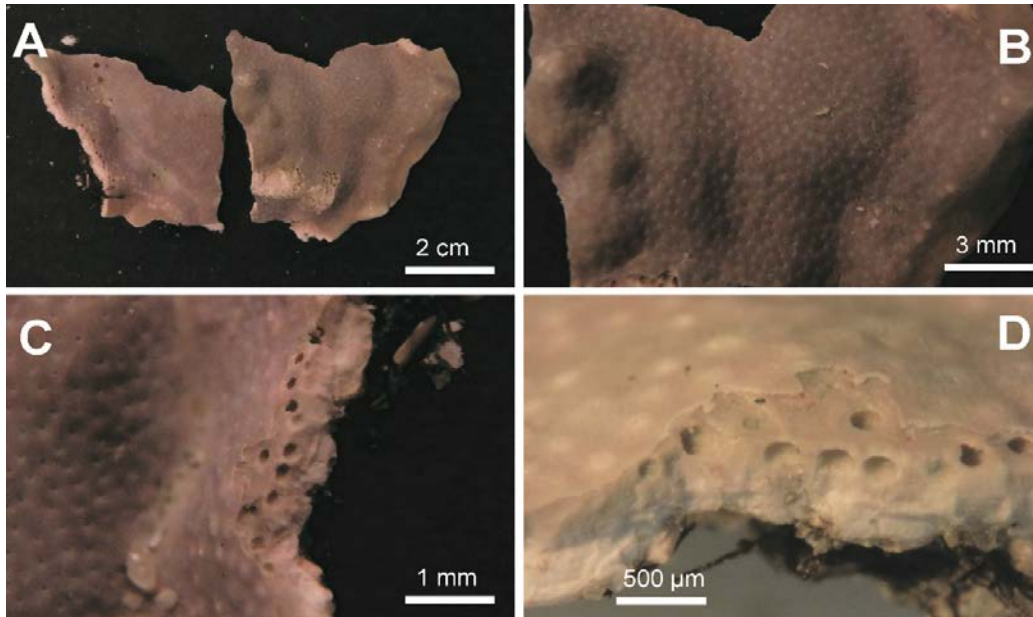


Figura 47. *Lithophyllum crouaniorum*. A-B. Talo en vista superficial con el margen delimitado. Superficie plana con conceptáculos en densos grupos rodeados por una aureola blanca. C-D. Conceptáculos con cámara redondeada.

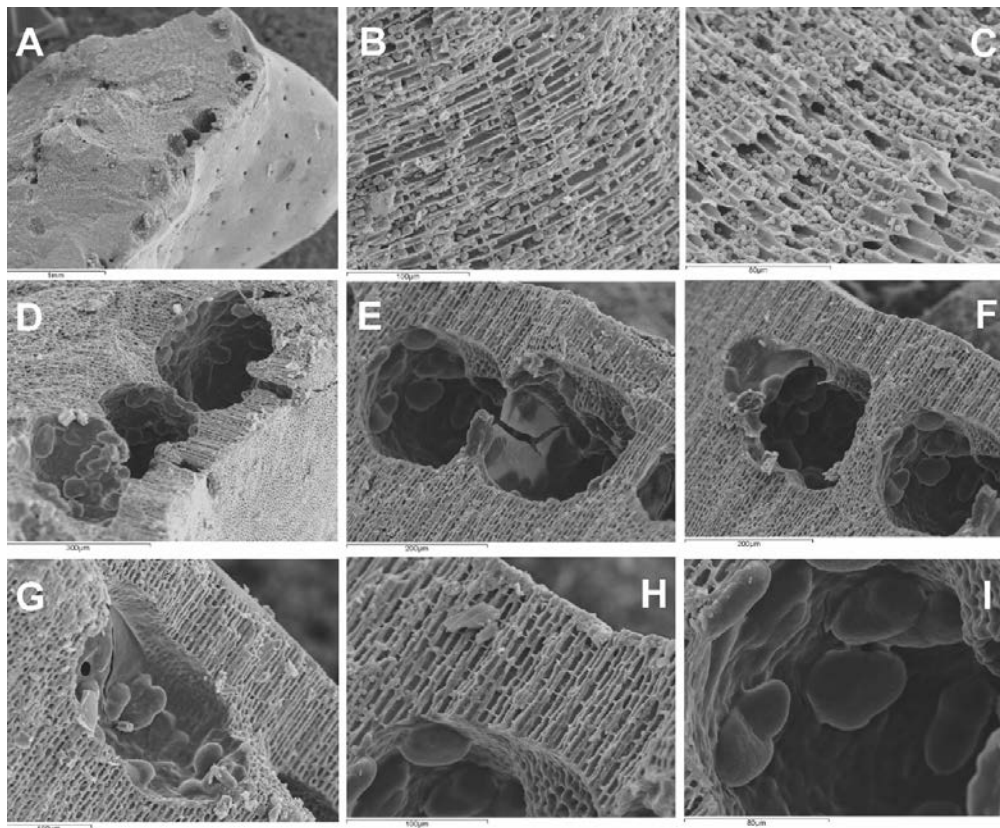


Figura 48. *Lithophyllum crouaniorum* (MEB). A. Talo en vista superficial. B-C. Talo dímero con células corticales alargadas, en empalizada. D. Conceptáculos en grupos con cámara redondeada y el canal del poro alargado y cilíndrico. E-G. Conceptáculos de bisporocistes con la cámara redondeada. H. Techo de la cámara con más de 5 células alargadas. I. Bisporocistes.

Reproducción: conceptáculos abundantes en grupos densos, vistos en superficie como discos blancos. Conceptáculos de tetrasporocistes con la forma redondeada de 100-160 μm de diámetro y 80-150 μm de altura, sin columela calcificada, con el canal del poro cilíndrico, alargado.

Hábitat: epífita sobre otras coralináceas, generalmente sobre *Lithophyllum* spp., desde el intermareal medio e inferior a primeros metros del submareal (3 m). Detectada en Islas Británicas sobre estipes de *Laminaria* spp., epilítica y epizoica.

Comentarios: debido a su crecimiento orbicular, su desarrollo sobre otras especies algales y sus conceptáculos rodeados por una aureola blanca se confunde con las especies *L. orbiculatum*, *Titanoderma laminariae* y *Phymatolithon lamii* (Irvine y Chamberlain 1994).

Lithophyllum hibernicum Foslíe

Fig. 49

Bibliografía de referencia: Irvine y Chamberlain (1994), Hernández-Kantún *et al.* (2015a, b), Vázquez-Ferreira y Peña (2016), Cormaci *et al.* (2017), Peña *et al.* (2018), Pezolesi *et al.* (2019), Athanasiadis (2020).

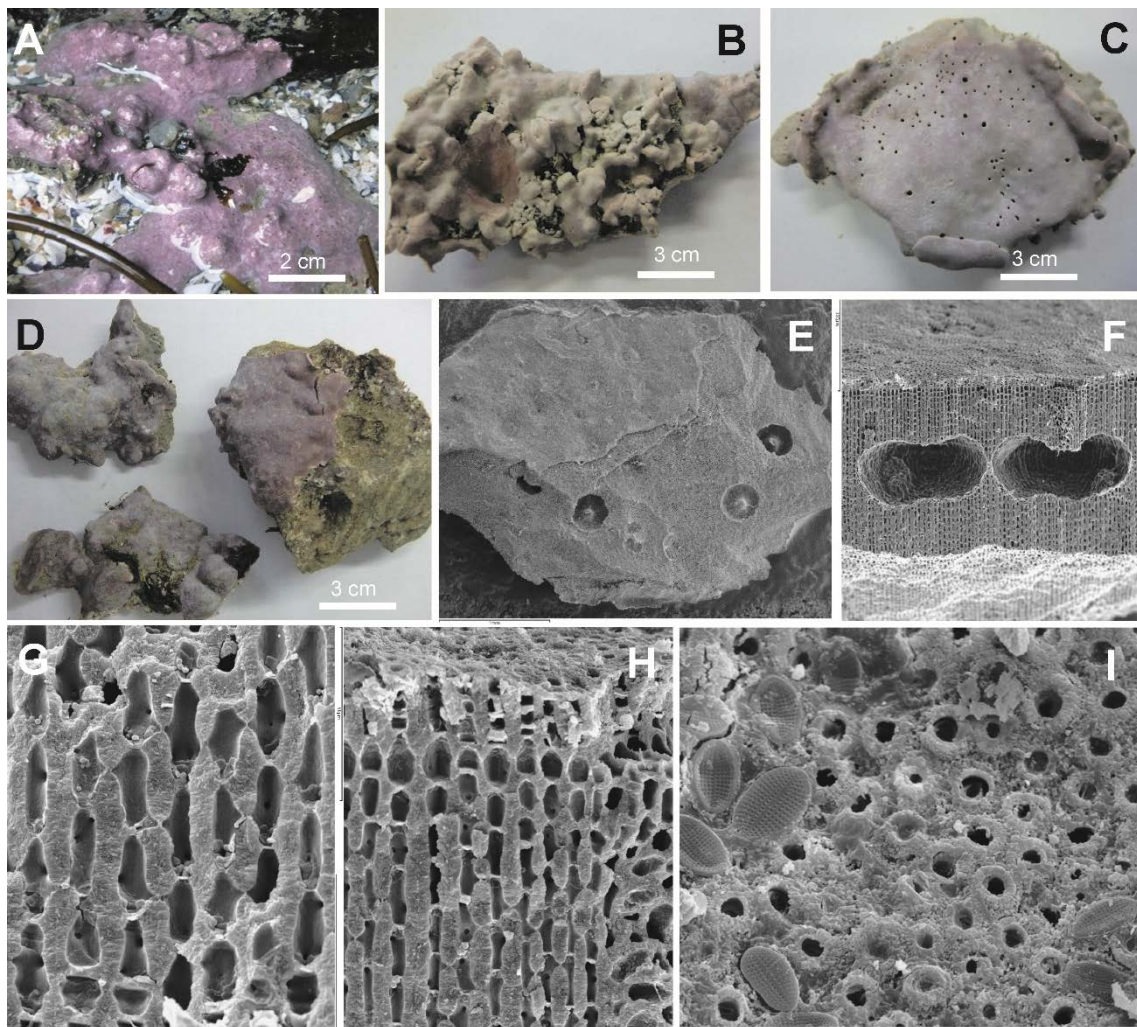


Figura 49. *Lithophyllum hibernicum*. **A.** Hábito en el intermareal inferior. **B-D.** Morfología variable de ejemplares en seco. Superficie plana o verrucosa. **E.** Talo en vista superficial con conceptáculos uniporados. **F.** Conceptáculos de tetrasporocistes. **G.** Células corticales conectadas por sinapsis secundarias. **H.** De una a tres capas de células epitalinas. Células iniciales subepitalinas redondeadas. **I.** Células con los bordes engrosados y elevados (vista superficial).

Descripción: talo incrustante, aunque en ocasiones libre, hasta 1-2 cm de espesor y alcanzando extensiones de > 20 cm. Inicialmente se desarrolla en forma de pequeños discos de 2-3 cm de diámetro y finalmente origina un denso retículo formado por la confluencia de los márgenes libres o confluyentes y la emergencia de crestas con aspecto de labio. Con la superficie plana y textura lisa, con los poros observados en superficie. En visión superficial presente células redondeadas, con los bordes engrosados y elevados. Organización dorsiventral con el talo dímero y una capa basal con células alargadas u ovoides, en ocasiones ensanchadas de 10-25 μm de diámetro y 7–20 μm de altura. Filamentos corticales de morfología alargada, con células 5-15 μm de diámetro y 10-30 μm de altura, con células conectadas por sinapsis secundarias. Presenta 2-3 capas de células epitalinas triangulares o planas o isodiamétricas (3-4 μm).

Reproducción: conceptáculos uniporados de emergentes a enterrados en el talo. La presencia de conceptáculos de tetrasporocistes es dominante. Conceptáculos de bisporocistes encontrados muy ocasionalmente. Conceptáculos de tetrasporocistes y bisporocistes uniporados oscila entre 200-400 μm de diámetro y 80-200 μm de alto, con tetrasporocistes de 30-85 μm de diámetro y 70-150 μm de altura. Bisporocistes más pequeños 20-40 μm de diámetro y 35-60 μm de altura. El canal del poro es tubular, con 8-23 células circundantes. Diámetro del canal del poro entre 40-55 μm . Todos los conceptáculos presentan columela calcificada. Gametófitos masculinos muy escasos y de carposporocistes no detectados.

Hábitat: epilítica, pero también epizoica en *Patella* spp., *Balanus* spp., *Mytilus* spp. y cascajo, en asociaciones con erizos y en ocasiones, formando rodolitos. También como epífitas sobre base y estipes de algas como *Cystoseira* spp., *Laminaria* spp. o bajo las praderas de *Zostera marina*. Intermareal medio a inferior, de manera más inusual en el submareal. Tanto en costas expuestas como protegidas, con mucha luz o en ambientes umbríos.

Comentarios: en Hernández-Kantún *et al.* (2015b) se demostró que el conocimiento respecto a estas especies de coralinas ha sido erróneo durante años y que el nombre *L. incrustans* ha sido mal empleado durante 60 años y que otro nombre para una especie muy común, *L. hibernicum* no se ha utilizado durante 90 años. Estos análisis de ADN definieron a *L. hibernicum* por: (i) costras epilíticas y epizoicas abundantes en charcas intermareales, a menudo como rodolitos intermareales, ocasionalmente presentes como rodolitos en el submareal o epifito sobre los rodolitos de *L. incrustans*, (ii) células epitalinas 3–4 μm de diámetro, (iii) canal del poro cilíndrico de cada cámara de los conceptáculos y (iv) bisporocistes de 30-40 μm de diámetro y 70–87 μm de altura y tetrasporocistes de 50–65 μm de diámetro y 90–150 μm de altura. Adicionalmente, las citas de *L. duckerae* de Cornwall (Irvine y Chamberlain 1994) fueron confirmadas como *L. hibernicum* en Hernández-Kantún *et al.* (2015a), ver Lugilde *et al.* (2021).

Lithophyllum incrustans Philippi

Fig. 50

Bibliografía de referencia: Philippi (1837), Adey y Adey (1973), Woelkerling (1983, 1988), Irvine y Chamberlain (1994), Harvey *et al.* (2009), Vázquez-Ferreira y Peña (2016), Hernández-Kantún *et al.* (2015a, b), Athanasiadis (2020).

Descripción: talo incrustante, libre en ocasiones, de 1 cm de espesor y hasta 10 cm de extensión. Presenta la superficie plana con emergencia de varias crestas labiales que confluyen con los márgenes confluyentes o libres y discoidales o engrosados y con numerosos poros de conceptáculos observables en superficie. En visión superficial presente células redondeadas con los bordes engrosados. Organización dorsiventral con el talo dímero con una capa de células basales rectangulares o cuadradas 10-25 μm de diámetro y 5-25 μm de largo. Varias capas de células corticales alargadas, en ocasiones ensanchadas de 5-15 μm de diámetro y 6–10 μm de

longitud. De 1-3 capas de células epitalinas triangulares o planas de 6-8 μm de diámetro y 3-4 μm de longitud. Con sinapsis secundarias presentes entre filamentos vegetativos contiguos.

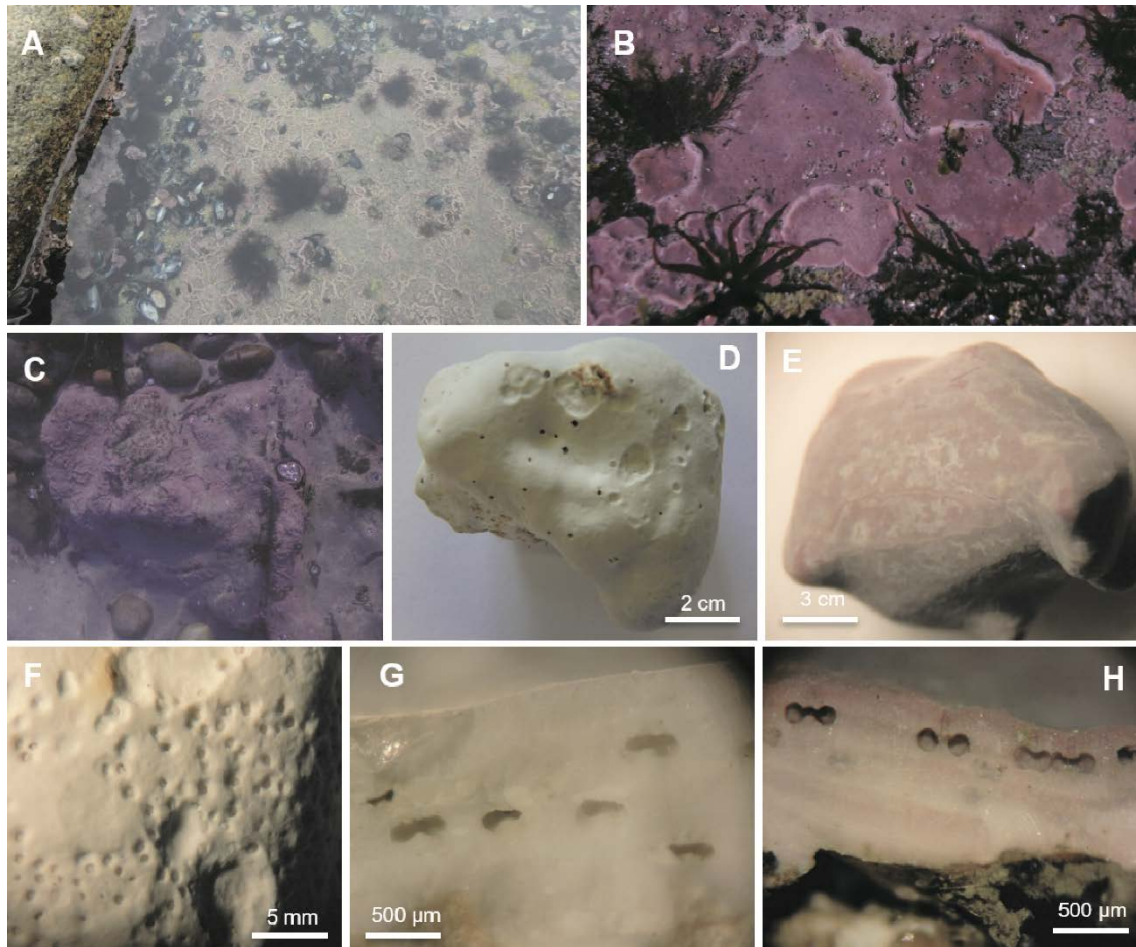


Figura 50. *Lithophyllum incrustans*. A-C. Hábito sobre roca en charcas del intermareal inferior y en el submareal somero, en C bajo influencia de arena. D-E. Talos en seco (D) con pérdida de la coloración debido a la conservación en formol (E) conservado sin formol. F. Conceptáculos inmersos en el talo y poros en superficie. G-H. Conceptáculos de bisporocistes, enterrados en el talo y con la columela calcificada.

Reproducción (Hernández-Kantún *et al.* 2015b): conceptáculos uniporados con forma acampanada o hemisférica, enterrados en el talo con el poro en superficie. Mayoritariamente conceptáculos de bisporocistes de 25-90 μm de diámetro y 40-170 μm de altura con bisporocistes de 40-45 μm de diámetro y 100-115 μm de altura. El canal del poro tiene forma triangular o cónica. Diámetro del canal del poro entre 40-50 μm . Todos los conceptáculos presentan columela calcificada. Gametófitos masculinos muy escasos.

Hábitat: generalmente epilíticas y mayoritariamente en el submareal (15 m). También es epífita en ocasiones sobre *Laminaria hyperborea* o epizoica en moluscos. Raramente encontrada en el intermareal inferior en la costa atlántica.

Comentarios: Hernández-Kantún *et al.* (2015b) caracterizaron esta especie por (i) ser mayoritariamente sublitoral, ocasionalmente en el intermareal inferior, a menudo encontrada como rodolito, pero también puede ser epilítica, epizoica o epífita, (ii) células epitalinas de 6-8 μm de diámetro (iii) el canal del poro de cada cámara de los conceptáculos es triangular/cónico o reducido en vista lateral (iv) conceptáculos de bisporocistes de 40-45 μm de diámetro y 100-115 μm de largo.

Lithophyllum nitorum W.H. Adey et P. Adey

Figs. 51-52

Bibliografía de referencia: Adey y Adey (1973), Irvine y Chamberlain (1994), Peña *et al.* (2018).

Descripción (Peña *et al.* 2018): talo de 4 cm de extensión y 500 μm (3 mm) de espesor, fuertemente adherido al sustrato, de tonalidad naranja, con la superficie lisa a granulosa. Organización dorsiventral dímera o monómera en costras muy adherentes, con la médula no coaxial. Una capa de células basales cuadrangulares 9-27 μm de diámetro y 10-30 μm de altura. Células corticales alineadas de 5-8 μm de diámetro y 6-14 μm de altura, unidas por sinapsis secundarias. La mayoría de las células epitalinas son aplanadas, de 7-8 μm de diámetro y 1-2 μm de altura, dispuestas en 1-2 capas. Células iniciales subepitalinas 3-10 μm de diámetro y 5-8 μm de altura, del mismo tamaño que las células subyacentes.

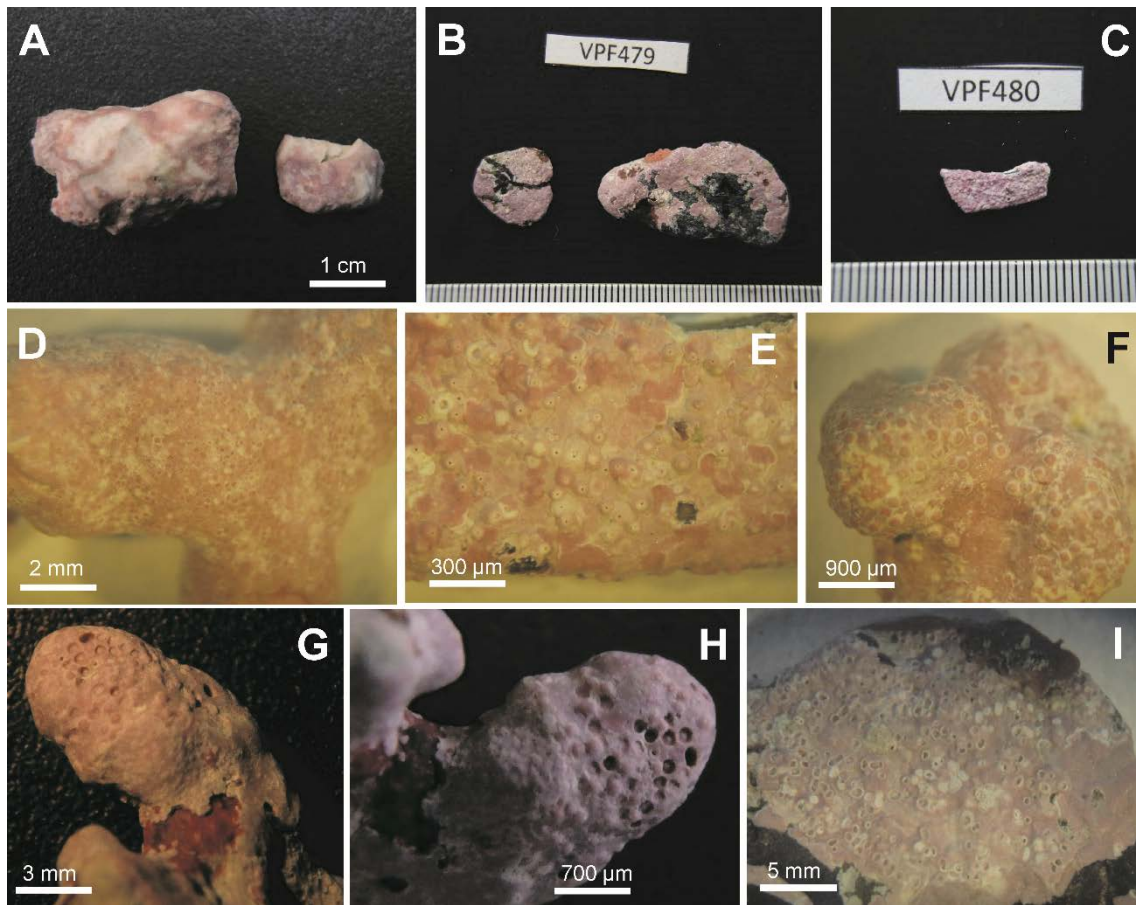


Figura 51. *Lithophyllum nitorum*. **A-C.** Talos costrosos creciendo sobre maerl. **D-F.** Costras sobre rodolitos, con superficie lisa a granulosa y conceptáculos emergentes. **G-I.** Conceptáculos senescentes, rodeados por un anillo blanco.

Reproducción (Peña *et al.* 2018): conceptáculos uniporados emergentes y rodeados por un anillo blanco. Los conceptáculos maduros se entierran en el talo y no se rellenan con nuevo tejido y con las cámaras elípticas de 180-290 μm de diámetro y 54-100 μm de altura. Cámara de los conceptáculos de tetrasporocistes de 250-400 μm de diámetro y 100-150 μm de altura. Un gametófito masculino localizado en Galicia presenta los conceptáculos con las cámaras más pequeñas de 84-87 μm de diámetro y 21-22 μm de altura, hasta 118 μm según Adey y Adey (1973). En Irvine y Chamberlain (1994) se localizaron conceptáculos de bisporocistes.

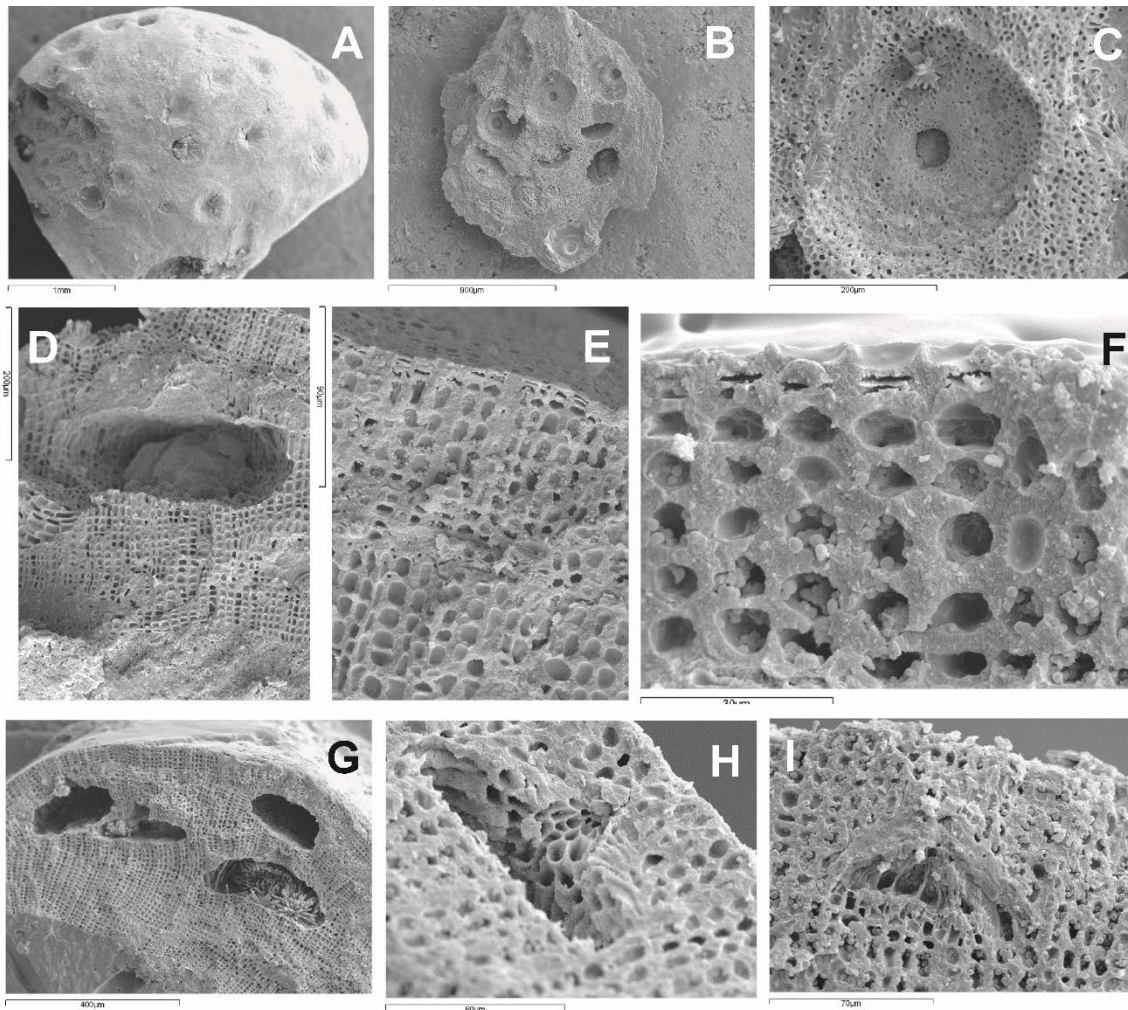


Figura 52. *Lithophyllum nitorum* (MEB). **A-B.** Talos de pequeño diámetro y espesor. **C.** Conceptáculo uniporado en vista superficial. **D.** Talo dímero con conceptáculo enterrado y vacío. **E-F.** Células corticales alineadas, con células iniciales subepitalinas redondeadas y 1-2 capas de células epitalinas aplanadas. **G.** Conceptáculos enterrados en el talo, vacíos, sin nuevo tejido. **H-I.** Detalle del canal de conceptáculos masculinos, vacíos y enterrados.

Hábitat: pequeñas costras sobre maerl muerto, guijarros asociados a fondos submareales de maerl (11-13 m, Peña *et al.* 2018). En Islas Británicas crece sobre roca, cascajo y *Lithothamnion sonderi*, hasta 40 m (Irvine y Chamberlain 1994).

Comentarios: de acuerdo a la literatura (Adey y Adey 1973; Irvine y Chamberlain 1994, Peña *et al.* 2018) la presencia de conceptáculos uniporados emergentes se considera un carácter morfológico útil para diferenciar a esta especie de *L. crouaniorum*, *L. bathyporum*, *L. hibernicum* o *L. incrustans* (Irvine y Chamberlain 1994, Hernández-Kantún *et al.* 2015a).

Lithophyllum orbiculatum (Foslie) Foslie

Fig. 53

Bibliografía de referencia: Ardré (1970), Adey y Adey (1973), Chamberlain *et al.* (1988, 1991a), Irvine y Chamberlain (1994), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Peña *et al.* (2018).

Descripción: talo incrustante (400-1000 µm de espesor), plano, irregularmente lobulado y con protuberancias y excrecencias. Cremiento orbicular, concéntrico o formando grandes extensiones (hasta 10 cm). Superficie lisa a granulosa debido a los conceptáculos emergentes y senescentes al envejecer. Margen delgado y ondulado, apenas sin excrecencias o crestas labiales. Organización dorsiventral dímera con una sola capa de células basales de mayor tamaño que las corticales,

cuadrangulares o redondeadas de 10-35 μm de diámetro y 10-30 μm de altura. Filamentos corticales con más de 15 células de altura (5-20 μm de diámetro y 10-25 μm de altura) unidas por sinapsis secundarias. De 1 a 6 capas de células epitalinas apuntadas, de 4-8 μm de diámetro y 3-10 μm de altura.

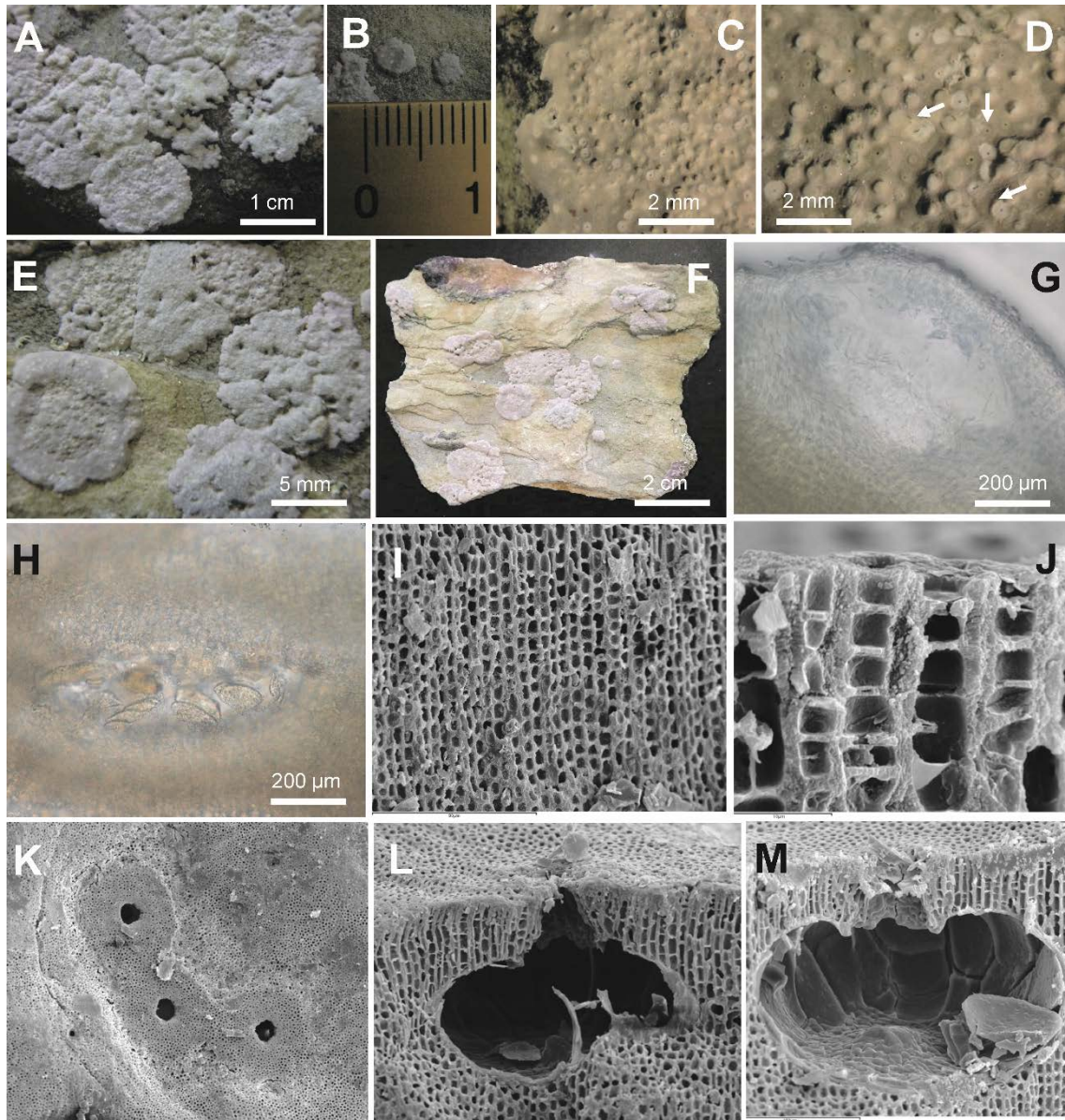


Figura 53. *Lithophyllum orbiculatum*. **A.** Talos incrustantes de cremiento. **B.** Ejemplares fértiles mayores de 4 mm de diámetro. **C-D.** Disposición de los conceptáculos, unos emergentes y otros senescentes. **E-F.** Hábito sobre roca con la superficie granulosa. **G-H.** Conceptáculo de carposporocistes (G) y de tetrasporocistes (H). **I.** Células corticales unidas por sinapsis secundarias. **J.** Capas de células epitalinas apuntadas. **K.** Poros de conceptáculos en vista superficial. **L-M.** Conceptáculos de tetrasporocistes con el canal del poro cónico. G-H (MO), I-M (MEB).

Reproducción: individuos jóvenes fértiles a $< 0,5$ mm de diámetro. Conceptáculos emergentes en superficie con el poro rodeado por un disco blanco. Conceptáculos de carposporocistes uniporados de 180-240 μm de diámetro y 65-110 μm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados redondeados a elípticos, de 200-100 μm de diámetro y 90-110 μm de alto, con el canal

del poro cónico, con columela filamentosa o la base de la cámara plana. Tetrasporocistes de 30-65 μm de diámetro y 40-100 μm de alto.

Hábitat: restringido al intermareal medio y superior, recubriendo las charcas intermareales. Generalmente es la especie que alcanza mayor altura en el nivel litoral. Especie fotófila con afinidad por zonas iluminadas, también en ambientes protegidos con influencia de agua dulce. En ocasiones solapada con *L. hibernicum*, *L. incrustans* y *Phymatolithon lenormandii*.

Comentarios: gran variabilidad morfológica observada en su superficie, lisa a granulosa, observada también en Irvine y Chamberlain (1994), debido al desarrollo de conceptáculos.

Lithophyllum sp.

Fig. 54

Bibliografía de referencia: Pardo *et al.* (2017).

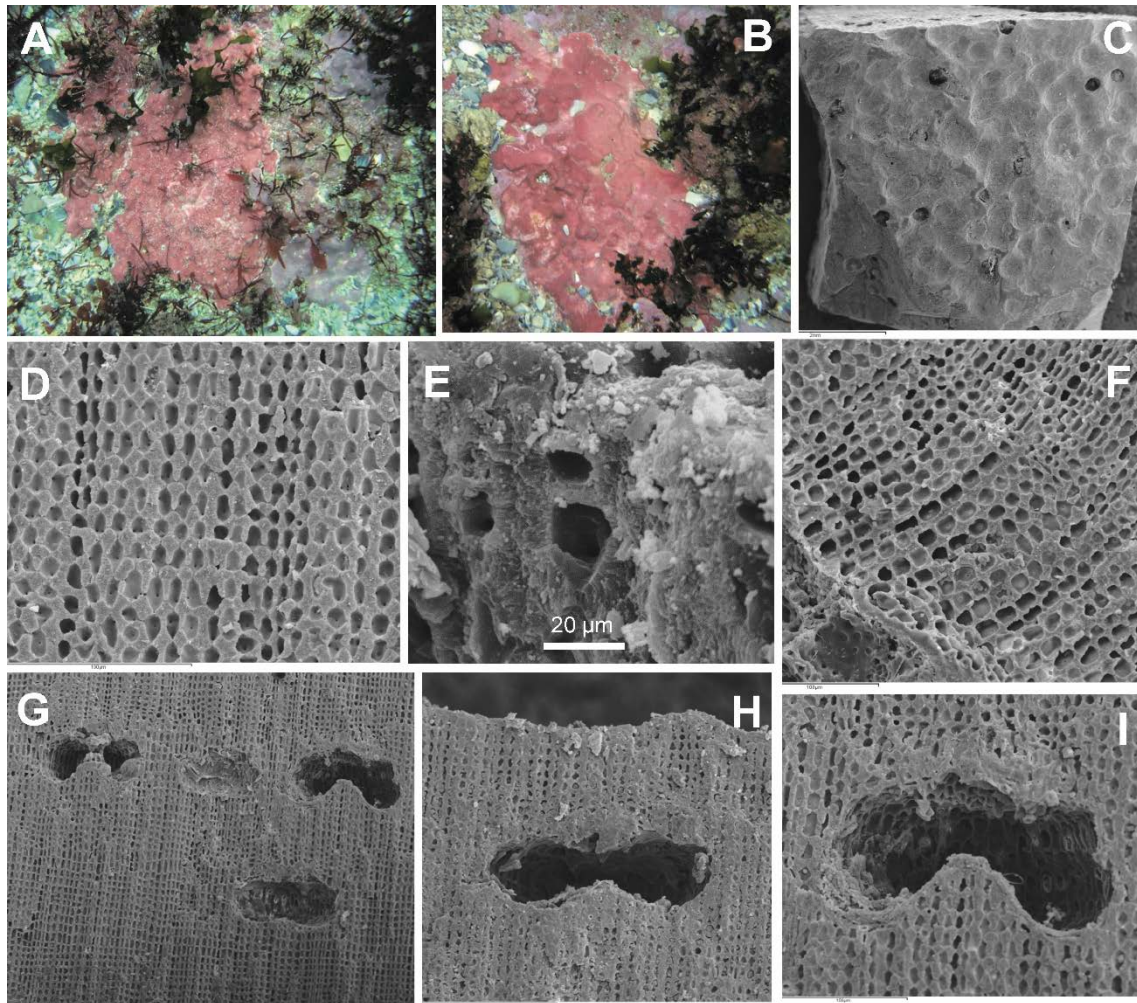


Figura 54. *Lithophyllum* sp. A-B. Hábito en el submareal. C. Vista superficial del talo con la superficie lisa y hendiduras. D. Células corticales alineadas lateralmente y unidas por numerosas sinapsis secundarias. E. Detalle de una célula epitalina y una célula inicial subepitalina. F. Células basales con filamentos corticales curvados hacia la superficie. G-I. Conceptáculos enterrados en el talo, con superficie distal plana y columela calcificada. C-I (MEB).

Descripción: talo incrustante, plano, con la superficie lisa con hendiduras y de 3-4 mm de espesor y de textura suave, color rosa a blanquecino. Organización dorsiventral con el talo dímero. Células en vista superficial redondeadas, con el borde engrosado. Una capa de células basales redondeadas, de 10-25 μm de diámetro y 15-30 μm de altura. Células corticales alineadas

lateralmente y alargadas, de 5-15 μm de diámetro y 25-40 μm de altura, unidas por numerosas sinapsis secundarias. De 1 a 3 capas de células epitalinas aplanadas o redondeadas de 2-6 μm de diámetro y 3-9 μm de altura. Células iniciales subepitalinas alargadas, de 4-12 μm de diámetro y 5-15 μm de altura.

Reproducción: conceptáculos de tetrasporocistes con la cámara alargada, de 120-280 μm de diámetro y 80-150 μm de altura, enterrados en el talo, huecos y rodeados en superficie por discos redondeados blancos con un poro central, con la superficie distal generalmente plana, en algunos casos abombada y desarrollando una columela filamentosa calcificada.

Hábitat: epilítica en el submareal (1-8 m).

Comentarios: una secuencia de Barizo, A Coruña coincidente al 100% con *Lithophyllum* sp. 3 de otra de Illa de Ons, Pontevedra de Pardo *et al.* (2017). Estas secuencias coinciden con otras dos en Vizcaya, País Vasco, una en Muskiz, Vizcaya y otra en Astondo (pers. Com. V. Peña). Se distingue morfológicamente y molecularmente de las especies de *Lithophyllum* conocidas por el momento.

Titanoderma Nägeli

Titanoderma corallinae (P. Crouan *et* H. Crouan) Heydrich

Fig. 55

Bibliografía de referencia: Crouan y Crouan (1867), Heydrich (1897), Woelkerling. (1988), Chamberlain (1991b), Woelkerling y Campbell (1992), Irvine y Chamberlain (1994), Kjøsterud (1997), Harvey *et al.* (2005, 2009), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013).

Descripción: talo orbicular de superficie plana y textura lisa, 1-3 mm de extensión y 100-350 μm de espesor. Discos parcialmente libres sobre el hospedador, en ocasiones con el margen soldado, internamente formados por dos capas celulares. En sección transversal organización dorsiventral dímica, con una capa de células basales sinuosas, de 10-25 μm de diámetro y 15-80 μm de altura. Filamentos corticales formados por 10-20 células alargadas o redondeadas de 10-25 μm de diámetro y 10-40 μm de altura. Células de los filamentos más o menos alineadas lateralmente, con las células reduciéndose en altura y diámetro hacia la superficie. Una capa de células epitalinas redondeadas y/o aplanadas 5-15 μm de diámetro y 3-7 μm de altura. Uniones entre células de los filamentos por sinapsis secundarias, sin fusiones celulares.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados cónicos, de 65-145 μm de diámetro y 55 μm de altura, con espermatocistóforos en la base de la cámara. Conceptáculos de bisporocistes uniporados < 250 μm de diámetro y 70-140 μm de altura, con la columela filamentosa e inmersos al menos 6 capas desde la superficie, (hasta 9-10). Canal del poro cónico Irvine y Chamberlain (1994) observaron conceptáculos de carposporocistes uniporados de 160-250 μm de diámetro y 95-135 μm de altura, con una célula de fusión pequeña o filamentos gonimoblásticos periféricos formados por cuatro células.

Hábitat: epifitando principalmente a *Corallina officinalis*, pero también a *Ellisolandia elongata*, *C. berteroi*, *Jania*, *Chondrus crispus*, *Bifurcaria bifurcata*, *Gongolaria baccata*, etc., desde el intermareal al submareal (20 m). Localizada como epilítica y epizoica en otros territorios (Irvine y Chamberlain 1994, Farr *et al.* 2009). Especie perenne que se reproduce entre octubre y marzo (Irvine y Chamberlain 1994).

Comentarios: Adey y Adey (1973) e Irvine y Chamberlain (1994) encontraron que las plantas masculinas son el doble de abundantes que las femeninas. Según Woelkerling y Campbell (1992), tricocitos tipo *Neogoniolithon* observables en vista superficial.

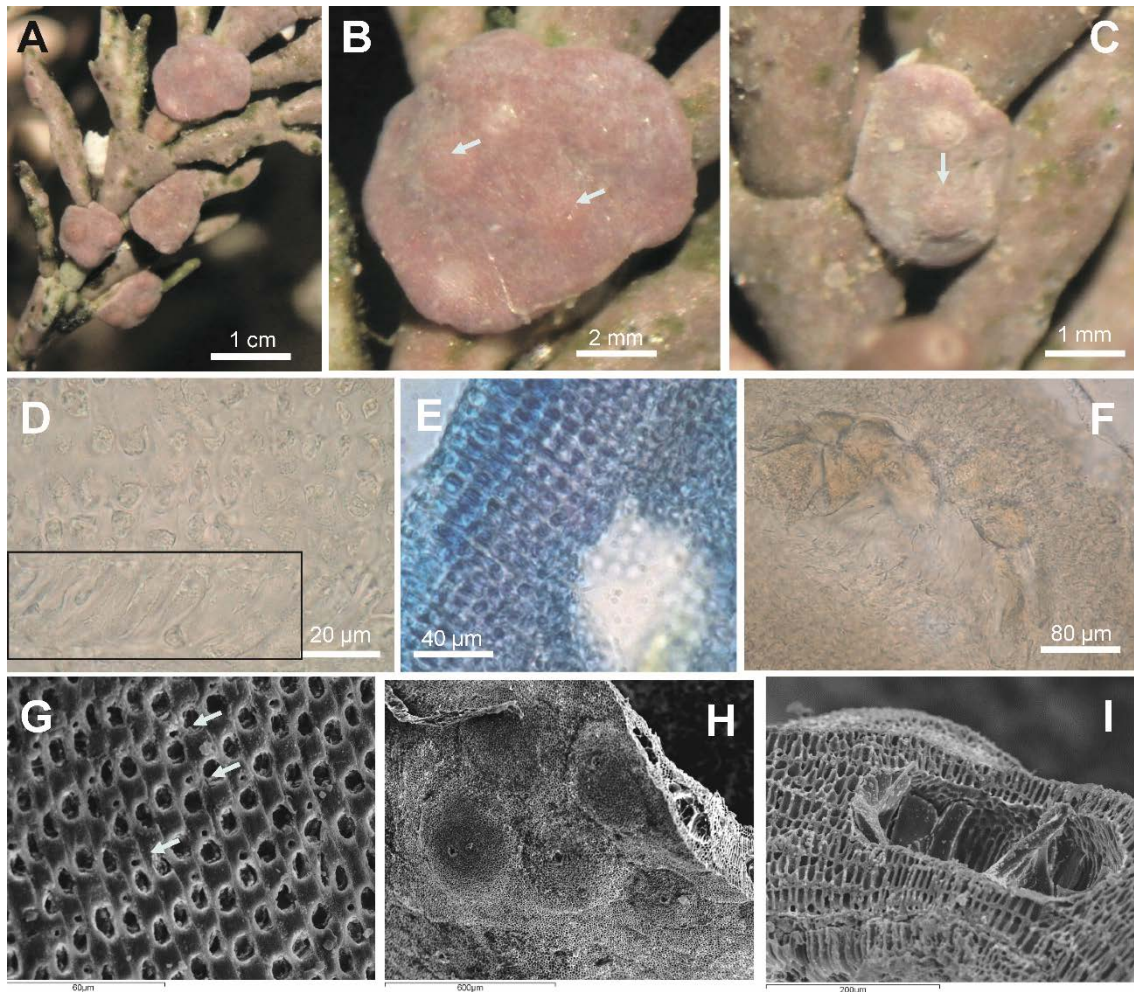


Figura 55. *Titanoderma corallinae*. **A.** Hábito epífito sobre *Ellisolandia elongata*. **B-C.** Conceptáculos inmersos en la superficie del talo (flechas). **D.** Capa de células basales sinuosas y en empalizada. **E-F.** Conceptáculos inmersos en el talo más de seis capas (9), (E) material descalcificado y con tinción azul de anilina mostrando células alineadas, con una capa de células epitalinas aplanadas. (F) Conceptáculos de bisporocistes. **G.** Células en vista superficial con tricocitos (flechas). **H.** Conceptáculos ligeramente emergidos a hundidos. **I.** Sección del talo con células alineadas y conceptáculo inmerso. D-F (MO), G-I (MEB).

Titanoderma laminariae (P.L. Crouan et H.M. Crouan) Y.M. Chamberlain

Fig. 56

Bibliografía de referencia: Hamel y Lemoine (1953), Chamberlain (1991b), Woelkerling y Campbell (1992), Irvine y Chamberlain (1994).

Descripción: pequeñas costras débilmente adheridas al sustrato formando capas imbricadas, con la superficie lisa y el margen libre o soldado, en ocasiones engrosado, de 150-450 μm . Múltiples talos con frecuencia fragmentados sobre la superficie del hospedador. Células en visión superficial tipo *Pneophyllum*. Organización dorsiventral dímica, con el margen formado por dos capas celulares. Una capa de células basales en empalizada, sinuosas y oblicuas, de 8-15 μm de diámetro y 10-60 μm de altura. De 2-5 capas de células corticales alineadas lateralmente, rectangulares y/o alargadas, de 8-15 μm de diámetro y 10-35 μm de altura, conectadas por sinapsis secundarias. Células epitalinas redondeadas de 3-8 μm de diámetro y 5-13 μm de altura.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados cónicos, de 75-150 μm de diámetro, 40-100 μm de altura, con un espiráculo y con espermatocistóforos en la base de la cámara.

Conceptáculos de carposporocistes uniporados redondeados o elípticos, 125-250 μm de diámetro, 120-200 μm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados redondeados a elípticos, de 150-300 μm de diámetro y 80-200 μm de altura, inmersos 4-6 capas.

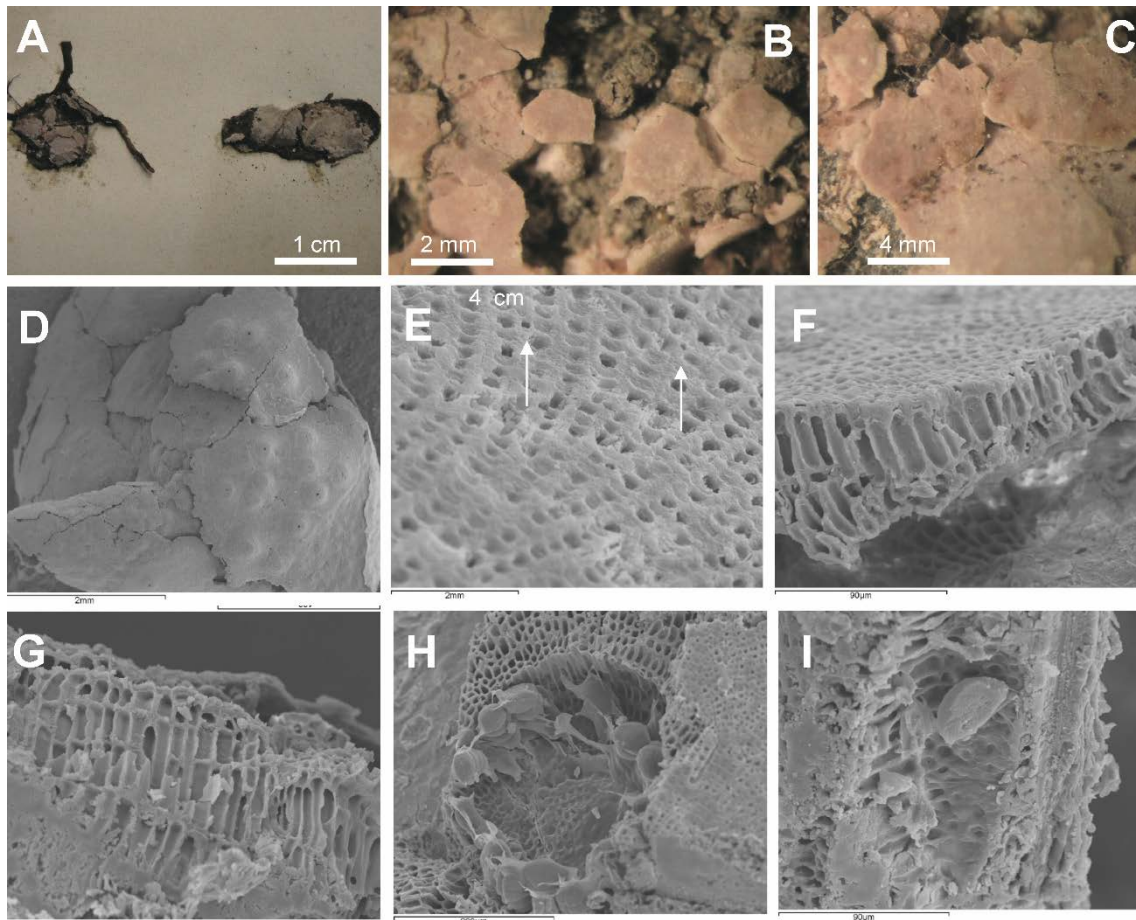


Figura 56. *Titanoderma laminariae*. **A.** *S Laminaria* sp. Herbario COI. **B-C.** Talos frágiles fragmentados. **D.** Talo en vista superficial. **E.** Células epitalinas en vista superficial tipo *Pneophyllum*, con tricocitos (flechas). **F-G.** Células basales sinuosas, en empalizada y células corticales rectangulares, alineadas lateralmente. **H-I.** Conceptáculos de tetrasporocistes, inmersos en superficie 2-3 capas celulares. D-I (MEB).

Hábitat: desde el intermareal medio hasta el submareal. Común sobre: *Chondrus crispus*, *Corallina* spp., *Cystoseira* spp., *Jania* spp. *Laminaria* spp., *Phyllophora crispa*, *Ulva* spp., etc.

Comentarios: según Irvine y Chamberlain (1994) conceptáculos de carposporocistes con una célula de fusión ancha y filamentos gonimoblásticos de hasta 4 células, desarrollándose en la base de la cámara. Tricocitos observados por Woelkerling y Campbell (1992).

Titanoderma pustulatum (Lamouroux) Nägeli

Figs. 57-58

Bibliografía de referencia: Dawson (1960), Bressan (1974), Chamberlain (1991b), Woelkerling y Campbell (1992), Irvine y Chamberlain (1994), Bressan y Babbini (2003), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017).

Descripción: talo robusto, orbicular o irregular (250-700 μm de espesor) con margen libre o soldado. Superficie lisa, en ocasiones granulosa debido a los conceptáculos emergentes. Células en visión superficial en ocasiones con el borde engrosado. Organización dorsiventral con el talo dímero, con el margen formado por dos capas celulares. Una capa de células basales en

empalizada sinuosas y oblicuas, de 10-30 μm de diámetro y 20-150 μm de altura. De 4 a 13 capas de células corticales en empalizada, alargadas y rectangulares, alineadas horizontalmente, de 5-25 μm de diámetro y 17-100 μm de altura, conectadas por sinapsis secundarias. De 1 a 2 capas de células epitalinas redondeadas o aplanadas de 3-8 μm de diámetro y 3-10 μm de altura.

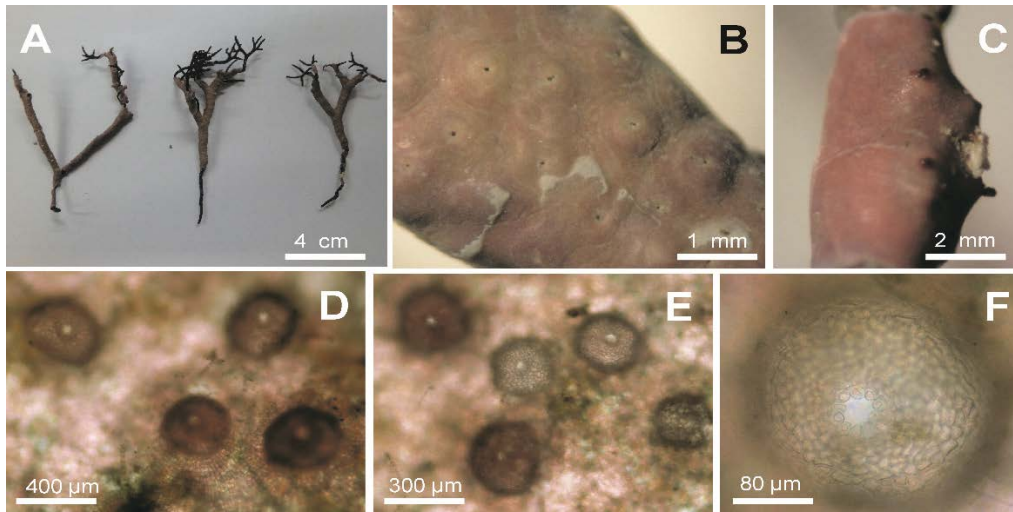


Figura 57. *Titanoderma pustulatum*. **A.** Talos sobre *Chondrus crispus*. **B-C.** Conceptáculos en la superficie del talo, de emergentes a inmersos. **D-E.** Conceptáculos, algunos con techo elevado. **F.** Detalle del poro, con pequeñas células circundantes o papilas. D-F (MO).

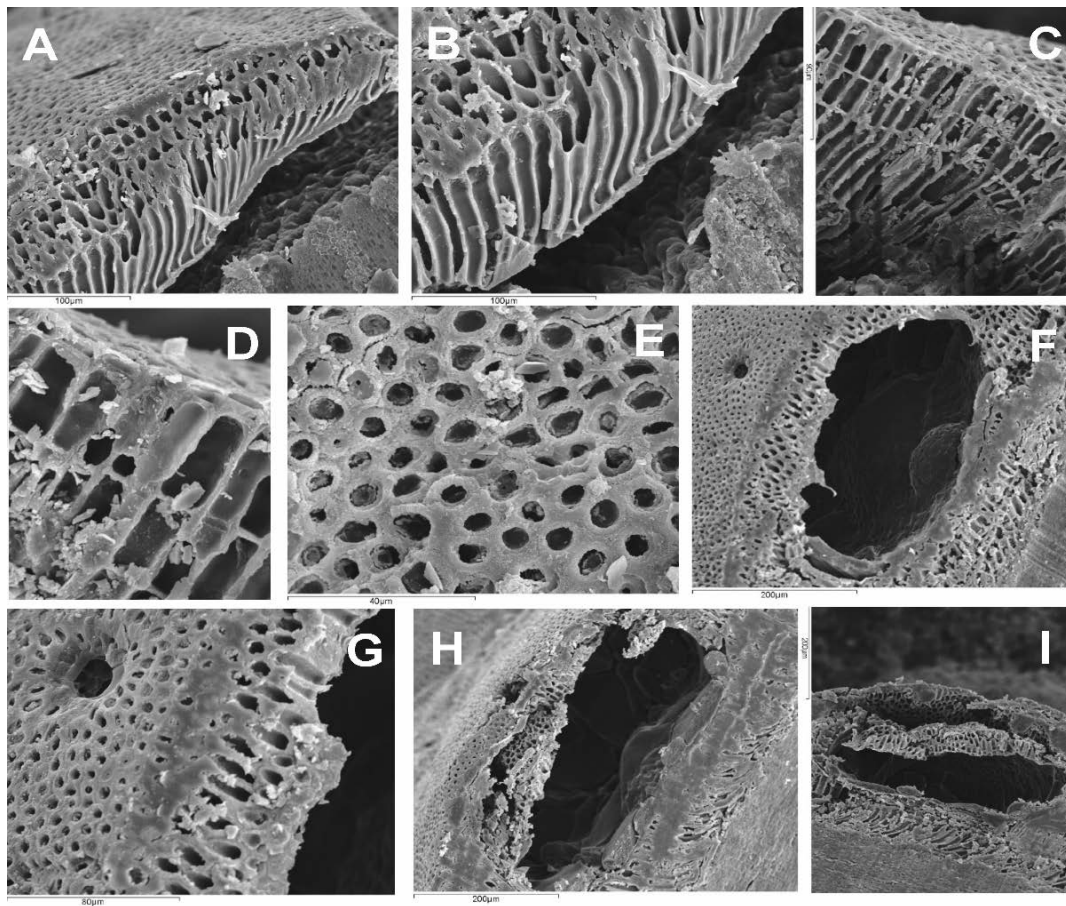


Figura 58. *Titanoderma pustulatum* (MEB). **A.** Organización dorsiventral dímera. **B.** Una sola capa de células basales sinuosas y oblicuas. **C.** Células corticales alargadas, en empalizada. **D.** Células epitalinas aplanadas y células iniciales subepitalinas alargadas. **E.** Células en vista superficial con el borde engrosado. **F-I.** Conceptáculos de bisporocistes, inmersos 2-3 capas (G).

Reproducción: conceptáculos de bisporocistes uniporados inmersos 2-3 capas celulares, de 250-400 µm de diámetro y 100-250 µm de altura. Con una columela ligera a fuertemente desarrollada. Poros con pequeñas células circundantes o papilas. En el Mediterráneo se detectaron talos con bisporocistes y tetrasporocistes (Bressan 1974).

Hábitat: epífita mayoritariamente sobre *Corallina officinalis*, *Ellisolandia elongata*, *Jania* spp., *Gongolaria baccata*, *Chondrus crispus*, *Gelidium* spp., *Gigartina pistillata*, *Laminaria* spp., *Mastocarpus stellatus*, *Pterocladia capillacea*, *Rhodomenia pseudopalmata* y *Sargassum muticum*. Intermareal inferior a submareal superficial (10 m), junto a *Melobesia membranacea*. También epizoica sobre *Mytilus galloprovinciales* y *Balanus* spp.

Comentarios: variabilidad morfológica detectada en el espesor por Chamberlain (1991b).

Titanoderma pustulatum var. *confine* (P. et H. Crouan) Y.M. Chamberlain

Fig. 59

Bibliografía de referencia: Chamberlain (1991b), Irvine y Chamberlain (1994), Kjøsterud (1997).

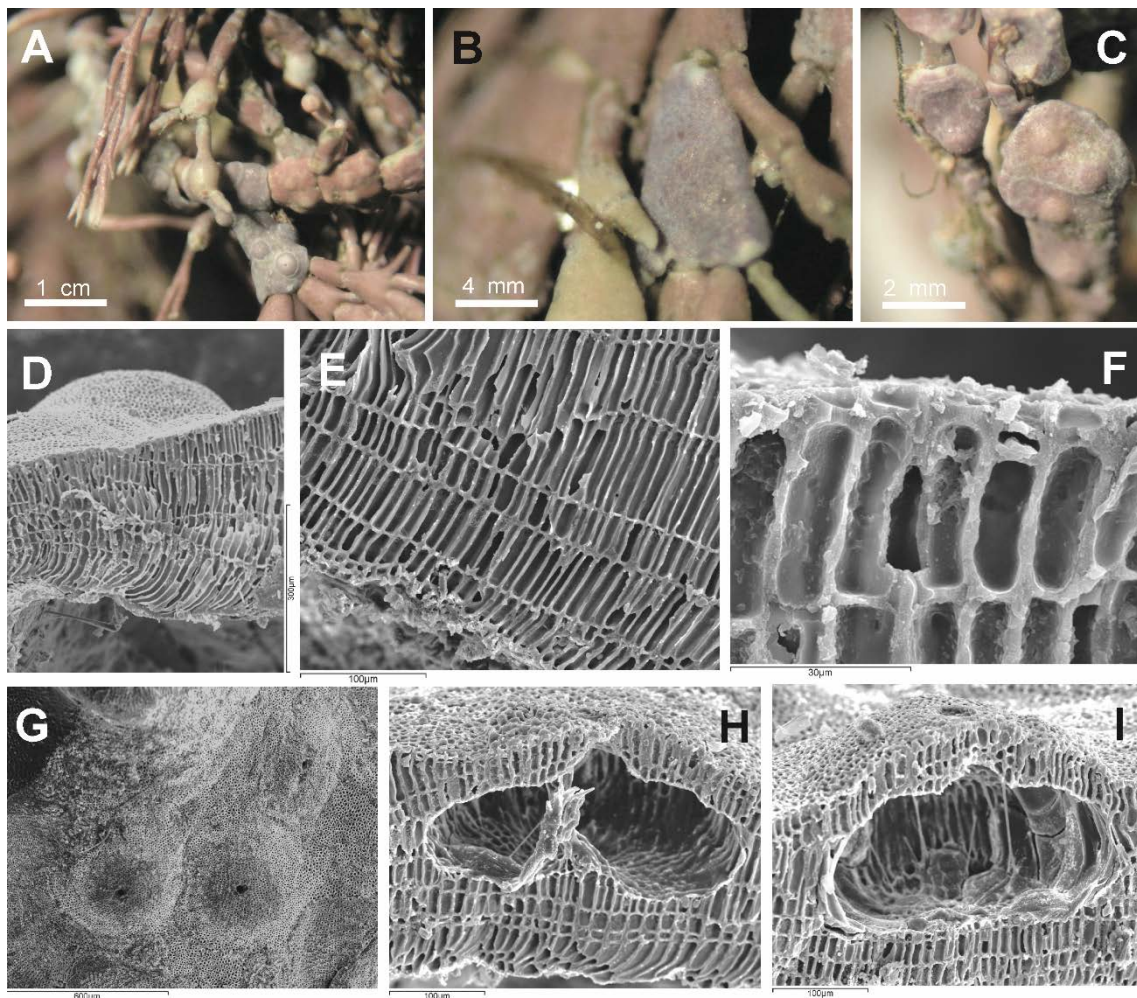


Figura 59. *Titanoderma pustulatum* var. *confine*. A-B. Superficie del talo con tonalidad púrpura brillante sobre *Jania* sp. C. Conceptáculos emergentes en el talo. D. Organización dorsiventral dímica. E. Células epitalinas y capa basal de células en empalizada. F. 1-2 capas de células epitalinas con células iniciales subepitalinas alargados. G. Conceptáculos emergidos a inmersos. H-I. Conceptáculos de bisporocistes, inmersos al menos 2-4 capas en la superficie del talo. D-I (MEB).

Descripción: talos orbiculares a irregulares, de 100-900 μm de espesor, con el margen libre a soldado, con la superficie plana a irregular por los conceptáculos senescentes. Tonalidad púrpura brillante. Organización dorsiventral dímera, con el margen biestratificado. Una sola capa de células basales en empalizada, sinuosas y oblicuas, de 10-30 μm de diámetro y 40-170 μm de altura. De 5 a 20 capas de células, las corticales alargadas y rectangulares de 5-25 μm de diámetro y 20-100 μm de altura, alineadas horizontalmente y en empalizada unidas por sinapsis secundarias. De 1 a 2 capas de células epitalinas aplanadas, 3-6 μm de diámetro y de 5-10 μm de altura, con las células iniciales subepitalinas alargadas.

Reproducción: conceptáculos de bisporocistes inmersos 2-4 capas por debajo de la superficie, 80-160 μm de diámetro y 90-220 μm de altura. Canal del poro cónico con la base de 30-50 μm de diámetro. En ocasiones con la base plana o desarrollando columela calcificada.

Hábitat: epífita de *Chondrus crispus*, *Pterocliadiella capillacea*, *Jania* spp. y *Corallina* spp. en el intermareal inferior y submareal.

Comentarios: tricocitos encontrados por (Suneson 1943, CHAMBERLAIN 1991b, Kjøsterud 1997).

METAGONIOLITHOIDEAE H.W. Johansen

Harveylithon A. Rösler, Perfectti, V. Peña et J.C. Braga

Harveylithon samoëense (Foslie) A. Rösler, Perfectti, V. Peña et J.C. Braga

Fig. 60

Bibliografía de referencia: Irvine y Chamberlain (1994), Rösler *et al.* (2016).

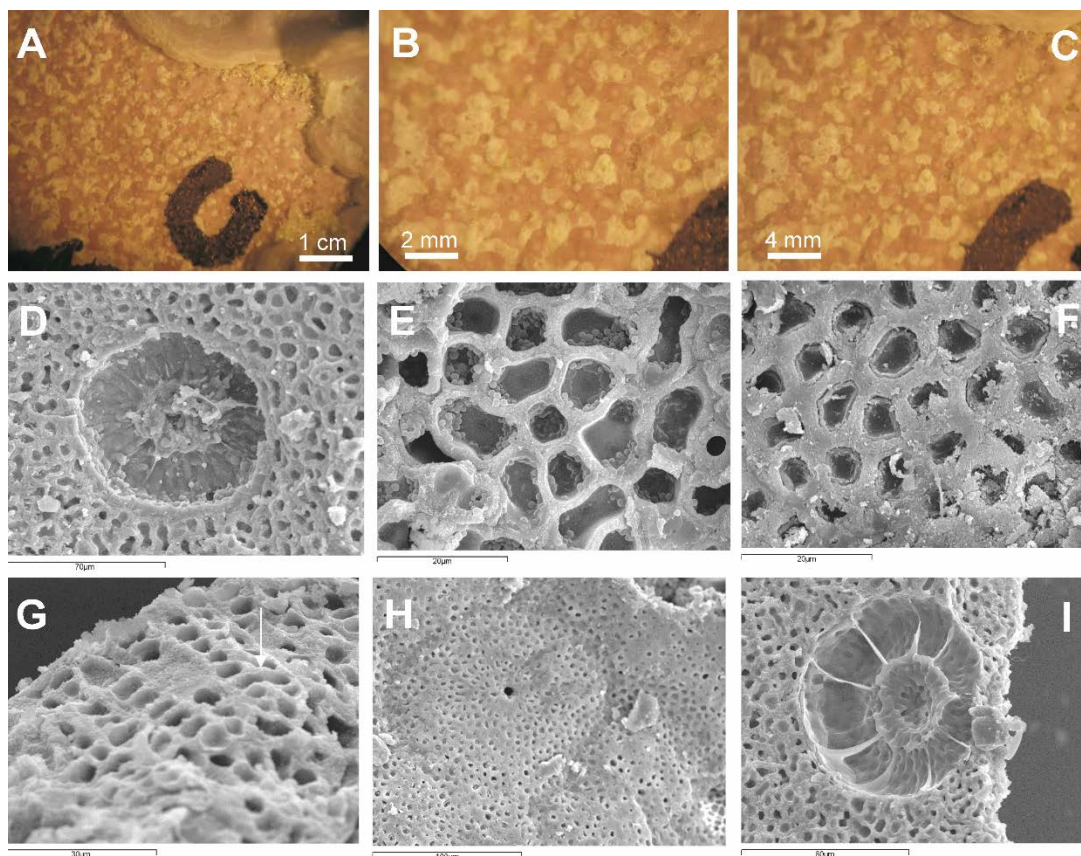


Figura 60. *Harveylithon samoëense*. A-C. Talos epilíticos en vista superficial con conceptáculos superficiales. D. Techo de conceptáculos uniporados vistos desde la parte inferior. E-F. Células en vista superficial, tipo *Phymatolithon*. G. Talos formados por más de dos capas (8-10), células. H. Talos formados por más de dos capas (8-10), células. I. Talos formados por más de dos capas (8-10), células.

iniciales subepitalinas ensanchadas, con filamentos vegetativos contiguos conectados por fusiones celulares. **H-I.** Conceptáculos uniporados, (I) visto desde la parte inferior. D-I. (MEB).

Descripción: talo incrustante, imbricado, de 4 mm de extensión y < 200 μm de espesor. Superficie plana y textura granulosa, de tonalidad rosa-violeta. En vista superficial células tipo *Phymatolithon*. En sección transversal talo monómero y formado por hasta 10 capas de células corticales unidas por fusiones celulares, con la médula no coaxial, de 7-18 μm de diámetro y 5-12 μm de alto. Una capa de células epitalinas aplanadas a redondeadas. Células iniciales subepitalinas ensanchadas, de mayor tamaño que las células subyacentes.

Reproducción: conceptáculos uniporados hundidos, en grupos, sin estructuras especializadas alrededor del poro, con la cámara redondeada, 70-150 μm de diámetro y 50-130 μm de alto.

Hábitat: epilítica en el intermareal inferior.

Comentarios: según Maneveldt (2015) se caracteriza por presentar talos monómeros con núcleo ventral plumoso, tricocitos comunes, individuales o en pequeñas filas verticales en superficie o enterrados en el talo. Se diferencia por el techo de los conceptáculos de tetrasporocistes y carposporocistes que comprende una célula epitalina sustentada por una célula columnar característica, generalmente una célula basal más pequeña. Algunos caracteres de esta especie coinciden con *H. sargassi* (células iniciales subepitalinas grandes, más de dos capas celulares, etc.), pero esta última es epífita.

HAPALIDIALES W.A. Nelson, J.E. Sutherland, T.J. Farr *et* H.S. Yoon

HAPALIDIACEAE J.E. Gray

CHOREONEMATOIDEAE Woelkerling

Choreonema F.Schmitz

Choreonema thuretii (Bornet) F. Schmitz

Fig. 61

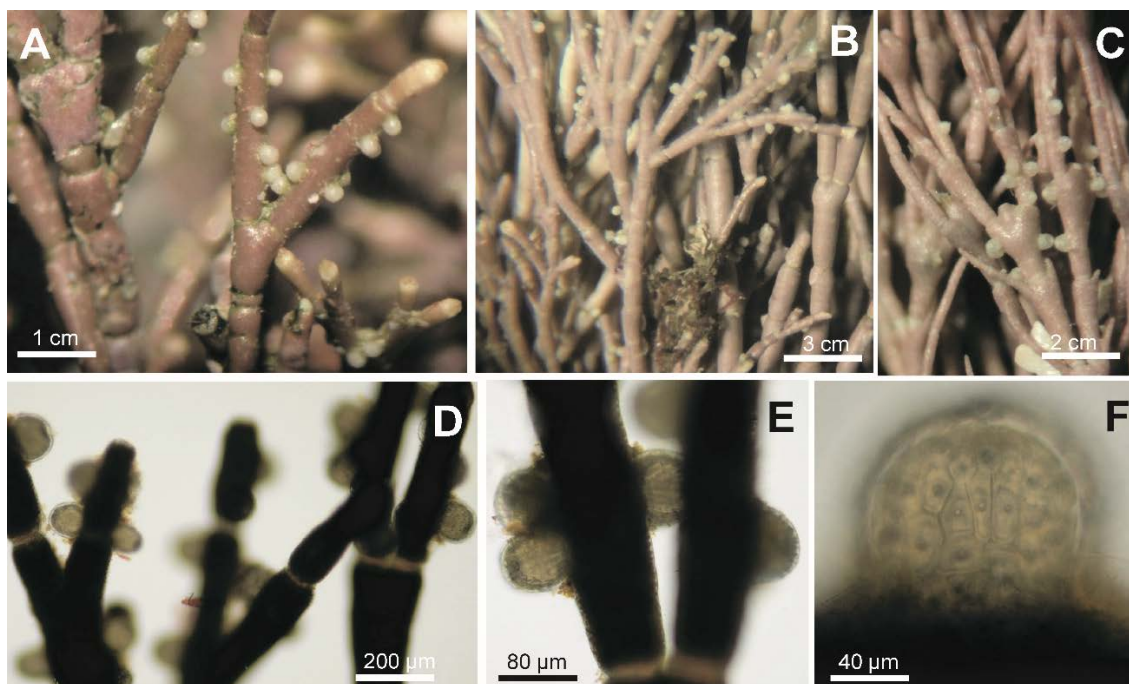


Figura 61. *Choreonema thuretii*. A-C. Detalle del talo sobre ejes, ramas y conceptáculos de *Jania* sp. D-F. Detalle del talo con células en vista superficial (MO).

Bibliografía de referencia: Minder (1910), Abbott y Hollenberg (1976), Cabioch (1980), Johansen (1981), Afonso-Carrillo *et al.* (1986), Woelkerling (1987, 1988), Irvine y Chamberlain (1994), Broadwater y Lapointe (1997), Broadwater *et al.* (2002), Harvey *et al.* (2003), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013).

Descripción: talo consistente en un simple conceptáculo exterior y un talo endofítico muy reducido formando una capa de filamentos simples por debajo del conceptáculo. Células corticales, de 5-20 μm de diámetro y de 5-35 μm de altura, sin sinapsis secundarias ni fusiones celulares. Ocasionalmente con células lenticulares o epitalinas presentes (1-4).

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados esféricos (50-70 μm de diámetro y 40-70 μm de altura), con espermatocistóforos por toda la superficie interior del conceptáculo. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados, con una única abertura al exterior bajo la que se encuentra una placa multiporada. Conceptáculos de tetrasporocistes de 75-110 μm de diámetro y 60-110 μm de altura.

Hábitat: semiendofita de *Jania* spp., desde el intermareal medio al submareal (10 m), tanto en zonas protegidas como expuestas al oleaje.

Comentarios: algunos autores (Johansen 1981, Irvine y Chamberlain 1994) interpretan las células lenticulares como células epitalinas. Conceptáculos de bisporocistes observados en California por Abbott y Hollenberg (1976).

MELOBESIOIDEAE Bizzozero

Melobesia J.V.Lamouroux

Melobesia membranacea (Esper) J.V. Lamouroux

Fig. 62

Bibliografía de referencia: Dawson (1960), Lebednik (1977), Chamberlain (1984, 1985b), Irvine y Chamberlain (1994), Bressan y Babbini (2003), Woelkerling y Chamberlain (2007), Poletto *et al.* (2014).

Descripción: talo orbicular, con la superficie plana, de 1-3 cm de extensión, delgado, de 50-100 μm de espesor, confluyente y con el margen entero y continuo. Células en vista superficial tipo *Pneophyllum*. Organización dorsiventral dímera con una capa basal de células de 3-10 μm de diámetro y 5-20 μm de altura. 5-7 capas de células corticales 4-10 μm de diámetro y 5-15 μm de altura. Células epitalinas triangulares o elípticas 2-7 μm de diámetro y 3-8 μm de altura. Disco germinativo no observado, compuesto por 56 células centrales según Irvine y Chamberlain (1994) pero no observado.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados en forma de cúpula 50-130 μm de diámetro y 25-60 μm de altura, con el techo 15-30 μm de espesor. Conceptáculos de carposporocistes uniporados en forma de cúpula 70-160 μm de diámetro y 45-90 μm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes multiporados, hemisféricos o cónicos, observables en vista superficial con un centro oscuro característico, 80-200 μm de diámetro, 40-80 μm de altura y con el techo formado por 2-3 capas celulares, de 5-25 μm de espesor. Tetrasporocistes zonados, pero en ocasiones cruciados o bisporocistes según Irvine y Chamberlain (1994).

Hábitat: epífita principalmente pero también epilítica y epizoica. Desde el intermareal medio, al sublitoral (20 m). Detectada sobre *Corallina officinalis*, *Chondrus crispus*, *Ericaria selaginoides*, *Dictyota dichotoma*, *Ellisolandia elongata*, *Gracillaria gracilaris*, *Laminaria* spp., *Jania* spp., *Mastocarpus stellatus*, *Osmundea pinnatifida*, *Phyllophora crispa*, *Plocamium cartilagineum*, *Pseudopolyides furcellatus*, *Gongolaria baccata*, *Ulva rigida*.

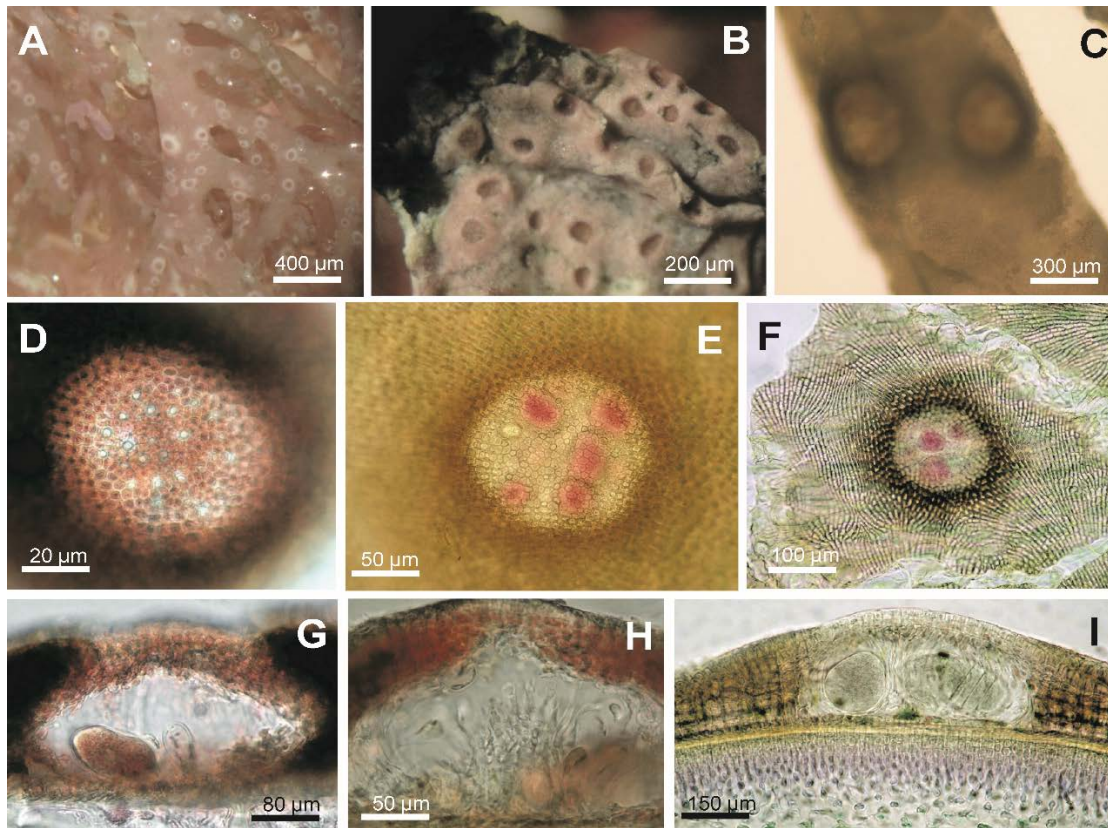


Figura 62. *Melobesia membranacea*. **A.** Epífita sobre *Plocamium cartilagineum*. **B.** Conceptáculos con la placa multiporada. **C.** Centro de los conceptáculos más oscuro. **D.** Conceptáculo multiporado con más de 15 poros (vista superficial). **E-F.** Conceptáculos de tetrasporocistes. **G-H.** Conceptáculos de carposporocistes en sección radial. **I.** Conceptáculos de tetrasporocistes zonados. D-I (MO).

LITHOTHAMNIACEAE H.J. Haas

Lithothamnion Heydrich

Lithothamnion corallioides (P.L. Crouan *et* H.M. Crouan) P.L. Crouan *et* H.M. Crouan

Figs. 63-64

Bibliografía de referencia: Cabioch (1966), Adey y McKibbin (1970), Adey y Adey (1973), Cabioch y Giraud (1978), Bosence (1983), Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez (1982), Potin *et al.* (1990), Irvine y Chamberlain (1994), Woelkerling (1983, 1998), Mendoza y Cabioch (1998), Peña y Bárbara (2004, 2008a, b), Carro *et al.* (2014), Pardo *et al.* (2014a, b).

Descripción (Peña y Bárbara 2004): **Talo libre** formando maerl (1-4 cm de diámetro), morfología externa variable, de color rosado. Ramas cilíndricas, frágiles, delgadas, <1,5 mm diámetro. En sección transversal talo monómero, plumoso, con células medulares de 5-15 µm de diámetro y 5-30 µm de altura. Células corticales fusiformes 5-10 µm de diámetro y de 5-10 µm de altura. Una o dos capas de células epitalinas en forma de copa o rectangulares, 2-4 veces más anchas que altas (4-6 µm de diámetro x 1-3 µm de altura) con sinapsis primarias que abarcan casi la totalidad de la pared celular de las células contiguas. Conexiones entre filamentos de células corticales adyacentes mediante fusiones celulares abundantes. Células en vista superficial con la pared relativamente fina. **Talo costroso** en Islas Británicas y Bretaña (Irvine y Chamberlain 1994,

Mendoza y Cabioch 1998): monómero, 5-6 filamentos basales, hasta 50 cm de espesor en grietas, con filamentos vegetativos paralelos al sustrato, células medulares de 5-12 μm de diámetro y 10-30 μm de altura. Células corticales emitidas hacia la periferia, células más externas redondeadas a alargadas, células más internas alargadas, fusiformes, sobre todo en las partes basales, 5-10 μm de diámetro y 5-35 μm de altura. Sinapsis primarias ocupando espacios anchos en las membranas celulares. Células epitalinas principalmente planas y a menudo en forma de copa, a veces ausentes o enquistadas 2-3 capas bajo superficie.



Figura 63. *Lithothamnion corallioides*. **A-B.** Banco submareal de maerl y cascajo. **C-D.** Talos libres de morfología, ramificación y grosor variable.

Reproducción: Talo libre (Adey y McKibbin 1970, Peña y Bárbara 2004): conceptáculos de tetrasporocistes observados dos ocasiones en Galicia. El material de Isla Erbosa- presenta tetrasporocistes zonados, alargados y 3,5 veces más largos que anchos; de 31-34 μm de diámetro y 103-109 μm de longitud, frente a 96 μm x 19-27 μm indicados por Adey y McKibbin (1970) y los 21-26 μm de diámetro y 78-86 μm de largo señalados por Irvine y Chamberlain (1994). Gametófitos costrosos es el mecanismo más abundante detectado en Galicia. **Talo costroso** (Irvine y Chamberlain 1994, Mendoza y Cabioch 1998): conceptáculos de tetrasporocistes con la cámara elíptica, 234-380 μm de diámetro y 83-117 μm de altura, con el techo 29-39 μm de espesor; tetrasporocistes alargados y delgados, de 21-26 μm de diámetro y 78-86 μm de largo. En Bretaña, Mendoza y Cabioch (1998) observaron solo gametófitos incrustantes para *L. corallioides*, con conceptáculos masculinos no prominentes con una cavidad ovoide de 360 μm de diámetro y 150 μm de altura, con espermatocistóforos ramificados distribuidos por la base y las paredes de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes prominentes, de forma ovoide 250-280 μm de diámetro y 100-120 μm de altura, con filamentos gonimoblásticos periféricos.

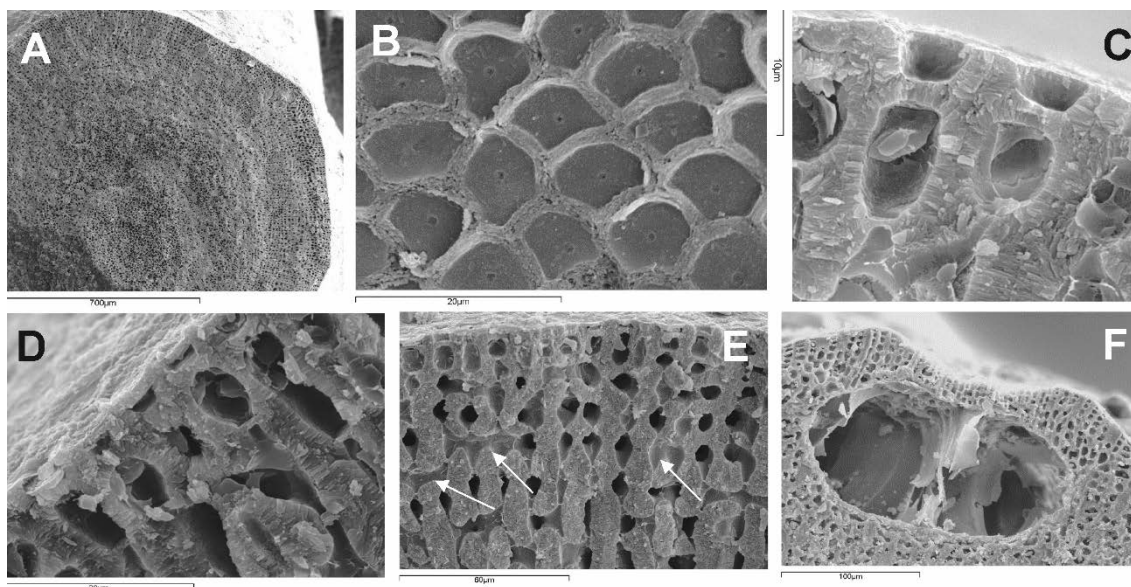


Figura 64. *Lithothamnion corallioides* (MEB). **A.** Sección transversal de una rama con estructura monómera. **B.** Células en vista superficial con la pared relativamente fina. **C-E.** Células epitalinas en forma de copa, con células iniciales subepitalinas alargadas a redondeadas de mayor tamaño que las células corticales subyacentes. Fusiones celulares amplias (flechas). **F.** Conceptáculo de esporocistes multiporado, vacío.

Hábitat: conocida en el noroeste ibérico únicamente en forma de talos libres (maerl) formando bancos submareales someros a profundos, 3-20 m. junto a *Phymatolithon calcareum* y *P. lusitanicum*.

Comentarios: *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* son las dos únicas especies formadoras de maerl incluidas en el Anexo V de la Directiva Habitat 2000. En el estudio molecular de Carro *et al.* (2014) se observó que la morfología externa de *L. corallioides* varía según las condiciones hidrodinámicas locales dominantes, al igual que *P. calcareum* y *P. lusitanicum*, lo cual confirma las observaciones de Bosence (1983) en fondos de maerl de Irlanda. Carro *et al.* (2014) comentan para *P. calcareum* y *L. corallioides*, que los rodolitos de Bretaña se ramificaban densamente, mientras que en Islas Británicas y particularmente en Galicia, se observaron más formas con ramificaciones en ángulo abierto. Estos autores comentaron que el diámetro de las ramificaciones es muy variable para estas dos especies y que depende más de la localización que de la taxonomía. No se detectaron diferencias entre ramas de especies diferentes co-habitando en la misma localidad en este estudio, y cuando las había, se producían solo en *Phymatolithon lusitanicum* ya que *P. calcareum* y *L. corallioides* eran mayoritariamente indistinguibles. Para más información sobre los fondos de maerl de Galicia consultar Peña Freire (2010) y Pardo Carabias (2017).

Lithothamnion sp.

Figs. 65-66

Bibliografía de referencia: Pardo *et al.* (2017) como *Lithothamnion* sp. 2.

Descripción: talo costroso de < 800 µm de espesor y 3 mm de extensión. Células en vista superficial, redondeadas a cuadradas, de 10-30 µm de diámetro y 5-25 µm de altura. Talo monómero, de 3-8 filamentos medulares, con las células alargadas. Córtex formado por más de 25 capas de células corticales redondeadas a alargadas. Células corticales de filamentos contiguos unidas por fusiones celulares, comunes y amplias. 1(2) capas de células epitalinas, principalmente

en forma de copa, algunas aplanadas. Células iniciales subepitalinas iguales o de mayor tamaño que las células corticales subyacentes.

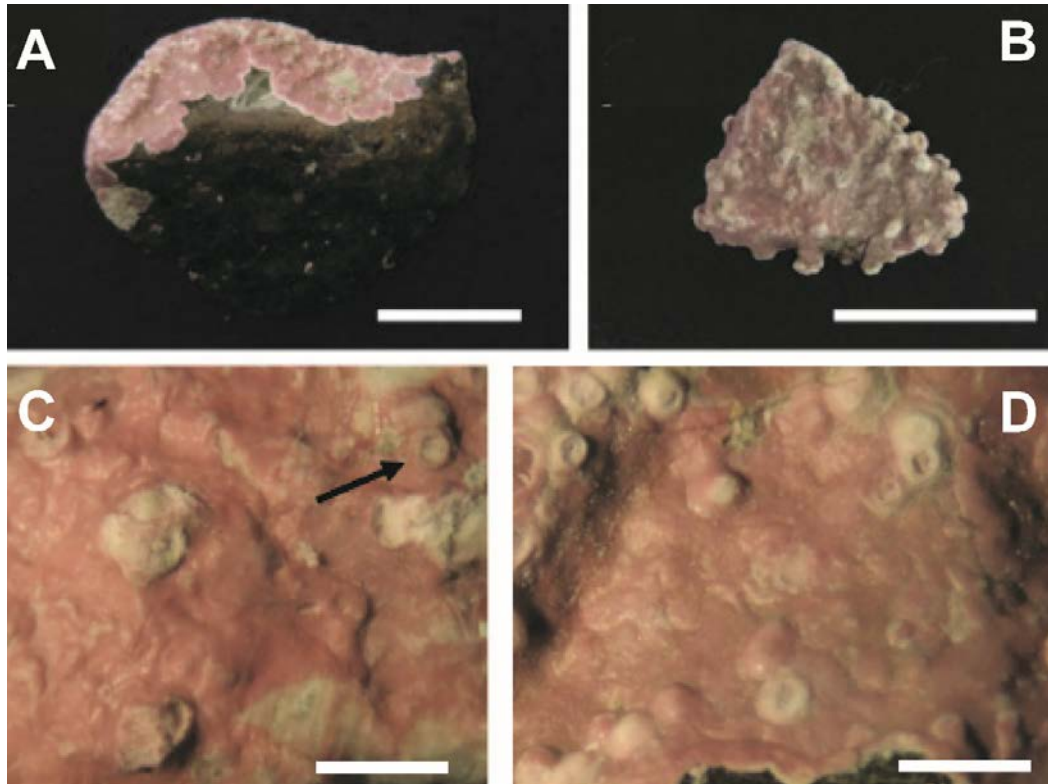


Figura 65. *Lithothamnion* sp. **A-B.** Vista superficial sobre piedra. **C-D.** Conceptáculos asexuales multiporados. Fotos obtenidas de Pardo *et al.* (2017).

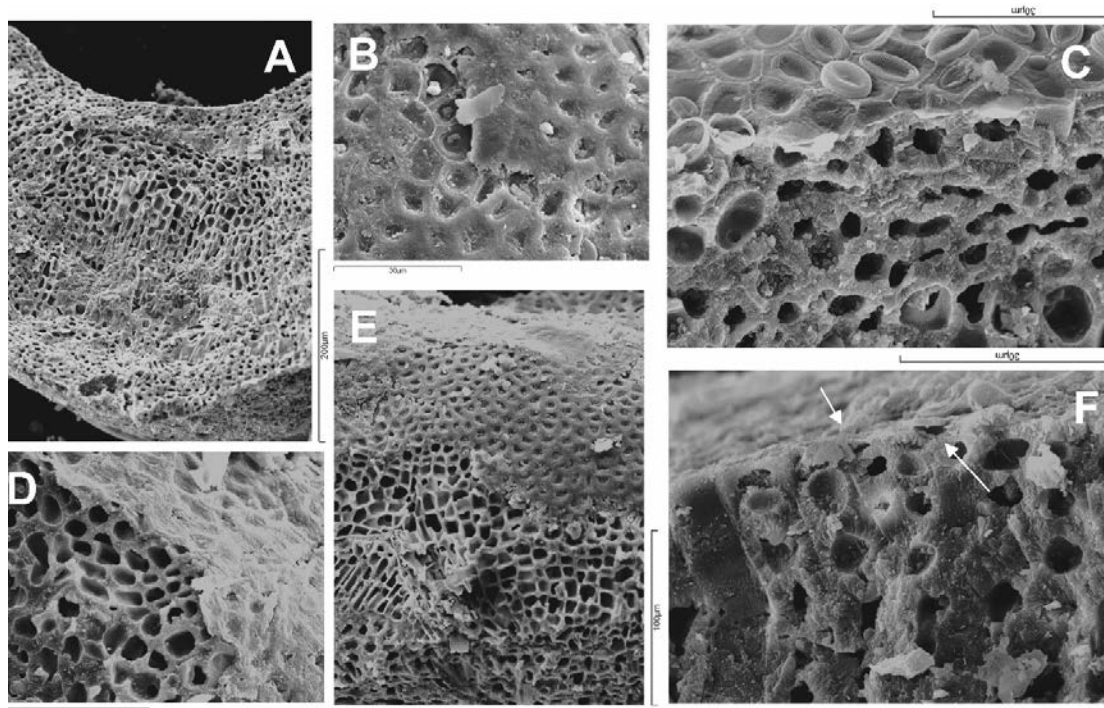


Figura 66. *Lithothamnion* sp. (MEB). **A.** Talo monómero, plumoso (no coaxial). **B.** Células en vista superficial, redondeadas a cuadradas, con paredes celulares relativamente engrosadas. **C.** Células corticales con fusiones celulares amplias. **D-E.** Células corticales redondeadas con filamentos basales con células curvadas en superficie. **F.** Células epitalinas en forma de copa (flechas) e iniciales subepitalinas de mayor tamaño que las células corticales subyacentes.

Reproducción: conceptáculos sexuales no observados. Conceptáculos asexuales multiporados con la placa del poro hundida y de color blanco.

Hábitat: epilítico, asociada a fondo de maerl submareal (13 m profundidad).

Comentarios: especie críptica detectada mediante un estudio de ADN barcoding de algas coralinas incrustantes asociadas a un fondo de maerl de Galicia (Pardo *et al.* 2017).

Phymatolithon Foslie

Phymatolithon boreale W.H. Adey, J.J. Hernández-Kantún *et.* P.W. Gabrielson Fig. 67

Bibliografía de referencia: Nash y Adey (2017), Adey *et al.* (2018), Jeong *et al.* (2019).

Descripción: talo incrustante, plano y débilmente imbricado excepto cuando el sustrato presenta irregularidades. Hasta 5 cm de extensión, 0,5-3,5 mm de espesor, a menudo con conceptáculos de tetra/bisporocistes enterrados dentro del talo. Talo monómero, médula plumosa, no coaxial, de 30–140 μm de espesor, formada por más de 8 capas medulares. Células corticales de filamentos contiguos unidas por fusiones celulares amplias. 1-2 capas de células epitalinas aplanadas. Células iniciales subepitalinas redondeadas, de igual tamaño o más cortas que las células subyacentes.

Reproducción: conceptáculos de bisporocistes de 120-260 μm de diámetro con bisporocistes de 22-100 μm de diámetro, con el techo de cámara completamente hundido con un anillo notorio y elevado. Capas de conceptáculos enterrados, vacíos, dentro del talo.

Hábitat: intermareal inferior, sobre roca.

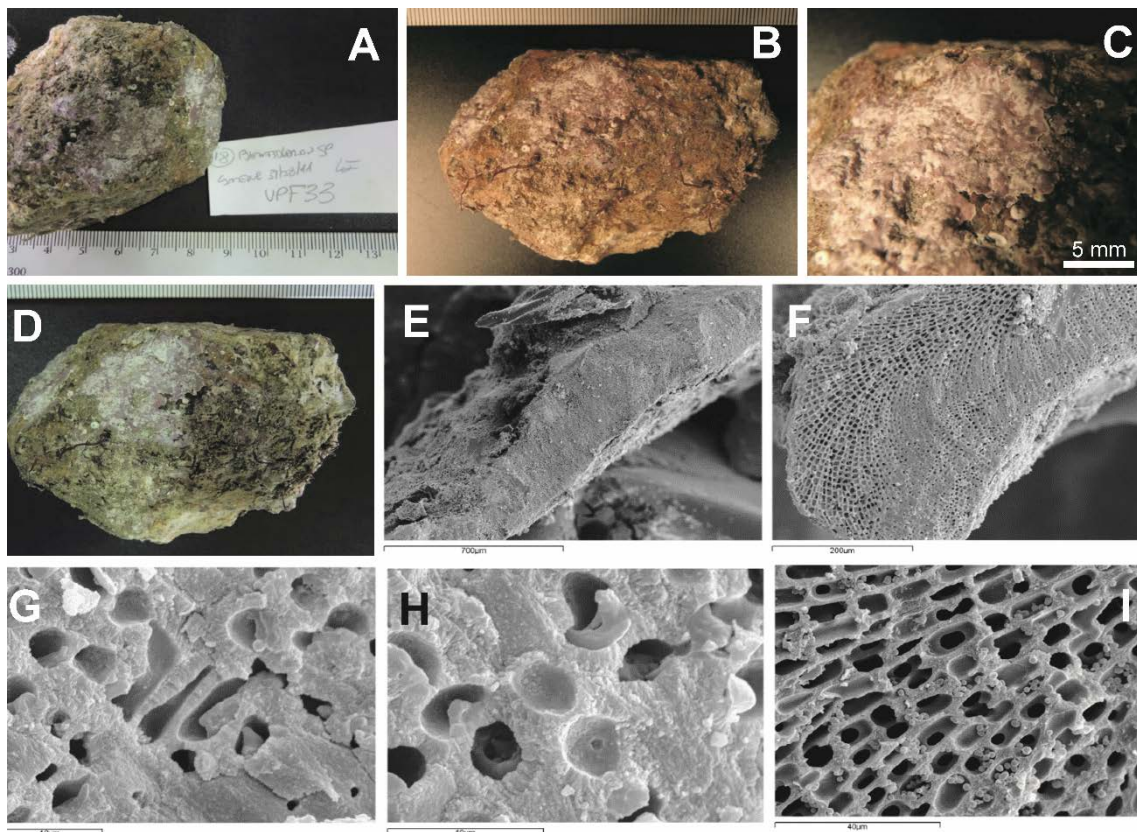


Figura 67. *Phymatolithon boreale*. A-D. Sobre piedras. E-F. Talo con organización dorsiventral monómera. G-H. Fusiones celulares. I. Médula plumosa (> 8 capas). E-I (MEB).

Comentarios: descrito por Adey *et al.* (2018) como una especie particularmente abundante en regiones septentrionales de Islandia y sur Noruega. Análisis moleculares concluyeron además que

una colección de Galicia identificada como *P. laevigatum* era coespecífica de esta nueva especie. Adey *et al.* (2018) observaron similitudes de esta especie con *P. purpureum*, pero no existía información molecular del material tipo de esta especie para su comparación. Más tarde, Jeong *et al.* (2019) propusieron que *P. boreale* se correspondía con *P. purpureum* basándose en información molecular obtenida del material tipo de *P. polymorphum* f. *papillatum* (Foslie) Foslie. Aunque en la actualidad esta forma (*P. polymorphum* f. *papillatum*) está considerada como *P. purpureum*, el material tipo y también localidad (herbario TRH, Helgoland, Alemania) es diferente al lectotipo de *P. purpureum* (herbario CN, Mingant, Brest, Francia). A pesar de que hay similitudes entre *P. purpureum* y *P. boreale* en cuanto a conceptáculos de esporocistes con anillo emergente y grueso y placas de poros cóncavas (e.g. Irvine y Chamberlain 1994, Adey *et al.* 2018), consideramos que es necesario el estudio molecular del lectotipo de *P. purpureum* con el fin de confirmar que *P. boreale* es efectivamente *P. purpureum* (Lugilde *et al.* 2021).

Phymatolithon calcareum (Pallas) W.H. Adey et D.L. McKibbin

Figs. 68-69

Bibliografía de referencia: Suneson (1950, 1958), Hamel y Lemoine (1953), Cabioch Cabioch (1966), Adey y McKibbin (1970), Cabioch y Giraud (1978), Afonso-Carrillo y Gil-Rodríguez (1982), Bosence (1983), Mendoza y Cabioch (1998), Peña y Bárbara (2004, 2008a, b), Irvine y Chamberlain (1994), Peña *et al.* (2014a), Pardo *et al.* (2014a, 2019).

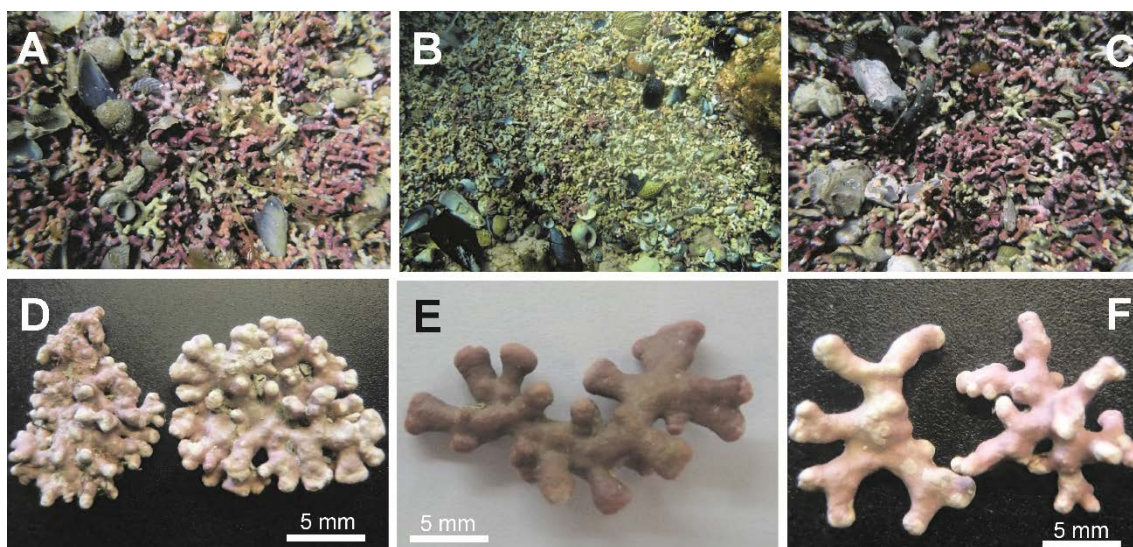


Figura 68. *Phymatolithon calcareum*. A-C. Bancos submareales de maerl y cascajo. D-F. Morfología y tamaño variable de los rodolitos.

Descripción: talos libres (Peña y Bárbara 2004, Peña *et al.* 2014a): con morfología externa discoidal y elipsoidal, densamente o poco ramificados, desde ramas simples, a globulares, con la superficie plana o fruticosa, desde 1-35 cm. Ramas cilíndricas o espatuladas (> 1,5 mm diámetro) con ápices comprimidos. En visión superficial células epitalinas tipo *Phymatolithon* en superficie. En sección transversal talo secundariamente monómero con un núcleo central de filamentos medulares, de células elípticas 4-12 μm de diámetro y 4-20 μm de alto. Córtex con las células elípticas, 1-2 veces más largas que anchas, de 5-6 μm de diámetro y 6-10 μm de altura, con sinapsis primarias desarrolladas únicamente en el centro de la pared celular de las células contiguas y los inicios subepitalinos fuertemente pigmentados, de 6-12 μm de diámetro y 5-21 μm de alto. Células de filamentos vegetativos contiguos unidas por numerosas fusiones celulares. Epitalo con 2-3 capas de células en forma de cúpula, 1,5 veces más anchas que altas, de 3-6 μm de diámetro y 3-4 μm de altura y células tipo *Phymatolithon* en superficie. **Talos costrosos** (Irvine

y Chamberlain 1994): talos incrustantes de 80-150 μm de espesor, hasta 5 cm de extensión. Con organización dorsiventral monómera con 5-6 capas de células medulares de 3-5 μm de diámetro y 10-15 μm de altura, sin fusiones celulares y córtex compuesto por filamentos basales de 3-5 μm de diámetro y 5-10 μm de altura, con numerosas fusiones celulares más estrechas que en *Lithothamnion corallioides*.

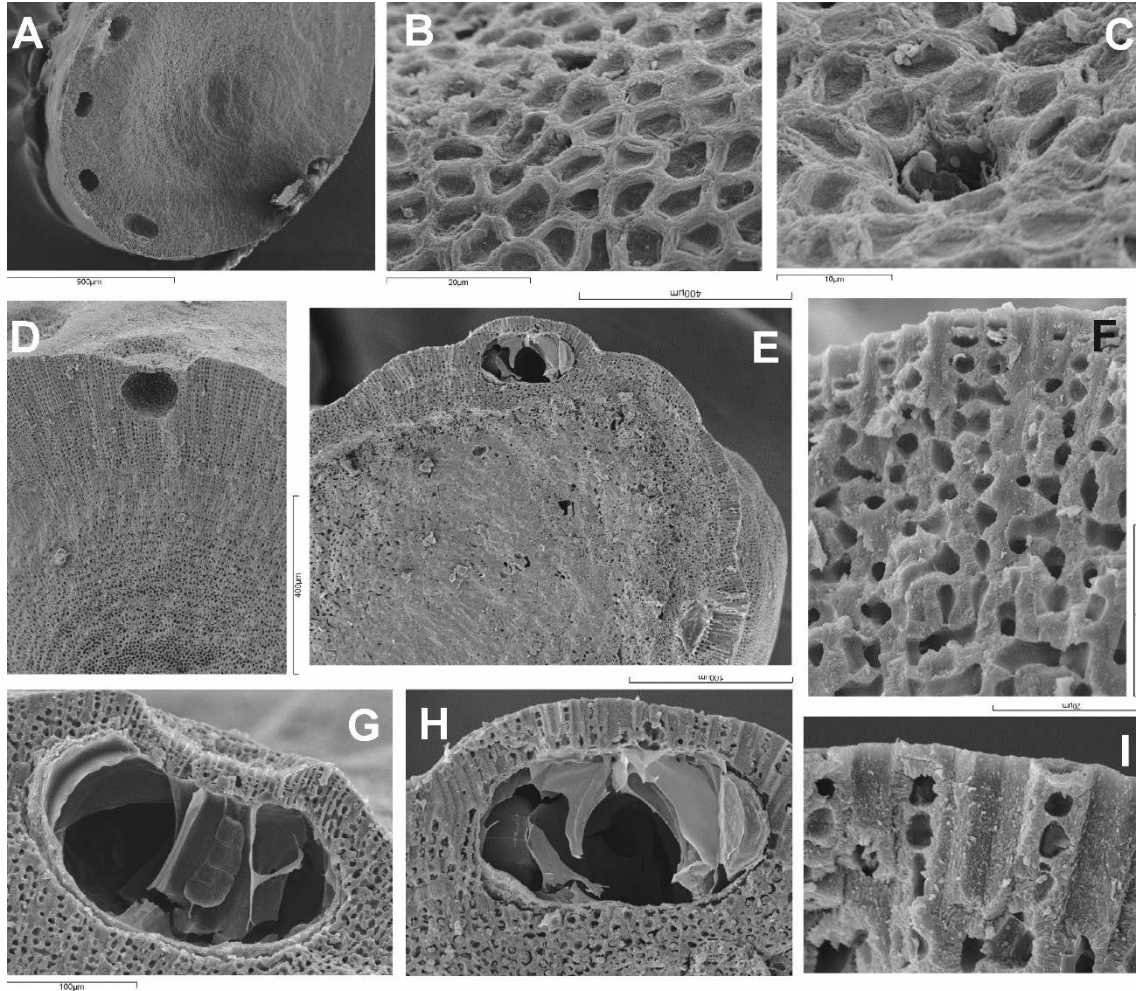


Figura 69. *Phymatolithon calcareum* (MEB). **A.** Sección transversal de un rodolito con conceptáculos remanentes. **B.** Células en vista superficial tipo *Phymatolithon*. **C.** Detalle de un poro visto en superficie. **D-E.** Talo dímero con conceptáculos multiporados, con techo hundido (D) y emergente (E). **F.** Células corticales con fusiones celulares entre filamentos contiguos, células iniciales subepitalinas redondeadas y 1-2 capas de células epitalinas aplanadas. **G-H.** Conceptáculos de tetrasporocistes. **I.** Canales de la placa multiporada.

Reproducción: talos libres (Adey y McKibbin 1970, Peña y Bárbara 2004, Peña *et al.* 2014): conceptáculos de tetrasporocistes observados por numerosos autores (revisado en Peña *et al.* 2014). Conceptáculos viejos enterrados en el talo por Hamel y Lemoine (1953). Conceptáculos masculinos y de carposporocistes han sido observados en muy pocas ocasiones (Peña *et al.* 2014). Estos talos presentan conceptáculos emergentes, cónicos a hemisféricos de 250-300 μm de diámetro externo, con un poro de 15-17 μm de diámetro. En sección transversal los conceptáculos uniporados estaban vacíos y localizados dentro del córtex, con las cámaras ovoides de 226-260 μm de diámetro y 85-140 μm de altura. El canal del poro de 130 μm de altura, de 83 μm en la base hasta 23 μm de ancho en superficie, con los filamentos vegetativos alineados con el canal. Aunque estaban vacíos fueron interpretados como conceptáculos de carposporocistes debido a su

forma y dimensiones anchas. Conceptáculos de tetrasporocistes observados en muy pocas ocasiones en Galicia, alargados y 3,5 veces más largos que anchos; de 31-34 μm de diámetro y 103-109 μm de altura, frente a 96 μm y 9-27 μm indicados por Adey y McKibbin (1970) y los 78-86 μm x 21-26 μm señalados por Irvine y Chamberlain (1994). Según estas autoras los conceptáculos de tetrasporocistes en grupos densos próximos a los ápices de las ramas, algo elevados y con las cámaras hasta 500 μm de diámetro, en ocasiones con o sin un anillo marginal. Con hasta 30-60 poros, rodeados por 6 células en roseta. Consultar el ciclo de reproducción de *P. calcareum* en Introducción y Pardo *et al.* (2019).

Talos costrosos (Adey y McKibbin 1970, Mendoza y Cabioch 1998, Peña y Bárbara 2004, Peña *et al.* 2014): gametófitos con conceptáculos uniporados encontradas en varios individuos incrustantes en Bretaña francesa, desarrollándose como conceptáculos uniporados emergentes, apareciendo como círculos blancos en superficie (Peña *et al.* 2014).

Conceptáculos de tetrasporocistes de *P. calcareum* han sido observados en Galicia en pocas ocasiones. Los tetrasporocistes encontrados en el material de Isla Erbosa son zonados, cortos. 1,5 veces más largos que anchos, 37 μm de diámetro y 50-55 μm de longitud, frente a 53-69 μm de diámetro y 23-34 μm de alto de Adey y McKibbin (1970). Sin embargo, las medidas del material gallego son similares a las aportadas por Mendoza y Cabioch (1998) de 40-45 μm de diámetro y 50 μm de longitud.

Hábitat: submareal (3-15 m), talo libre formando maerl (y rodolitos), pero también epilítica sobre cascajo y sobre maerl muerto (Cabioch 1966, Peña *et al.* 2014). En Galicia, es una de las especies dominantes en fondos de maerl junto a *P. lusitanicum* y *Lithothamnion corallioides*.

Comentarios: *Phymatolithon calcareum* y *Lithothamnion corallioides* son dos únicas especies formadoras de maerl incluidas en el Anexo V de la Directiva Habitat 2000.

Según estimó Cabioch (1966), la reproducción sexual en talos libres podría suceder en ciclos de 6 años. Según lo deducido por Suneson (1950) y Adey y McKibbin (1970) la especie se reproduciría a lo largo del año, al encontrarse conceptáculos fértiles en julio, marzo y abril respectivamente. La fragmentación del talo parece ser el método de propagación más común en talos libres según Pardo Carabias (2016). Carro *et al.* (2014) comentan para *P. calcareum* y *L. corallioides*, que los rodolitos de Bretaña se ramificaban densamente, mientras que en Islas Británicas y particularmente en Galicia, se observaron más formas con ramificaciones en ángulo abierto. Para más información consultar Peña *et al.* (2014a), Pardo *et al.* (2019).

Phymatolithon lamii (Me. Lemoine) Y.M. Chamberlain

Fig. 70

Bibliografía de referencia: Adey (1964), Adey y Adey (1973), Chamberlain (1991a), Irvine y Chamberlain (1994), Kaleb *et al.* (2012), Peña *et al.* (2015a).

Descripción: talo costroso, de 0,5-3 mm de espesor y de 2-10 cm de extensión, con la superficie plana a granulosa, con los poros de conceptáculos senescentes vistos en superficie y rodeados por una aureola blanca, creciendo inicialmente de forma orbicular, con la placa del poro hundida. Margen del talo grueso, más blanquecino y bien delimitado. En vista superficial células tipo *Phymatolithon*. En sección transversal, talo monómero con (2-7) filamentos medulares subparalelos al sustrato y curvados hacia la superficie, ocupando el 10-20 % del grosor del talo. Células de filamentos contiguos alargadas y unidas por fusiones celulares frecuentes, de 4-12 μm de diámetro y 8-36 μm de altura, en ocasiones triples. Células corticales con filamentos que pueden alcanzar 10-40 estratos, con células corticales unidas por fusiones celulares menos abundantes que los filamentos basales, de 2-8 μm de diámetro y 3-13 μm de altura. De una a tres capas de células epitalinas en domo, de 2-6 μm de diámetro y 2-8 μm de altura, con las células iniciales subepitalinas redondeadas y más pequeñas o de igual tamaño que las células consecutivas

en el filamento, de 4-15 μm de diámetro y 6-18 μm de altura. Tricocitos individuales ocasionales en vista superficial con un brillo característico, terminales.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados y con la cámara redondeada de 130-150 μm de diámetro y 40-60 μm de altura, con espermatocistóforos ramificados y desarrollados por toda la superficie. Conceptáculos de carposporocistes de 180-250 μm de diámetro y 90-130 μm de altura, sin célula de fusión y con gonimoblastos individuales distribuidos por toda la cámara. Conceptáculos de tetrasporocistes y de bisporocistes multiporados, con más de 30 poros, sin anillo y con la placa del poro en ocasiones hundida, visto en superficie. Cámara de los conceptáculos de tetrasporocistes con forma elíptica, de 210-250 μm de diámetro y 90-110 μm de altura. El canal del poro es de 25 μm de diámetro. Conceptáculos de bisporocistes de 95-105 μm de diámetro y 75-90 μm de altura, con la cámara más redondeada.

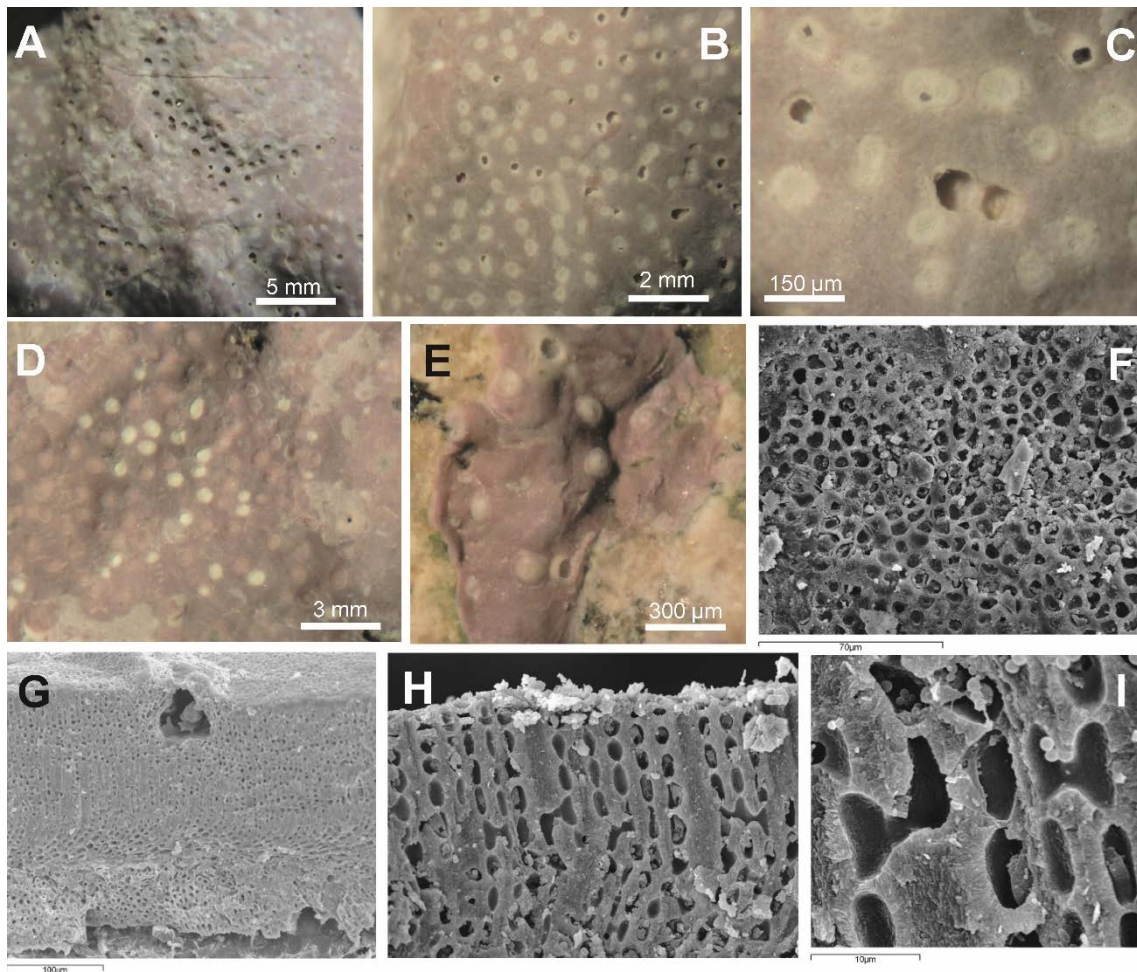


Figura 70. *Phymatolithon lamii*. **A-D.** Superficie del talo plana con las placas del poro hundidas de los conceptáculos senescentes y con una aureola blanca. **E.** Conceptáculos emergentes. **F.** Células tipo *Phymatolithon*, en vista superficial. **G.** Organización monómera, con filamentos medulares ocupando el 10%. Conceptáculo de tetrasporocistes vacío, con la base del canal del poro más ancha. **H.** Sección vertical con filamentos corticales curvados y 1-3 capas de células epitalinas aplanadas y redondeadas. Células iniciales subepitalinas redondeadas, más pequeñas o iguales que las consecutivas. **I.** Fusiones celulares. F-I (MEB).

Hábitat: epilítica en el intermareal inferior y el submareal (hasta 12 m). Sobre roca, en charcas intermareales y en zonas con abundante cascajo. También en zonas umbrías y en áreas semiexpuestas.

Comentarios: en este estudio se ha detectado gran variabilidad morfológica (morfología externa, color, superficie, desarrollo de conceptáculos). Así, material identificado como *P. brunneum* y *P. purpureum* fueron coincidentes mediante análisis moleculares con secuencias de Genbank obtenidas del material lectotipo de *P. lamii*, así como de otras colecciones del atlántico europeo (Peña *et al.* 2015a).

Phymatolithon lenormandii (Areschoug) Adey

Fig. 71

Bibliografía de referencia: Adey y Adey (1973), Millson y Moss (1985), Woelkerling y Irvine (1986a), Woelkerling (1988), Irvine y Chamberlain (1994), Silva *et al.* (1996).

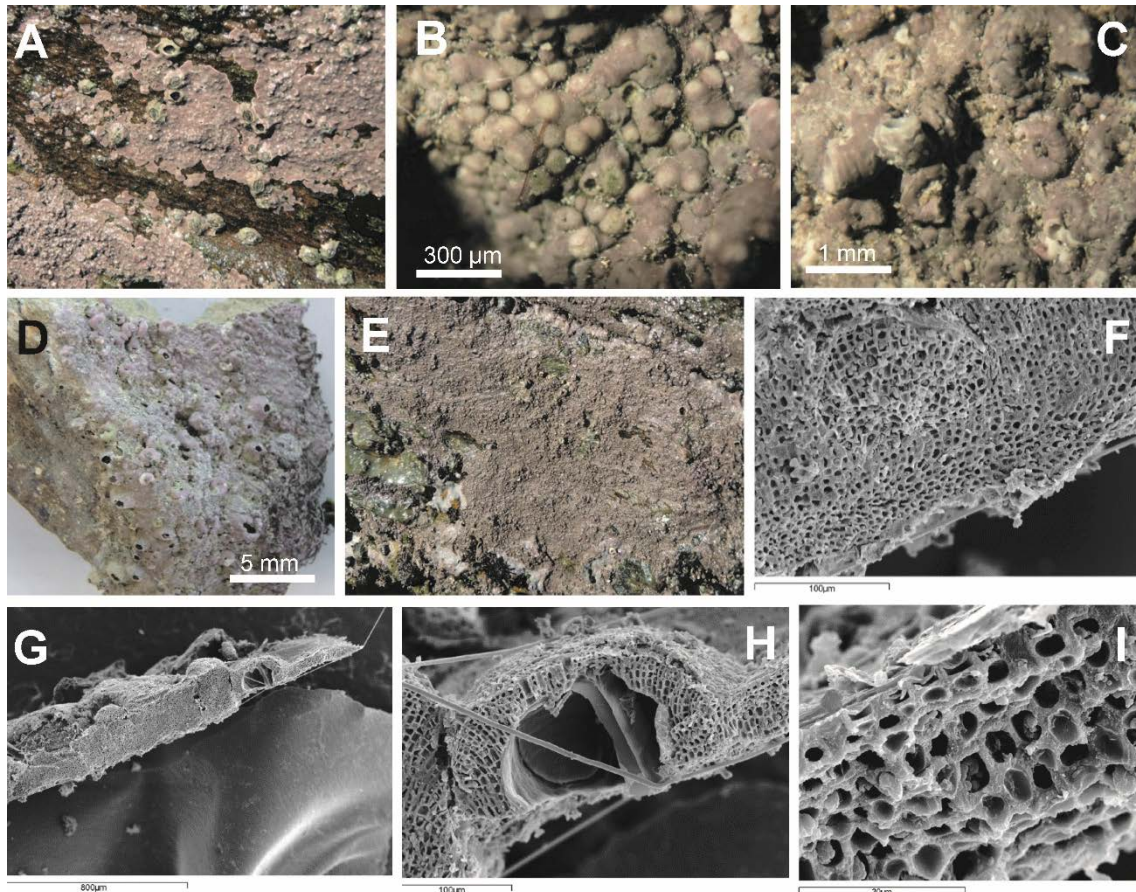


Figura 71. *Phymatolithon lenormandii*. **A-E.** Talo incrustante, con la superficie plana y verrucosa, producida por conceptáculos emergentes en el talo, remanentes al envejecer, color más blanco. En C, recubriendo a *Spirorbis* sp. **F.** Talo monómero con filamentos medulares ocupando el 40-50 % del talo. **G.** Sección vertical. **H.** Conceptáculo de bisporocistes, multiporado. **I.** Células epitalinas (1-3) redondeadas y aplanadas sobre células iniciales subepitalinas del mismo tamaño que las células subyacentes. Células corticales redondeadas y células medulares más alargadas, ambos tipos con fusiones celulares entre filamentos contiguos. F-I (MEB).

Descripción: talo costroso, fuertemente adherido al sustrato, delgado de 100-250 μm de espesor. Superficie granulosa y formada por capas imbricadas de 10 cm de extensión. Márgenes ondulados y más blanquecinos. Células en vista superficial, tipo *Phymatolithon*. Organización dorsiventral pseudoparenquimatosa con el talo monómero. Filamentos medulares que constituyen el 30-50% del talo y están formados por células basales alargadas y cilíndricas, de 4-14 μm de diámetro y 7-25 μm de altura, subparalelos al sustrato curvándose hacia la superficie (10-25 filamentos) y reduciéndose el tamaño de las células corticales, con células redondeadas 3-11 μm de diámetro y

3-12 μm de altura, unidas por fusiones celulares entre filamentos contiguos. De 1-3 capas de células epitalinas en domo, de 2-7 μm de diámetro y 2-8 μm de altura. Células iniciales subepitalinas redondeadas más pequeñas o de igual tamaño que las células consecutivas, de 2-8 μm de diámetro y 3-9 μm de altura. Especie con elevado grado de variabilidad morfológica externa.

Reproducción: conceptáculos de todos los tipos sin enterrar, blanqueándose el techo de la cámara cuando son senescentes. Conceptáculos masculinos uniporados y emergentes en el talo, de morfología cónica y sin anillo, 110-205 μm de diámetro y 75-123 μm de altura, con espermatocistóforos ramificados, desarrollados en la base de los conceptáculos. Conceptáculos de carposporocistes de 224-352 μm de diámetro y 110-190 μm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes y bisporocistes emergentes y sin anillo. Conceptáculos de tetrasporocistes 104-218 μm de diámetro y 130-150 μm de altura. Conceptáculos de bisporocistes 127-211 μm de diámetro y 83-145 μm de altura.

Hábitat: intermareal superior y medio, creciendo con *Lithophyllum orbiculatum*. Común en charcas, grietas, zonas oscuras y en el fondo más umbrío, en localidades semiexpuestas al oleaje, a menudo asociado al anélido *Spirorbis* sp.

Comentarios: gran variación morfológica en conceptáculos de esporocistes (planos a emergentes) y también en morfología externa, desde el color, tamaño y forma de la especie, con varias formas de crecimiento detectadas, fina, a verrucosa, extensiva o plana, como observaron también Irvine y Chamberlain (1994).

Phymatolithon lusitanicum V. Peña

Figs. 72-73

Bibliografía de referencia: Carro *et al.* (2014), Peña *et al.* (2015a).

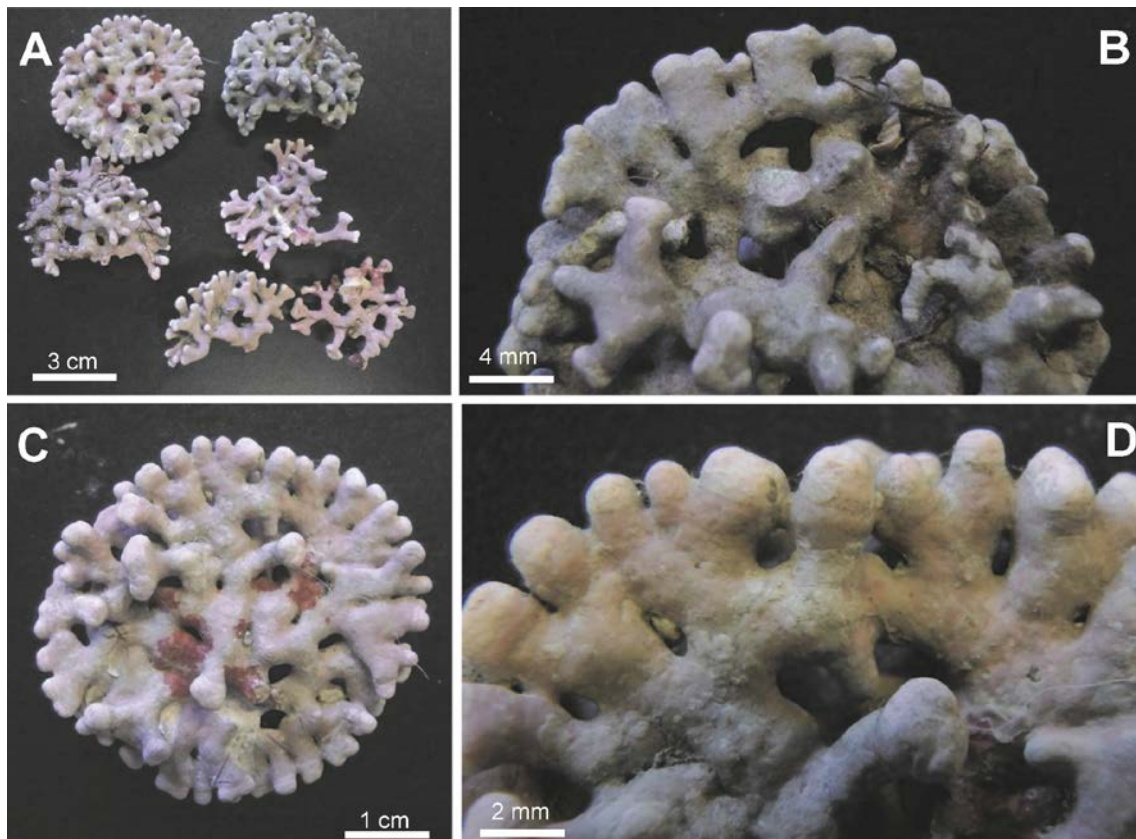


Figura 72. *Phymatolithon lusitanicum*. A-D. Variación morfológica de los rodolitos.

Descripción (Peña *et al.* 2015a): talo libre, no geniculado, de color rosa, grisáceo o blanco, monómero y de organización radial. Ramificado hasta quinto orden, rango de tamaño 2-5 cm de extensión, con forma principalmente discoidal y elipsoidal. Con ramas 2-3 mm de diámetro. Células en vista superficial tipo *Phymatolithon*. Células medulares 4-7 μm de diámetro y células corticales 10-14 μm \times 5-7 μm . Células corticales alargadas unidas por fusiones células. 1(2) capas de células epitalinas en domo, de 4-6 μm de diámetro y 1,5-2,5 μm de longitud. Células iniciales subepitalinas redondeadas, más pequeñas que las células subyacentes.

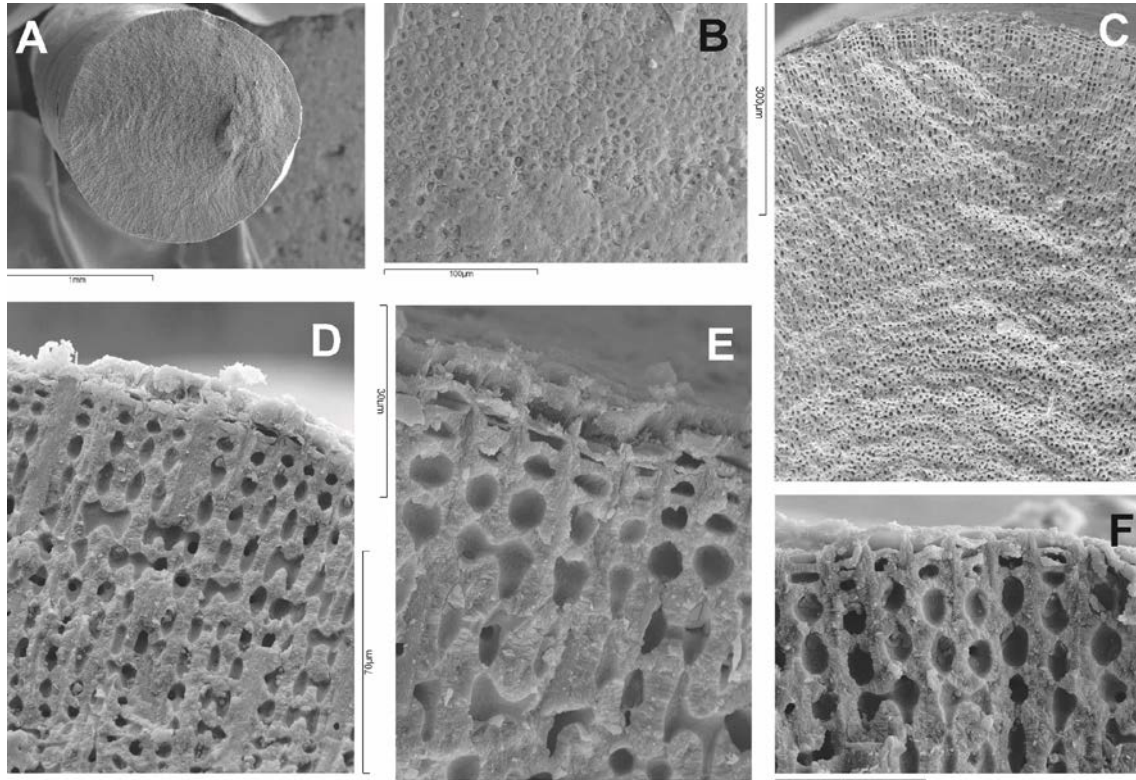


Figura 73. *Phymatolithon lusitanicum* (MEB). **A.** Sección transversal. **B.** Células en vista superficial, tipo *Phymatolithon*. **C.** Talo monómero. **D-F.** Células corticales con fusiones celulares. 1-2 capas de células epitalinas aplanadas.

Reproducción (Peña *et al.* 2015a): conceptáculos sexuales uniporados desconocidos. Conceptáculos de esporocistes multiporados de color blanco, sin anillo grueso a veces cubiertos por una capa calcificada. Placa del poro con la superficie algo hundida con hasta 30 poros, 130-170 μm de diámetro. Cámaras elípticas 70-175 μm de diámetro y 35-75 μm de alto, con el techo compuesto de 2-3 (4) células, 12-25 μm de espesor. No se observan conceptáculos enterrados.

Hábitat: submareal (4-15 metros), donde es una de las especies de maerl más abundante junto a *P. calcareum* y *Lithothamnion corallioides*.

Comentarios: Carro *et al.* (2014) comentaron para *Phymatolithon* sp. 3 (= *P. lusitanicum*) que los talos a menudo presentaban una superficie plana y mate, con una tonalidad gris rosácea en seco y ramas comprimidas con ápices en forma de abanico.

Phymatolithon sp.

Fig. 74

Bibliografía de referencia: Pardo *et al.* (2017, como *Phymatolithon* sp. 5).

Descripción: talos incrustantes de < 5 cm de extensión y < 1mm de espesor. En vista superficial células tipo *Phymatolithon*. Organización dorsiventral monómera. Una capa de células epitalinas

en domo, con células iniciales subepitalinas redondeadas, generalmente del mismo tamaño que las células corticales subyacentes redondeadas, de 10-30 μm de diámetro y 10-30 μm de alto, formando de 15 a 25 capas y conectadas por fusiones celulares.

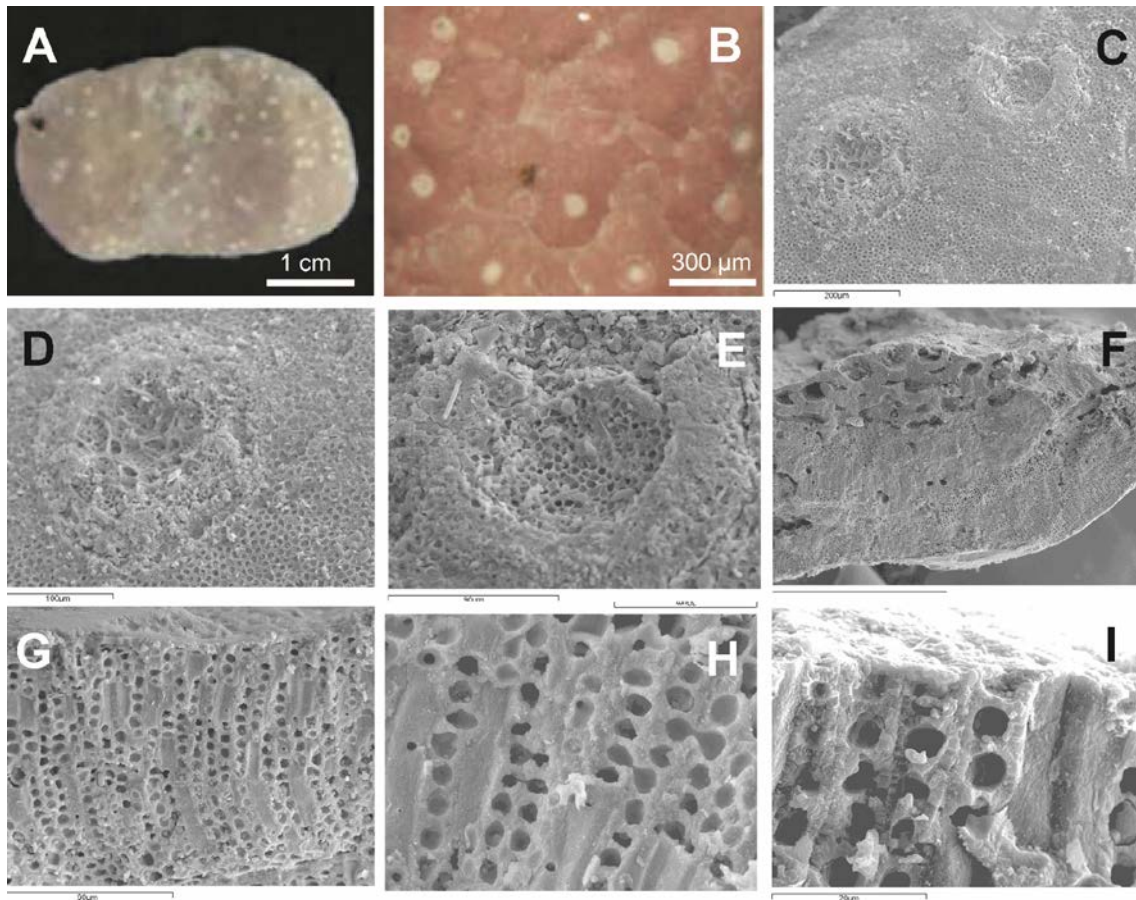


Figura 74. *Phymatolithon* sp. **A-B.** Talos costrosos con conceptáculos asexuales multiporados (Fotos de Pardo *et al.* 2017). **C-E.** Conceptáculos con anillo marcado, con células en vista superficial tipo *Phymatolithon*. **F-G.** Talo monómero, con conceptáculos enterrados, vacíos. Con células corticales redondeadas (> 15 capas). **H.** Células corticales de filamentos contiguos unidas por fusiones celulares. **I.** Una capa de células epitalinas en domo, con células iniciales subepitalinas redondeadas, del mismo tamaño que las células subyacentes. C-I (MEB).

Reproducción: conceptáculos de esporocistes enterrados, de 200-400 μm de diámetro y 100-250 μm de alto con un anillo marcado > 100 μm de ancho.

Hábitat: epilítico y asociado a fondos de maerl.

Comentarios: morfológicamente muestra caracteres similares a las descripciones de *Phymatolithon purpureum* (conceptáculos con anillo marcado, conceptáculos enterrados en el talo, Irvine y Chamberlain 1994), pero la comparación de la secuencia de *psbA* obtenida para el espécimen de Ons (con las publicadas de *P. purpureum* en Jeong *et al.* (2019) se obtiene un 10% de divergencia, por lo que se deduce que se tratan de especies diferentes.

MESOPHYLLUMACEAE C.W. Schneider *et* M.J. Wynne

Mesophyllum Me. Lemoine

Mesophyllum alternans (Foslie) Cabioch *et* M.L. Mendoza

Fig. 75

Bibliografía de referencia: Cabioch y Mendoza (1998, 2003), Bressan y Babbini (2003), Peña *et al.* (2015b).

Descripción: talo incrustante, de 500 μm a 1,5 (3,5) mm de espesor, alcanzando extensiones de 4-10 cm. Superficie plana o con pocas protuberancias con el crecimiento en capas superpuestas. En sección transversal organización pseudoparenquimatosa, con el talo monómero con variaciones importantes en el córtex y médula según se observen las áreas más espesas o finas. En las zonas más finas la médula es principalmente coaxial, en las zonas más gruesas se alterna la médula coaxial con áreas no coaxiales. Células alargadas o rectangulares 10-25 μm de diámetro y 15-55 μm de altura, más ovoides en áreas más finas. El córtex varía en su espesor de 6-14 células en las formas gruesas a 10-40 células en las formas más finas, con células ovoides a rectangulares de 5-15 μm de diámetro y 5-25 μm de altura, unidas por fusiones celulares. Una sola capa de células epitalinas redondeadas o aplanadas en visión superficial de 3-10 μm de diámetro y 3-15 μm de altura. Células iniciales subepitalinas alargadas en forma de embudo, más largas que las células subyacentes, de 5-15 μm de diámetro y 10-40 μm de altura.

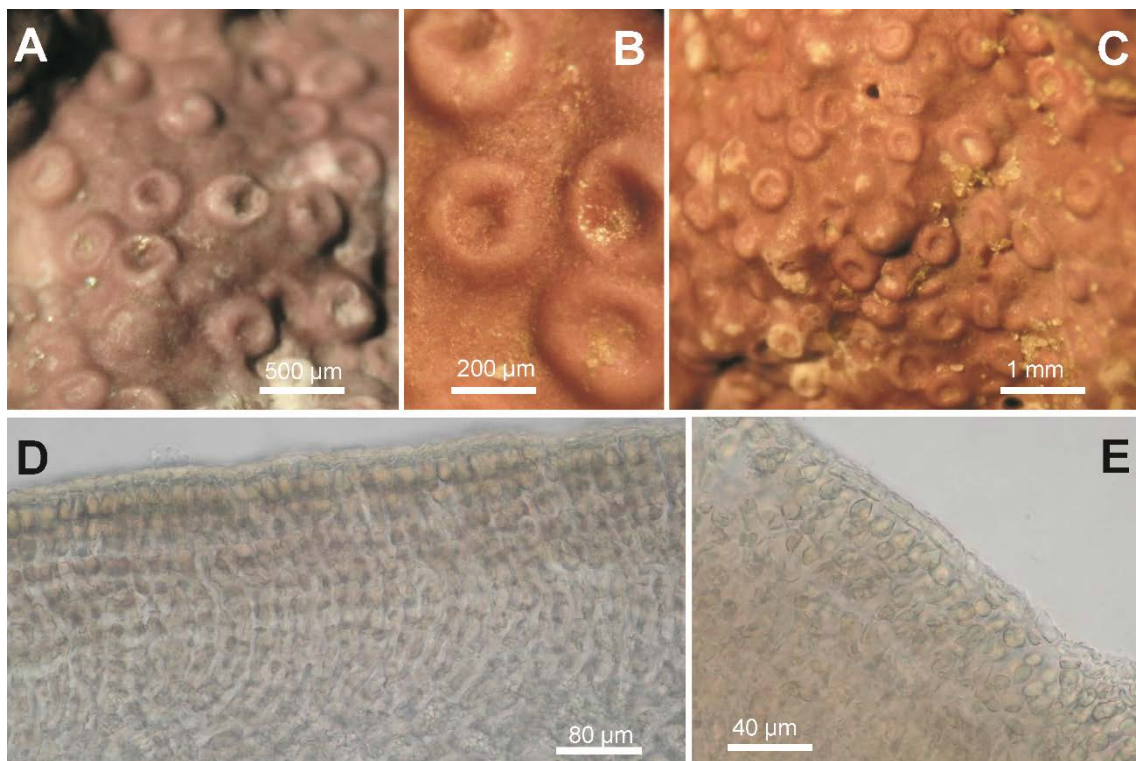


Figura 75. *Mesophyllum alternans*. **A-C.** Conceptáculos con placa multiporada hundida. **D-E.** Células corticales curvadas con las células iniciales subepitalinas más grandes que las células subyacentes y una sola capa de células epitalinas cilíndricas. D-E (MO).

Reproducción (Peña *et al.* 2015b): conceptáculos masculinos y femeninos no observados. Conceptáculos de tetrasporocistes multiporados y hemisféricos, de 260-500 de diámetro y 130-300 μm de altura, con la placa del poro hundida, el techo cóncavo y un anillo periférico elevado. Las células de los filamentos del canal del poro son más cortas y están formados por 7 a 8 células

menos que los otros filamentos circundantes. Entre 9 y 12 células en roseta similares a las células del poro circundantes, observadas en vista superficial.

Hábitat: epilítica en el intermareal inferior. Ocasionalmente en el submareal.

Mesophyllum expansum (Philippi) Cabioch *et* Mendoza

Fig. 76

Bibliografía de referencia: Woelkerling (1983), Furnari *et al.* (1996), Bressan y Babbini (2003), Cabioch y Mendoza (1998, 2003), Athanasiadis y Neto (2010), Peña *et al.* (2011, 2015b).

Descripción: talo incrustante de hasta 2(3,5) mm de espesor y 20 cm de extensión. Superficie plana irregularmente lobulada, con crecimiento en capas superpuestas, ondulaciones concéntricas y protuberancias, con los bordes fuertemente engrosados. En sección transversal organización dorsiventral, con el talo monómero y protuberancias radiales. Córtex formado por 5-35 filamentos, con células ovoides a fusiformes de 8-20 μm de diámetro y 7-25 μm de altura, unidas por fusiones celulares. Médula coaxial, con células alargadas o rectangulares 8-20 μm de diámetro y 13-55 μm de altura. Una capa de células epitalinas aplanadas en sección transversal de 5-10 μm de diámetro y 5-15 μm de altura. Células iniciales subepitalinas alargadas, fusiformes, de mayor tamaño que las células a continuación, de 5-26 μm de diámetro y 12-36 μm de altura.

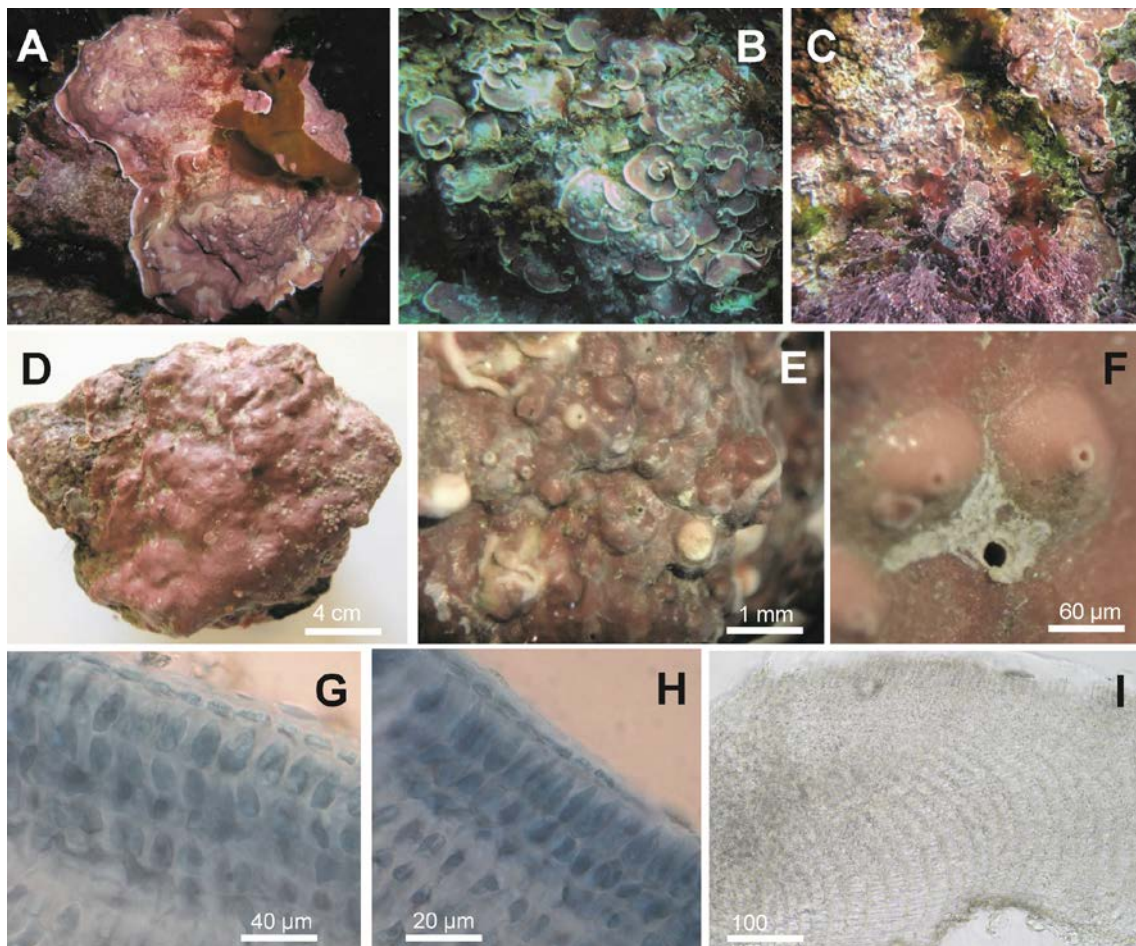


Figura 76. *Mesophyllum expansum*. A-C. Hábito en el submareal rocoso. D-E. Superficie los conceptáculos multiporados emergentes. F. Conceptáculos masculinos cónicos. G-H. Una capa de células epitalinas aplanadas y células iniciales subepitalinas alargadas, de mayor tamaño que las células subyacentes. I. Médula coaxial. G-I (MO).

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados cónicos, a veces desarrollando una papila en el poro, de 250-550 μm de diámetro y 100-300 μm de altura. Espermatocistóforos

desarrollados en la base y regiones periféricas. Conceptáculos de tetrasporocistes multiporados emergentes de 300-1000 μm de diámetro y 200-400 μm de altura, pero enterrados cuando son senescentes. Techo plano a convexo, con hasta 60 poros por conceptáculo y 8-12 células en roseta similares observadas en vista superficial. Los filamentos del canal del poro están formados por 6-10 células iguales o más anchas que el resto de los filamentos del techo. Células basales del canal del poro alargadas.

Hábitat: epilítica, en intermareal inferior y submareal, también en charcas del intermareal inferior en condiciones de poca luz y fuertes corrientes. Es abundante en los primeros metros del submareal, por lo que resulta una de las especies de morfología incrustante más características en el submareal en la costa gallega, en combinación con otras especies como *Lithophyllum incrustans*, *L. hibernicum*, *Phymatolithon lamii*.

Comentarios: siendo una especie característica del coralígeno y con registros en la Macaronesia, un estudio molecular (Peña *et al.* 2015b) ha confirmado su amplia distribución a lo largo del Atlántico peninsular, territorio donde ha sido parcialmente confundido con *M. lichenoides*. Dada la amplia distribución batimétrica de esta especie aparentemente relacionada con la temperatura del agua, se propuso como modelo para estudios de monitorización del calentamiento global en las costas europeas (Peña *et al.* 2015b).

Mesophyllum lichenoides (J. Ellis) Me. Lemoine

Fig. 77

Bibliografía de referencia: Lemoine (1913), Adey y Adey (1973), Woelkerling y Irvine (1986b, 2007), Woelkerling (1988, 2007), Woelkerling y Harvey (1993), Irvine y Chamberlain (1994), Cabioch y Mendoza (1998, 2003), Bressan y Babbini (2003), Athanasiadis y Neto (2010), Peña *et al.* (2011, 2015b).

Descripción: talo incrustante orbicular, de 1-2 cm de extensión y espesor 400-900 μm , con la superficie lisa o verrucosa, organizado en lamelas foliosas y con los márgenes libres, más blanquecinos y delgados y con ondulaciones concéntricas. En sección transversal organización dorsiventral con el talo monómero y protuberancias radiales. Córtex formado por 6-35 filamentos, con células ovoides a fusiformes de 3-10 μm de diámetro y 5-15 μm de altura, unidas por fusiones celulares. Médula coaxial, con células alargadas o rectangulares 10-20 μm de diámetro y 15-40 μm de altura. Una capa de células epitalinas aplanadas en sección transversal de 3-7 μm de diámetro y 3-10 μm de altura. Células iniciales subepitalinas alargadas, fusiformes, más largas que las células subyacentes de 5-15 μm de diámetro y 8-25 μm de altura.

Reproducción: conceptáculos masculinos uniporados abombados o cónicos de 150-380 μm de diámetro y 100-240 μm de altura, con espermatocistóforos simples, en la base de la cámara. Conceptáculos de carposporocistes de 450-770 μm de diámetro y 100-280 μm de altura. Conceptáculos de tetrasporocistes multiporados abombados, de 320-800 μm de diámetro y 150-380 μm de alto. Filamentos del canal del poro formados por 7-9 células cortas, mientras que los filamentos circundantes formados por 5 células. 7-12 células en roseta similares observadas en vista superficial, más pequeñas o que las células del poro circundantes, que son fusiformes.

Hábitat: generalmente epífita de especies geniculadas, pero también de especies de *Cystoseira*, *Gelidium*, *Pterocladia capillacea*, rizomas de *Laminaria* spp., etc. En ocasiones incrustante sobre roca. Habitualmente entre 1 a 5 m, pero común en charcas intermareales en las zonas más expuestas.

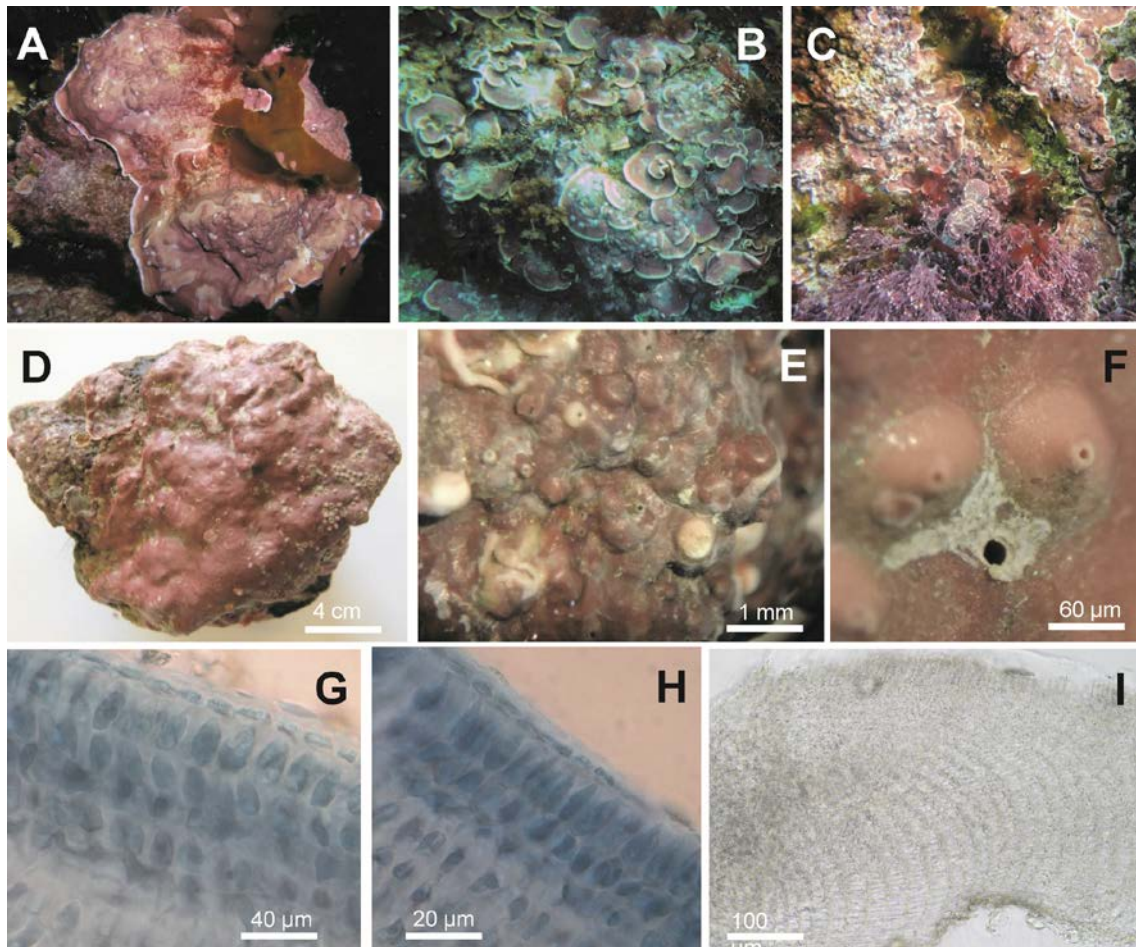


Figura 77. *Mesophyllum lichenoides*. A-C. Epífita de *Ellisolandia elongata* en el intermareal inferior y submareal. D. Talos, en seco. E-F. Superficie lisa, con conceptáculos uniporados abombados. G. Detalle de un conceptáculo uniporado.

Comentarios: mediante el estudio molecular de Peña *et al.* (2015b), numerosos ejemplares identificados como *M. lichenoides* del Atlántico ibérico han sido reasignados como *M. expansum*.

Mesophyllum sphaericum V. Peña, I. Bárbara, W.H. Adey, Riosmena-Rodríguez *et* H.-G. Choi
Figs. 78-79

Bibliografía de referencia: Peña *et al.* (2011, 2015b).

Descripción (Peña *et al.* 2011): forma esférica, de 3-9 cm de extensión, densamente ramificado y con ramas claviformes. En sección transversal talo monómero con una capa de células epitalinas, aplanadas a redondeadas, 1-2 μm -3-10 μm en sección vertical, 6-11 μm de diámetro en vista superficial. Células iniciales subepitalinas de mayor longitud que las células subyacentes, de 6-10 μm y 2-7 μm . Córtex compuesto de células de 5-8 μm de diámetro y 3-4 μm de altura. Médula coaxial compuesta de células de 10-15 μm de diámetro y 5-7 μm de altura. Fusiones celulares frecuentes entre células de filamentos contiguos corticales y medulares.

Reproducción (Peña *et al.* 2011): conceptáculos femeninos uniporados, cónicos, 225 μm de diámetro y 75 μm de altura, con la cámara de 125 μm de diámetro y 110 μm de altura. Filamentos carpogoniales extendidos por la base de la cámara y con un carpogonio terminal compuesto de una tricógina alargada hasta 55 μm de longitud, finalizando en un ápice en forma de botón y 12 células basales de 8 μm de diámetro y 25-40 μm de longitud. Canal del poro 25 μm de diámetro. Conceptáculos de tetrasporocistes multiporados, emergentes, 225-540 μm de diámetro y 143-300

μm de altura; con el techo, plano de 40-80 μm de espesor y hasta 50 poros. Los filamentos que recubren al canal del poro están formados por 5-6 células, con las células basales alargadas. En vista superficial los poros están rodeados por una roseta de 7-8 células más anchas y hundidas que el resto de las células del techo. Conceptáculos de tetrasporocistes zonados, 130-190 μm de diámetro 50-95 μm de altura. En ocasiones, conceptáculos uniporados y multiporados en mismo individuo.

Hábitat: rodolito en los bancos de maerl (3-15 m), pero también epilítico en el Mediterráneo, submareal (Peña *et al.* 2015b).

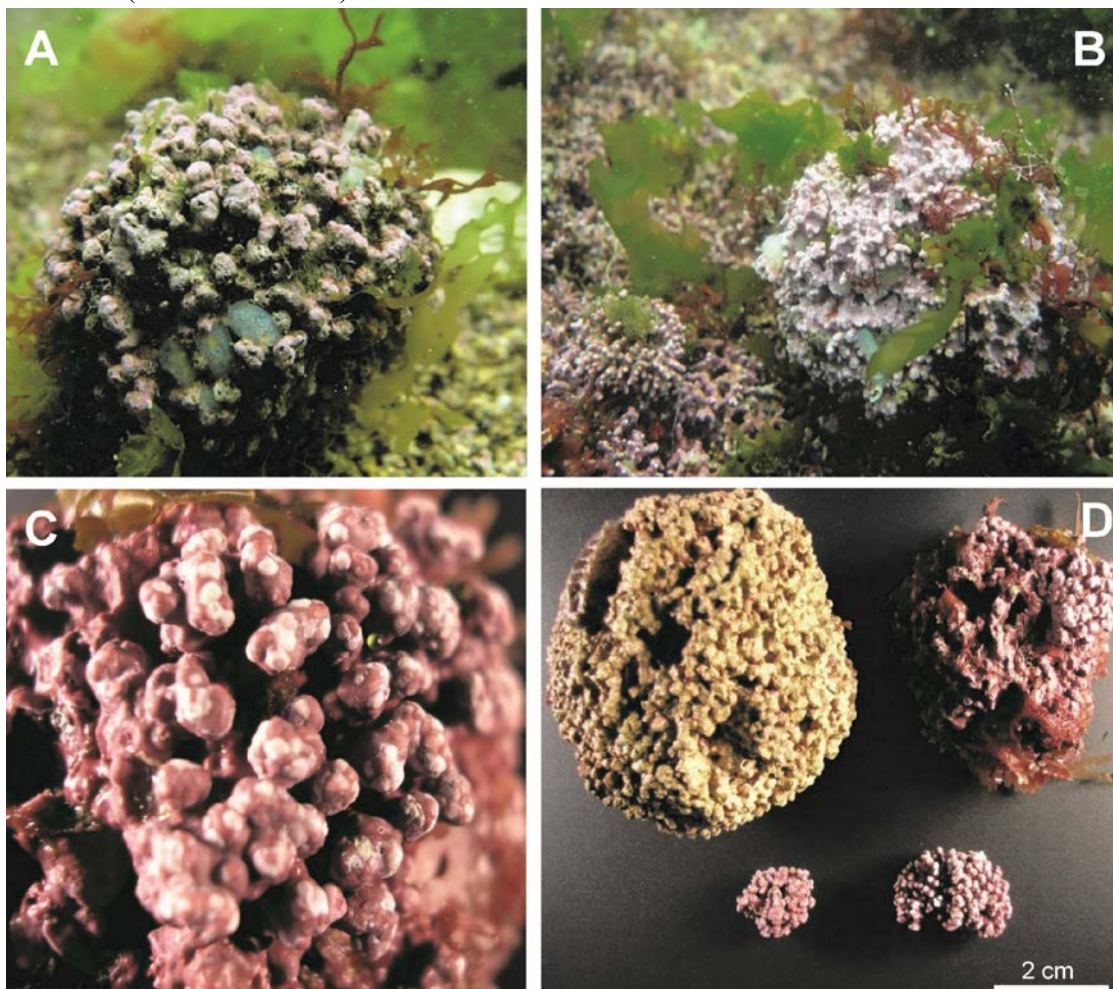


Figura 78. *Mesophyllum sphaericum*. **A-B.** Talos esféricos en los bancos de maerl de la Isla Benencia (-3m). **C.** Ramas claviformes. **D.** Rango de tamaños de los especímenes.

Comentarios: distribución atlántica restringida a Galicia, pero en el Mediterráneo se encuentra en las Islas Columbretes, el mar de Alborán y Sicilia, como maerl (rodolito) y también bajo morfologías incrustantes (Peña *et al.* 2015b).

Mesophyllum sp. 1

Fig. 80

Bibliografía de referencia: Pardo *et al.* (2017, como *Mesophyllum* sp. 3).

Descripción: talo costroso de 2-4 cm de extensión y < 500 μm de espesor. Talo aparentemente monómero, con fusiones celulares y células corticales redondeadas a alargadas, de 8-20 μm de diámetro y 5-15 μm de altura. Una capa de células epitalinas aplanadas, de 5-15 μm de diámetro y 3-8 μm de altura; filamentos basales alargados curvados en superficie.

Reproducción: conceptáculos no observados.

Hábitat: epilítico, asociada a fondo de maerl submareal (13 m profundidad).

Comentarios: especie críptica detectada mediante un estudio de ADN barcoding de algas coralinas incrustantes asociadas a un fondo de maerl de Galicia (Pardo *et al.* 2017).

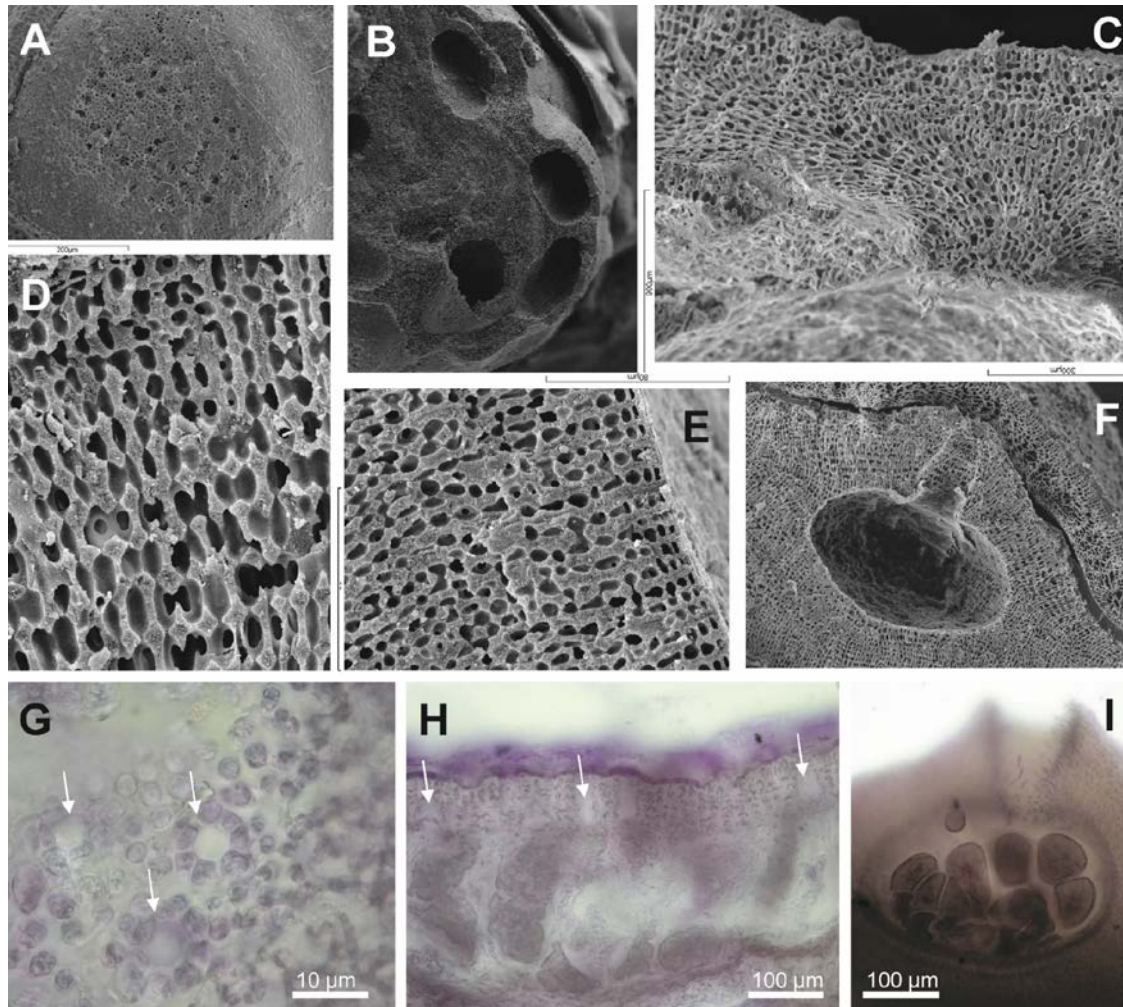


Figura 79. *Mesophyllum sphaericum*. **A.** Conceptáculo multiporado (> 15 poros). **B.** Sección transversal del talo con conceptáculos vacíos, algunos enterrados. **C.** Talo monómero. **D-E.** Células corticales con fusiones celulares. 1-2 capas de células epitalinas aplanadas con los inicios redondeados. **F.** Conceptáculo de carposporocistes, uniporado, vacío. **G.** Células en roseta de conceptáculo multiporados (flechas). **H.** Conceptáculo de esporocistes multiporado (canales indicados por flechas). **I.** Conceptáculo de carposporocistes con carpósporas. A-F (MEB), G-I (MO).

Mesophyllum sp. 2

Fig. 81

Bibliografía de referencia: Pardo *et al.* (2017, como *Mesophyllum* sp. 4).

Descripción: talo costroso de 3-5 cm de extensión y < 800 µm de espesor, con la superficie lisa con conceptáculos inmersos. Organización dorsiventral monómera, con fusiones celulares entre células corticales. 1-2 capas de células epitalinas aplanadas de 5-15 µm de diámetro y 3-7 µm de altura, células iniciales subepitalinas alargadas, 5-15 µm de diámetro y 5-20 µm de altura, de mayor tamaño que las células subyacentes.

Reproducción: conceptáculos multiporados de 300 µm de diámetro y 150 µm de altura. Con el techo formado por 8-15 células.

Hábitat: epilítico, asociada a fondo de maerl submareal (13 m profundidad).

Comentarios: especie críptica detectada mediante un estudio de DNA barcoding de algas coralinas incrustantes asociadas a un fondo de maerl de Galicia (Pardo *et al.* 2017).

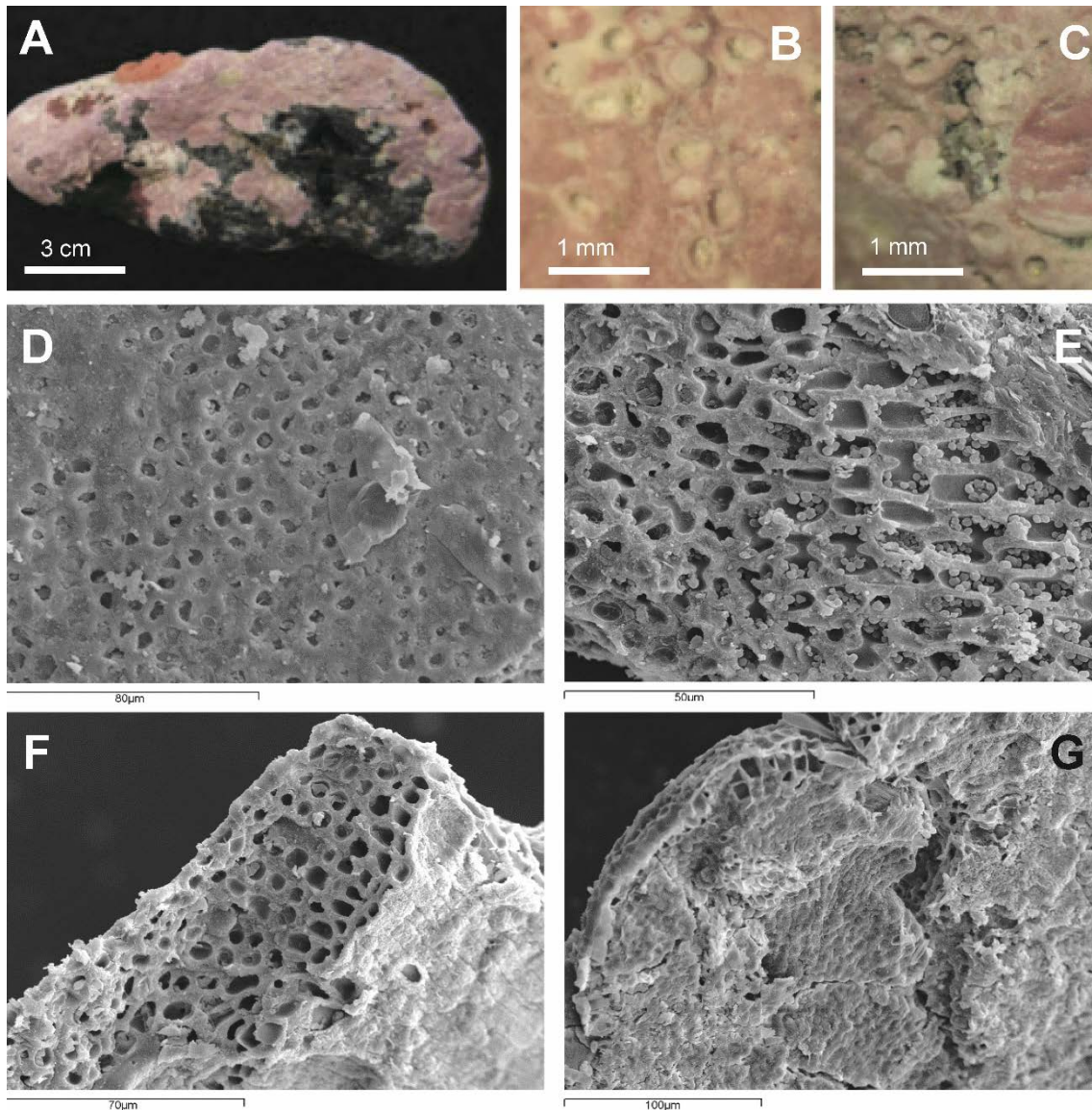


Figura 80. *Mesophyllum* sp. 1. **A-B.** Talos costrosos de Illa de Ons, con conceptáculos asexuales multiporados. **D.** Células en vista superficial. **E-F.** Sección transversal aparentemente monómera, con fusiones celulares y células corticales redondeadas a alargadas. Una capa de células epitalinas aplanadas y filamentos basales alargados curvados en superficie. **G.** Envés del talo visto en superficie. D-G (MEB).

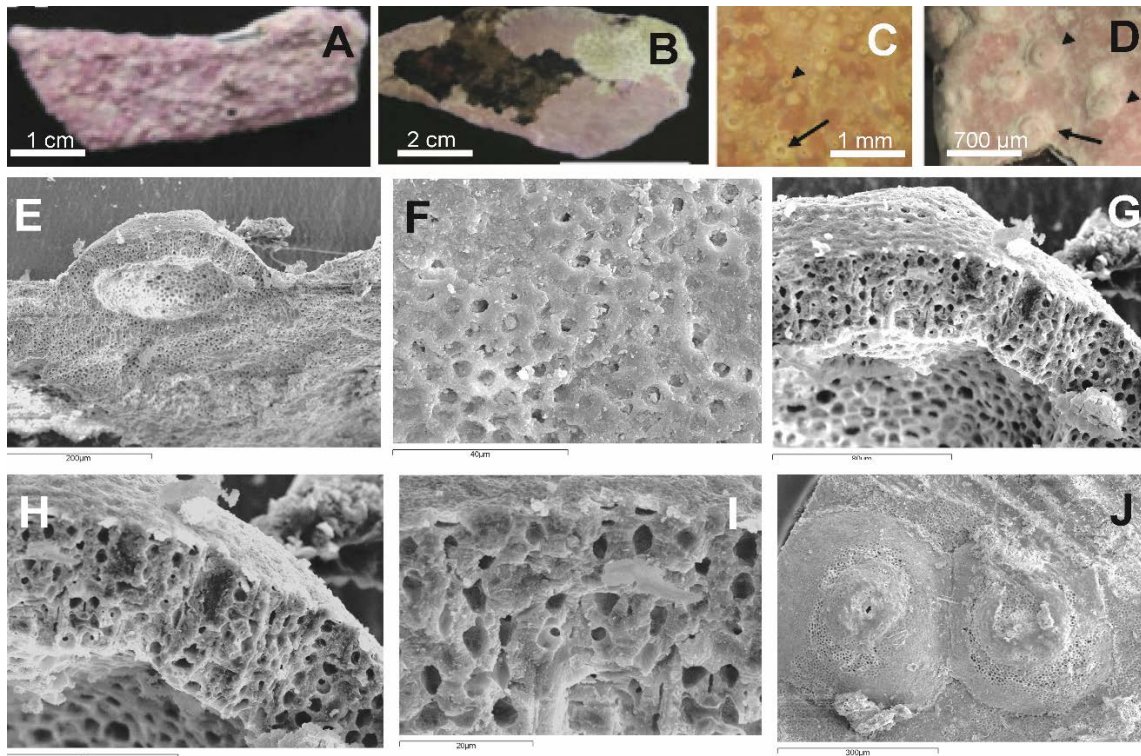


Figura 81. *Mesophyllum* sp. 2. **A-B.** Talos costrosos. **C-D.** Conceptáculos asexuales multiporados (flecha) y sexuales uniporados (cabeza de flecha). **E.** Ejemplar sobre pequeñas piedras. **F.** Células en vista superficial. **G-H.** Talo aparentemente monómero. Células corticales redondeadas, con fusiones celulares. **I.** 1-2 capas de células epitalinas, células iniciales subepitalinas alargadas. **J.** Conceptáculos uniporados. E-J (MEB).

Taxa inquirendae

Boreolithon van-heurckii (F. Heydrich) A.S. Harvey *et* W.J. Woelkerling

Bibliografía de referencia: Chalon (1905), Miranda (1932), Cabioch (1972), Woelkerling (1988), Irvine y Chamberlain (1994), Harvey y Woelkerling (1995), Harvey *et al.* (2003).

Distribución y abundancia: según Irvine y Chamberlain (1994), es muy abundante en el golfo de Vizcaya y en Islas Británicas, en Jersey y al norte de Channel Islands, también presente en Francia, en el golfo de St. Malo. Presente en el sur de Australia (Harvey y Woelkerling 1995).

Comentarios: no se encontró material de la cita original de Pontevedra (Miranda 1932), tampoco material asimilable a esta especie en los muestreos.

Hydrolithon farinosum (J.V. Lamouroux) D. Penrose *et* Y.M. Chamberlain

Bibliografía de referencia: Penrose y Chamberlain (1993), Irvine y Chamberlain (1994).

Distribución y abundancia: distribución amplia, desde el Caribe, Antártida hasta el sur de Australia, Mediterráneo, Islas Británicas (Guiry y Guiry 2022).

Comentarios: varias citas en las tres provincias gallegas (Bárbara *et al.* 2005), pero ninguna dispone de material de herbario, ni descripciones en los trabajos donde se citan. No se encontró nuevo material que pueda ser asignado a *H. farinosum*, ni material asignado a otras especies del género como *H. boreale*, como consideraron también Furnari *et al.* (2003).

Leptophytum bisporum (Foslie) W.H. Adey

Bibliografía de referencia: Foslie (1905), Donze (1968), Adey (1970), Ardré (1970), Woelkerling (1998), Bárbara *et al.* (2005), Lugilde *et al.* (2016).

Distribución y abundancia: desde el noroeste atlántico a la Macaronesia (Islas Canarias), Ardré (1970).

Comentarios: según la bibliografía (Bárbara *et al.* 2005, Lugilde *et al.* 2016) esta especie presentaba distribución incierta en el noroeste ibérico, con citas en A Coruña (Bescansa 1948) y Pontevedra (Miranda 1931). Por error las citas se adjudicaron a estos autores cuando son en realidad de Donze (1968). La cita de Donze (como *Lithothamnion bisporum*) no aporta mucha información; solo batimetría y localidad de recolección (20 m, Ría de Arousa). En los muestreos no se ha encontrado material asimilable a *L. bisporum*, en base a la existencia de talos de elevado espesor, agrupaciones de conceptáculos de bisporocistes de gran tamaño elevados en el talo y con un anillo muy marcado, varias capas de células epitalinas aplanadas y células tipo *Leptophytum* (Irvine y Chamberlain 1994). Igualmente, tampoco se ha encontrado ninguna especie asimilables al género *Leptophytum*, aunque existe una cita de *L. bornetii* para el sur de Portugal (Ardré 1970).

Lithophyllum vickersiae Me. Lemoine

Bibliografía de referencia: Lemoine (1963), Ardré (1970), Afonso-Carrillo (1983), Neto (1994), Afonso-Carrillo y Sansón (1999).

Distribución y abundancia: atlántico-lusitánica. Citada en Minho y Arrábida (Lemoine 1963, Ardré 1970). Presente en el golfo de Vizcaya (Ardré 1970), submareal en San Juan de Luz (Dizerbo y Herpé 2007), Macaronesia (Islas Canarias, Azores, Cabo Verde) en Lemoine (1963), Neto (1994) y Afonso-Carrillo (1983). Citada también en Rade de Brest (Dizerbo y Herpé 2007).

Comentarios: en la revisión de los herbarios COI y PO no se ha localizado el material de la cita de Minho (LEMOINE 1963, Ardré 1970), tampoco se ha encontrado en los muestreos, incluyendo la localidad original de la cita (Viana do Castelo, Minho).

Lithothamnion sonderi Hauck

Bibliografía de referencia: (Chamberlain 1992, Irvine y Chamberlain 1994, Cormaci *et al.* 2017, Townsend y Huisman 2018).

Distribución y abundancia: desde Noruega al norte de España en Irvine y Chamberlain (1994), Islas Británicas, Mediterráneo (Cormaci *et al.* 2017), Australia (Townsend y Huisman 2018).

Comentarios: no está registrado en el noroeste ibérico, aunque existen citas sin precisar desde Noruega hasta el norte de España (Chamberlain 1992), en Macaronesia (Gil-Rodríguez y Afonso-Carrillo 1980), así como en el Mediterráneo ibérico (Gómez-Menor y Fuentes-Lasala 1982). Algunas muestras presentan caracteres coincidentes con caracteres externos de *L. sonderi*, pero no se ha podido demostrar. Futuros estudios anatómicos más detallados y estudios moleculares que incluyan el material tipo podrían confirmar la presencia de esta especie en el noroeste ibérico.

Titanoderma cystoseirae (Hauck) Heydrich

Bibliografía de referencia: Hauck (1883), Heydrich (1897), Athanasiadis (1989), Bressan y Babbini (2003), Rodríguez-Prieto *et al.* (2013), Cormaci *et al.* (2017).

Distribución y abundancia: distribución meridional. Presente en el sur ibérico y el Mediterráneo (Cormaci *et al.* 2017). Cita antigua en Minho sin autor, rescatada del Herbario COI.

Comentarios: no se ha encontrado ningún material asimilable a esta especie.

Resultados corológicos y distribución

En la tabla 3 se presenta un listado alfabético de las algas coralinas del noroeste ibérico, indicando la presencia de cada taxa en las seis provincias.-En el noroeste ibérico, las especies con mayor representación y amplia distribución en casi todas las provincias (> 50%) son *Choreonema thuretii*, *Corallina berteroi*, *C. officinalis*, *Ellisolandia elongata*, *Jania longifurca*, *J. rubens*, *J. rubens* var. *corniculata*, *J. squamata*, *Lithophyllum byssoides*, *L. hibernicum*, *L. incrustans*, *L. orbiculatum*, *Melobesia membranacea*, *Mesophyllum expansum*, *M. lichenoides*, *Phymatolithon lamii*, *P. lenormandii*, *Titanoderma laminariae* y *T. pustulatum*. La mayoría de ellas presentan además una amplia distribución geográfica. Sin embargo, otras especies tienen una distribución rara como *Amphiroa vanbosseae*, con localidad tipo en las Islas Galápagos y aparentemente ausente en regiones adyacentes (Cremades *et al.* 1997, Lugilde *et al.* 2016). En el caso de *Jania virgata*, existen citas al norte de la península (ver Lugilde *et al.* 2017) y en el Mediterráneo, con una distribución en otros territorios aparentemente meridional. Finalmente, otra especie de distribución rara es *Mesophyllum sphaericum*, conocida en una única localidad gallega formando maerl (Peña *et al.* 2011) y en el Mediterráneo como maerl y con morfología costrosa (Peña *et al.* 2015b).

El noroeste ibérico es una zona de solapamiento entre especies de distribución septentrional a meridional (Tabla 3). El territorio con el que más especies comparte son las Islas Británicas-Atlántico francés (38 especies). Con el Mediterráneo Ibérico y Macaronesia se comparte un número inferior, 29 y 28 especies respectivamente. Por tanto, en el noroeste ibérico predominan algas coralinas de distribución septentrional, entre las que destacan *Lithophyllum bathyporum*, *L. hibernicum*, *Phymatolithon boreale*, *Pneophyllum limitatum*, *P. myriocarpum* y *Titanoderma laminariae*. En cuanto a especies de distribución meridional también destacan *Jania longifurca*, *Lithophyllum artabricum*, *Mesophyllum expansum* y *M. sphaericum*. El género *Amphiroa* es de distribución meridional, con varias especies presentes en el mar Mediterráneo. El género más diverso es *Lithophyllum* (9 especies), seguido de *Phymatolithon* y *Mesophyllum* (6 especies), *Jania* y *Pneophyllum* (5 especies) y *Titanoderma* (4 especies). Entre las ausencias destacan géneros conocidos al norte y al sur del noroeste ibérico (Lugilde *et al.* 2016). Como ejemplos de géneros septentrionales ausentes en Galicia destacan *Ezo*, *Clathromorphum* y *Exilicrusta* o meridionales, como *Neogoniolithon*, *Porolithon*, *Spongites* y *Sporolithon*.

El esquema más habitual de zonación de especies de coralinas en el intermareal rocoso del noroeste ibérico ha sido: (i) *Lithophyllum byssoides*, *L. orbiculatum* y *Phymatolithon lenormandii* restringidas al intermareal superior, (ii) *Corallina berteroi*, *L. hibernicum* y *Mesophyllum expansum* como especies más destacables en el intermareal medio-inferior y (iii) esta última especie junto a *L. incrustans* y *Phymatolithon lamii* en el submareal somero. En la zonación se intercalan especies geniculadas destacables como *C. officinalis*, *Jania longifurca*, *J. rubens* y *J. squamata* y especies costrosas o epífitas como *M. lichenoides*. De forma menos abundante se encuentran *Harveylithon samoëense*, *Hydrolithon boreale*, *L. bathyporum*, *M. alternans*, *P. boreale* o *Ellisolandia elongata*, ésta última abundante de extraplomos. Como especies epífitas abundantes destacan *Pneophyllum fragile* y *P. coronatum* sobre *Zostera marina*, junto a *Choreonema thuretii*, *L. corallinae*, *Titanoderma pustulatum*, *T. laminariae* y *Melobesia membranacea* sobre otras especies algales rojas y pardas de variado porte (*Chondrus crispus*, *Phyllophora crispa*, *Gongolaria baccata*, etc.); o incluso sobre otras especies de coralináceas como *Corallina* y *Jania*. En los fondos de maerl del noroeste ibérico dominan *Phymatolithon calcareum*, *P. lusitanicum* y *Lithothamnion coralliodes*. La especie *M. sphaericum* ha sido

únicamente registrada en una localidad, mientras que en el Mediterráneo cuenta con una amplia distribución, tanto como maerl como epilítica (Peña *et al.* 2011, 2015b). También asociadas a fondos de maerl se encuentran especies geniculadas como *Jania longifurca* y *J. rubens*, así como otras incrustantes tales como *L. nitorum* sobre guijarros o restos de conchas (Peña *et al.* 2018).

Tabla 3. Listado alfabético de las algas coralinas del noroeste ibérico y distribución en las provincias del noroeste ibérico y en los territorios vecinos. (Lu) Lugo, (C) A Coruña, (Po) Pontevedra, (Mi) Minho, (DL) Douro Litoral, (BL) Beira Litoral, (IB-Af) Islas Británicas y Atlántico francés/British Isles and Atlantic France (Mac) Macaronesia, (Mdl) Mediterráneo Ibérico/Mediterranean Iberia. (+) cita bibliográfica incluida en Lugilde *et al.* (2016), (x) cita errónea en LUGILDE *et al.* (2016). Notas: (1) Lugilde *et al.* (2021), (2) Lugilde *et al.* (2017), (3) Peña *et al.* (2021), (4) Pardo *et al.* (2017), (5) Bárbara *et al.* (2016), (6) Adey *et al.* (2018), (7) García-Redondo *et al.* (2019).

Especie	Lu	C	Po	Mi	DL	BL	IBAf	Mac	Mdl
<i>Amphiroa vanbosseae</i>	+	+	+						
<i>Choreonema thuretii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Corallina ferreyrae</i>	+	+	+	+	+	1	+	+	+
<i>Corallina officinalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ellisolandia elongata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Harveylithon samoëense</i>	1		1				+	+	+
<i>Hydrolithon boreale</i>	1	1		1	1		+	+	+
<i>Hydrolithon sargassi</i>	1	1					+		
<i>Jania longifurca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Jania rubens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Jania rubens</i> var. <i>corniculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Jania squamata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Jania virgata</i>		2	x				2	+	+
<i>Lithophyllum artabricum</i>	3	3			3			+	+
<i>Lithophyllum bathyporum</i>	+			1	1		+		
<i>Lithophyllum byssoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lithophyllum crouaniorum</i>	1	1		1	1		+	+	+
<i>Lithophyllum hibernicum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lithophyllum incrustans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lithophyllum nitorum</i>		4	4				+		
<i>Lithophyllum orbiculatum</i>	1	1	+	+	1	1	+	+	+
<i>Lithophyllum</i> sp.	4	+	+						
<i>Lithothamnion corallioides</i>		+	+			x	+	+	+
<i>Lithothamnion</i> sp.			4						
<i>Melobesia membranacea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesophyllum alternans</i>	5	+	1	+	+	1	+	+	+
<i>Mesophyllum expansum</i>	5	+	+	1	1	1	+	+	+
<i>Mesophyllum lichenoides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mesophyllum sphaericum</i>		+							+
<i>Mesophyllum</i> sp. 1			4						
<i>Mesophyllum</i> sp. 2			4						
<i>Phymatolithon boreale</i>	1	6	1	6	1	1	6		
<i>Phymatolithon calcareum</i>	x	+	+			x	+	+	+
<i>Phymatolithon lamii</i>	+	+	1	1	1	1	+		
<i>Phymatolithon lenormandii</i>	+	+	+	+	1	+	+	+	+
<i>Phymatolithon lusitanicum</i>		+	+				+		
<i>Phymatolithon</i> sp.			4						
<i>Pneophyllum confervicola</i>		1					+	+	+
<i>Pneophyllum coronatum</i>		1					+	+	+
<i>Pneophyllum fragile</i>	7	+	+				+	+	+
<i>Pneophyllum limitatum</i>		1					+		
<i>Pneophyllum myriocarpum</i>		1			1		+		
<i>Titanoderma corallinae</i>	+	+	+		1	1	+	+	+
<i>Titanoderma laminariae</i>		+	1	1			+		
<i>Titanoderma pustulatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Titanoderma pustulatum</i> var. <i>confine</i>	1	1		1			+		

La distribución de especies entre Galicia y norte de Portugal es similar, compartiendo especies de interés corológico como *Amphiroa vanbosseae*, *Lithophyllum artabricum*, *L. bathyporum*, *L. crouaniorum* y *Mesophyllum alternans*. Las principales diferencias se relacionan con el hábitat o abundancia en el nivel litoral. Por ejemplo, en el norte de Portugal *Corallina berteroi* es menos abundante en el intermareal rocoso, *L. byssoides* se encuentra en áreas más protegidas y *Jania rubens* está presente en charcas fotófilas del intermareal medio-superior en Douro Litoral. Estas diferencias observadas en el norte de Portugal pueden deberse a una mayor abundancia de arrecifes del poliqueto *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767) y a una mayor exposición al oleaje (Plicanti *et al.* 2017). Por otra parte, en el norte de Portugal no se conocen fondos de maerl como en la región del Algarve (Carro *et al.* 2014) por lo que están ausentes especies de maerl gallegas como *Lithothamnion corallioides*, *Phymatolithon calcareum*, *P. lusitanicum* y *Mesophyllum sphaericum*. Tampoco se localizan praderas de *Zostera marina*, donde es habitual especies epífitas como *Pneophyllum*. Asimismo, algunas especies poco conspicuas como *Harveylithon samoëense* no han sido localizadas en el norte de Portugal.

Identificación de algas coralinas del noroeste ibérico

Con objeto de facilitar la identificación de las especies se muestran los principales caracteres de diagnóstico (Tabla 4) y la terminología del grupo (ver glosario).

Tabla 4. Principales caracteres diagnóstico de los géneros de algas coralinas del noroeste ibérico: 1: morfotipo (G) geniculada, (NG) no geniculada; 2: organización del talo (M) monómero, (D) dímero; 3: fijación al sustrato (COS) base costrosa, (RIZ) rizoides, (Sc) con discos secundarios, (C) talo costroso, (Si) semiendófito; 4: patrón de ramificación (Dc-R) dicotómica regular, (Dc-Ir): dicotómica irregular, (PIN) pinnada; 5: tipo de desarrollo de conceptáculos de esporocistes (ver en pgs. 13-15; (1-2): uniporado, (3) multiporado); 6: conexiones celulares (F) fusiones celulares, (S) sinapsis secundarias; 7: células en vista superficial, (PHY) tipo *Phymatolithon*, (PNE) tipo *Pneophyllum*; 8: células epitalinas en sección transversal (CO) en forma de copa, (TR) triangulares, (D) en domo, (R) redondeadas; 9: células iniciales subepitalinas (C) igual o más cortas que las células corticales subyacentes, (L) más largas que las células corticales subyacentes; 10: tricocitos; 11: nº de células centrales del disco germinativo.

Género	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Amphiroa</i>	G	M, D	Si, COS	Dc-Ir	2	S	-	-	C	+	20-32
<i>Choreonema</i>	NG	-	Si	-	2	-	-	-	-	-	-
<i>Corallina</i>	G	M, D	COS	PIN	1	F	-	TR	C	+	32
<i>Ellisolandia</i>	G	M, D	COS	PIN	1	F	-	TR	C	+	-
<i>Harveylithon</i>	NG	D	C	-	2	F	PNE	-	C	+	-
<i>Hydrolithon</i>	NG	D	C	-	2	F	PNE	-	C	+	4
<i>Jania</i>	G	M, D	COS, RIZ, Sc	Dc-R	1	F	-	TR	C	+	-
<i>Lithophyllum</i>	NG	M, D	C	-	2	S	PHY, PNE	-	C, L	+	-
<i>Lithothamnion</i>	NG	M, D	C	-	3	F	PHY	CO	C	-	-
<i>Melobesia</i>	NG	D	C	-	3	F	PNE	-	C	-	56
<i>Mesophyllum</i>	NG	M	C	-	3	F	PHY	R	L	-	-
<i>Phymatolithon</i>	NG	M	C	-	3	F	PHY	D	C	-	-
<i>Pneophyllum</i>	NG	D	C	-	2	F	PNE	-	C, L	+	8
<i>Titanoderma</i>	NG	M, D	C	-	2	S	PHY, PNE	-	C, L	-	-

Para la identificación de especies se han tenido en cuenta caracteres de morfología externa e interna y reproductivos como conceptáculos uniporados o multiporados, así como el diámetro de los mismos. Igualmente, algunas especies de coralináceas presentan un hábitat singular que puede ayudar en la identificación, así que se ha contemplado en la clave. En la clave de identificación (Tabla 6) se diferenciaron tres grandes grupos morfológicos: geniculadas, no geniculadas y especies del maerl. Respecto al primer grupo, es habitual emplear para la identificación el tipo de fijación al sustrato, el patrón de ramificación, el diámetro de los intergenículos y el ángulo de ramificación. Para las especies no geniculadas tiene importancia la morfología externa (extensión y espesor de la costra, la superficie, presencia y diámetro de margen) que se complementa con la morfología interna (organización dímica o monómera, conexiones celulares por sinapis secundarias o fusiones celulares, tipos de células epitalinas e iniciales subepitalinas, células corticales y basales). Respecto a las especies del maerl, la forma del talo y diámetro de las ramas es orientativa, aunque para una correcta identificación se necesita una observación minuciosa de la estructura interna.

Clave de identificación

- 1a Parásito de especies de *Jania*. Visible únicamente un conceptáculo isodiamétrico (40-80 μm), débilmente calcificado y con falsa placa multiporada *Choreonema thuretii*
- 1b Talo de vida libre y aspecto de coral, formado por ejes y ramas totalmente calcificadas. Especies formadoras de bancos submareales de maerl 2
- 1c Talos fijos al sustrato, formados por ejes y ramas erguidas con alternancia de segmentos calcificados y no calcificados. Especies geniculadas 3
- 1d Talos fijos al sustrato, totalmente calcificados y consistencia pétreo. Morfología variable: discoidal, costrosa, arbuscular, lamelada, etc. Especies no geniculadas 8
- 2a Talo esférico (3-9 cm de diámetro), densamente ramificado y con ramas claviformes. Especie rara, presente en una localidad gallega *Mesophyllum sphaericum*
- 2a Morfología externa discoidal y elipsoidal (2-5 cm de diámetro), color gris-rosáceo mate en seco y con superficie plana. Ramas cilíndricas o espatuladas a comprimidas (2-3 mm diámetro) generalmente soldadas entre sí, con los ápices en forma de abanico. 1-2 capas de células epitalinas en forma de cúpula (1,5-2,5 x 4 μm) *Phymatolithon lusitanicum*
- 2b Morfología externa discoidal y elipsoidal (1-4 cm de diámetro). Ramas cilíndricas o espatuladas (>1,5 mm diámetro), con ápices comprimidos *Phymatolithon calcareum*
- 2c Morfología externa elipsoidal (1-4 cm de diámetro). Ramas cilíndricas, frágiles (<1,5 mm diámetro) con 1-2 capas de células epitalinas acopadas o rectangulares *Lithothamnion corallioides*
- 3a Ramificación primaria di-tricotoma. Intergenículos cilíndricos (150-865 x 90-300 μm), con numerosas inserciones subapicales o medias y ocasionalmente con lóbulos distales. Ramificación secundaria pinnada y opuesta, aparentemente di-tricotómica. Base costrosa de 1-5 mm, con rizoides secundarios. Ángulos de inserción 20-45°, hasta 100°. Epífita sobre *Cladostephus spongiosus* *Jania virgata*
- 3b Ramificación primaria pinnada 4
- 3c Ramificación primaria dicotómica o irregular 5
- 4a Intergenículos cilíndricos (700-1500 x 700-1000 μm) sin lóbulos distales. Relación altura/diámetro 1,7-3,6. Ramificación pinnada regular con 2-3 (4) segmentos por intergenículo y ángulo de inserción 30-60°. Sobre roca, en el intermareal inferior y submareal, de ambientes expuestos y semiexpuestos *Corallina officinalis*

- 4b Intergenículos cilíndricos a comprimidos, hasta trapezoidales (300-700 x 200-600 μm) y con lóbulos distales. Relación altura/diámetro 1-1,7. Ramificación pinnada regular o irregular con 3-5 (7) segmentos por intergenículo y ángulos de inserción 20-45°. Sobre roca en el intermareal medio, en zonas iluminadas, junto a *Lithophyllum hibernicum*
..... *Corallina berteroi*
- 4c Intergenículos trapezoidales, comprimidos, aplanados o con expansiones aladas (350-750 x 400-700 μm) y lóbulos distales ocasionales. Relación altura/diámetro < 1,5. Ramificación pinnada regular con 3-7 (9) segmentos por intergenículo. Ángulos de inserción 20°. Común en paredes verticales umbrías del intermareal inferior, asociada a la esponja *Grantia compressa*
..... *Ellisolandia elongata*
- 5a Ejes cilíndricos robustos y rígidos (450-700 x 100-370 μm) con ramificación irregular y sin lóbulos distales. Conceptáculos ligeramente emergentes y por toda la superficie del talo. Semiendófito sobre *Lithophyllum hibernicum*, en charcas del intermareal medio
..... *Amphiroa vanbosseae*
- 5b Ramificación primaria dicotómica, pero secundaria pinnada y opuesta. Intergenículos trapezoidales y comprimidos (300-1100 x 240-865 μm), con numerosos lóbulos distales. Base rizoidal muy desarrollada (200-1500 μm). Epilítica o epífita de especies de *Cystoseira* s.l. en el intermareal inferior y submareal
..... *Jania squamata*
- 5c Ramificación primaria y secundaria dicotómica regular 6
- 6a Intergenículos trapezoidales o comprimidos (220-750 x 150-400 μm), provistos de numerosos lóbulos distales y 1-6 segmentos entre dicotomías. Epífita de especies de *Cystoseira* s.l., en el intermareal inferior y submareal
..... *Jania rubens* var. *corniculata*
- 6b Intergenículos cilíndricos o ligeramente comprimidos y sin lóbulos distales 7
- 7a Intergenículos cilíndricos a comprimidos, robustos (120-950 x 115-370 μm). Base costrosa de 2-3 mm, con rizoides secundarios. Ángulo de inserción 25-45°. Sobre roca o epífita de *Lithophyllum* spp. en el intermareal inferior y submareal. En maerl talos con ramificación decusada y divaricada, numerosos discos secundarios, intergenículos son cilíndricos y delgados (70-180 μm x 100-550), con ángulos de ramificación en ocasiones muy abiertos (>120°)
..... *Jania longifurca*
- 7b Intergenículos cilíndricos (190-500 x 85-200 μm). Con 1-2 segmentos entre dicotomías y aspecto corimbiforme en las partes apicales. Ángulo de inserción ramas 10-45°. Base costrosa de 1-5 mm, sin rizoides. Epífita de especies de *Cystoseira* s.l. en el intermareal inferior y submareal. En maerl ramificación decusada y divaricada, numerosos discos secundarios, intergenículos cilíndricos y delgados (70-650 μm de diámetro y 70-150 μm de altura), con ángulos en ocasiones muy abiertos (>120°)
..... *Jania rubens*
- 8a Talo costroso fino (< 3 mm) totalmente adherido al sustrato o parcialmente separado, en forma de ménsula o hemisférico 9
- 8b Talo costroso grueso (> 3 mm) de aspecto macizo. Morfología variable o formando masas extensas 19
- 9a Talo de contorno hemisférico (3-8 cm diámetro) y de aspecto cerebriforme; formado por numerosos lamelas y pliegues. Intermareal superior y medio en ambientes expuestos o semiexpuestos al oleaje
..... *Lithophyllum byssoides*
- 9b Talo orbicular o irregular, de 250-700 μm de espesor; formado por 4-13 capas de células. Conceptáculos de bisporocistes (250-450 μm diámetro) inmersos bajo 2-3 capas de células. Epífita sobre diversas especies
..... *Titanoderma pustulatum*
- 9c Talo costroso (espesor < 500 μm) totalmente adherido al sustrato 10

9d	Talo costroso (espesor 500-3000 µm) parcialmente separado del sustrato. En sección transversal, estructura dorsiventral monómera, filamentos contiguos con conexiones mediante sinapsis secundarias	17
10a	Talo costroso, totalmente adherido; sobre maerl muerto y guijarros en fondos submareales de maerl	<i>Lithophyllum nitorum</i>
10b	Epífita	11
10c	Epilítica	16
11a	En sección transversal, filamentos contiguos con conexiones celulares mediante sinapsis secundarias	12
11a	En sección transversal, filamentos contiguos con conexiones celulares mediante fusiones celulares	13
12a	Talo orbicular (1-3 mm) de superficie lisa, 100-350 µm de espesor y 10-20 capas de células. Conceptáculos inmersos en el talo. Sobre coralináceas geniculadas y otras especies algales	<i>Titanoderma corallinae</i>
12b	Talo fragmentado, de superficie lisa y 2-5 capas de células alineadas lateralmente. Conceptáculos de tetrasporocistes redondeados (150-300 µm de diámetro). Sobre <i>Laminaria</i> spp. y otras algas	<i>Titanoderma laminariae</i>
13a	Talo formado por < 10 células de espesor	14
13b	Talo formado por > 10 células de espesor	15
14a	Talo orbicular (50-100 µm de espesor) formado por hasta 8 capas de células. Conceptáculos de tetrasporocistes multiporados (80-200 µm de diámetro)	<i>Melobesia membranacea</i>
14b	Talo fino (5-20 µm de espesor) formado por 2-5 células. Conceptáculos uniporados < 200 µm de diámetro. Células del canal del poro emergentes. Sobre <i>Gongolaria baccata</i> y otras algas	<i>Pneophyllum confervicola</i>
14c	Talo fino (5-30 µm de espesor), formado por 2-5 capas de células. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados 150-250 µm de diámetro, con filamentos erguidos en el poro. Sobre <i>Pterocladiaella capillacea</i> y otras algas	<i>Pneophyllum limitatum</i>
14d	Talo laminar fino (5-30 µm de espesor) de superficie granulosa y formado por 7-8 capas de células. Conceptáculos de tetrasporocistes uniporados (200-300 µm de diámetro) con collar hialino. Sobre <i>Chondrus crispus</i>	<i>Pneophyllum myriocarpum</i>
14e	Talo imbricado (30-120 µm µm de espesor), formado por 2-8 capas de células. Disco de germinación formado por 8 células centrales rodeado por 16 pericentrales. Conceptáculos de tetrasporocistes con corona de filamentos. Sobre <i>Zostera marina</i>	<i>Pneophyllum coronatum</i>
15a	Talo imbricado (< 80-220 µm de espesor) de superficie lisa y formado por hasta 12 capas de células. Células iniciales subepitalinas redondeadas de mayor tamaño que las células subyacentes. Conceptáculos uniporados con el poro hundido. Sobre <i>Gongolaria baccata</i> ..	<i>Hydrolithon sargassi</i>
15c	Talo orbicular (30-150 µm de espesor), formado por 5-15 capas de células. Disco de germinación formado por 8 células rodeado por 12 pericentrales. Conceptáculos de tetrasporocistes (30-130 µm de diámetro). Sobre <i>Zostera marina</i>	<i>Pneophyllum fragile</i>
16a	Talo costroso (<5 cm de extensión y 20-80 µm de espesor) de superficie plana, pero con conceptáculos de bisporocistes emergentes (90-185 µm de diámetro). En vista superficial, células tipo <i>Pneophyllum</i> . Color anaranjado. Tricocitos individuales o en pares. Ambientes umbríos del intermareal medio e inferior	<i>Hydrolithon boreale</i>
16b	Talo costroso imbricado (< 4 mm de extensión y < 200 µm de espesor) de superficie plana y textura granulosa con conceptáculos uniporados hundidos (70-150 µm de diámetro), en	

- grupos y sin estructuras especializadas alrededor del poro. En vista superficial células tipo *Phymatolithon*. Color rosa-violeta. Intermareal inferior *Harveyolithon samöense*
- 16c Talo costroso imbricado (< 8 cm de extensión y < 250 µm de espesor) con la superficie granulosa debido a los conceptáculos emergentes (110-350 µm de diámetro). Color variable (rosa, marrón o gris). Ambientes umbríos del intermareal superior y medio
..... *Phymatolithon lenormandii*
- 17a Talo laminar (5-10 cm y 500-1500 µm de espesor) duro y consistente; fijado por el centro y libre en el margen. Superficie lisa. Epilítica, exclusiva del submareal
..... *Lithophyllum artabricum*
- 17b Talo discoidal (1-2 cm de extensión y 400-900 µm de espesor) frágil; con márgenes libres. Superficie lisa y verucosa por numerosos conceptáculos emergentes (320–800 µm de diámetro). Epífita y epilítica en el intermareal inferior y submareal
..... *Mesophyllum lichenoides*
- 17c Talo incrustante 18
- 18a Talo incrustante orbicular (hasta 5 cm de extensión y 3 mm de espesor) muy adherente sobre el sustrato. Conceptáculos 100-160 µm de diámetro. Epilítica o epífita de *Lithophyllum* spp. y otras algas coralinas *Lithophyllum crouaniorum*
- 18b Talo incrustante orbicular (hasta 10 cm de extensión y 0,4-1 mm µm de espesor) de superficie lisa o granulosa debido a la emergencia de conceptáculos de tetrasporocistes (< 100 µm de diámetro). Células corticales alineadas lateralmente y 1-6 capas de células epitalinas apuntadas. Intermareal superior y medio *Lithophyllum orbiculatum*
- 18c Talo incrustante (1-2 cm de extensión y 0,5-1 mm µm de espesor) de superficie reticulada por la confluencia de los márgenes y la emergencia de crestas labiales. Conceptáculos de bisporocistes (70-200 µm de diámetro) con el canal del poro cónico. Intermareal medio e inferior *Lithophyllum bathyporum*
- 19a Talo solo con conceptáculos uniporados 20
- 19b Talo con conceptáculos uniporados y multiporados 21
- 20a Talo incrustante (hasta 10 cm de extensión y 1 cm de espesor), libre en ocasiones. Ejemplares jóvenes discoidales (1-2 cm) de superficie lisa, pero adultos formando gruesas crestas labiales. Generalmente con conceptáculos de bisporocistes (25-90 µm de diámetro) con el canal del poro cónico. Submareal *Lithophyllum incrustans*
- 20b Talo incrustante (hasta 20 cm de extensión y 1-2 cm de espesor). Ejemplares jóvenes discoidales (1-2 cm) de superficie lisa, pero adultos formando gruesas crestas labiales. Generalmente con conceptáculos de tetrasporocistes (200-400 µm de diámetro) con canal del poro tubular y columela calcificada. Intermareal medio e inferior, ocasionalmente submareal *Lithophyllum hibernicum*
- 21a Talos incrustante (hasta 20 cm de extensión y 2-3,5 mm de espesor) con bandas concéntricas y superficie lisa, excepto por la emergencia de conceptáculos de tetrasporocistes multiporados (300-1000 µm de diámetro) con el techo plano a convexo. Márgenes libres de color blanquecino. Epilítica y epífita en el submareal e intermareal inferior *Mesophyllum expansum*
- 21b Talos incrustante (hasta 10 cm de extensión y 1-3,5 mm de espesor) de superficie lisa o prominencias de conceptáculos de tetrasporocistes multiporados (260-500 µm de diámetro) con el techo hundido. Epilítica en el submareal e intermareal inferior
..... *Mesophyllum alternans*

(cont.)

- 21c Talo incrustante plano (2-10 cm de extensión y 0,5-3 mm de espesor). Conceptáculos de tetrasporocistes (210-250 μm de diámetro) y de bisporocistes (95-105 μm de diámetro) inmersos en el talo y poros observados en superficie *Phymatolithon lamii*
- 21d Talo incrustante plano o imbricado (hasta 5 cm de extensión y 0,5-3,5 mm de espesor). Conceptáculos bisporocistes enterrados (120-260 μm). Epilítico en el intermareal inferior *Phymatolithon boreale*

Glosario

Anillo: margen concéntrico en la periferia de algunos conceptáculos (ej. *Phymatolithon*).

Articulado: formado por sucesión de genículos e intergenículos.

Axial: situado en posición central o relativa al eje.

Biestratificado: formado por dos capas (ej. *Hydrolithon boreale*).

Bispora: espora de origen meiótico, formada en pares dentro del bisporociste.

Bisporociste: ciste que contiene dos esporas.

Canal del poro: canal en el techo del conceptáculo, a través del cual se liberan las esporas o los gametos.

Carpogonio: gametociste femenino de las algas rojas. Está formado por una larga tricógina que se continúa en una célula cónica y ensanchada en su base, donde se encuentra una ovocélula.

Carposporociste: ciste propio del carposporófito de las rodofíceas, que produce una única carpóspora diploide.

Carpóspora: aplanóspora diploide de origen mitótico, formada en el carposporociste.

Carposporófito: generación normalmente diploide que comprende desde el cigoto desarrollado en el interior del carpogonio, hasta la maduración de las carpósporas.

Células en empalizada: células vegetativas alargadas con la pared externa engrosada, generalmente paralelas entre sí y perpendiculares a la superficie del talo (ej. *Titanoderma*).

Células epitalinas: células terminales o más externas del talo (epitalo).

Célula de fusión: célula voluminosa y de forma irregular originada por fusión de la célula auxiliar con las adyacentes, a partir de la cual se originan los filamentos gonimoblásticos. Se localiza en la base del carposporociste.

Células basales: capa de células ubicadas en la parte más interna del talo, desarrollada desde los estadios iniciales en ejemplares con organización dorsiventral con el talo dímero. Algunos autores lo consideran homólogo al hipotalo o médula (ej. *Lithophyllum*, *Hydrolithon*).

Células iniciales subepitalinas: células meristemáticas situadas por debajo de las células epitalinas. Por división, generan nuevas células epitalinas en superficie y células vegetativas, internamente.

Células corticales: células vegetivas de los filamentos que forman el córtex. Algunos autores hacen una analogía entre estas células y las peritalinas.

Cespitoso: con aspecto de césped, con disco extendido o ejes postrados de los que se originan numerosos ejes o ramas erectas.

Coaxial: con filas de células alineadas y curvadas en la misma dirección (ej. médula en algunas especies de *Mesophyllum*).

Collar de células: grupos de tricocitos unidos formando una estructura circular, generalmente en la base de los conceptáculos (ej. *Hydrolithon*).

Columela: estructura formada por células estériles desarrolladas en la base de conceptáculos de tetrasporocistes y bisporocistes, en ocasiones está calcificada. La columela es axial si coincide con el eje del conceptáculo y es dendroide cuando se ramifica.

Conceptáculo: cámara o cavidad en la que se desarrollan las estructuras reproductoras (gametocistes o esporocistes) de las algas coralinas. Puede contactar con el exterior mediante un ostiolo (uniporados) o por varios (multiporados).

Consolidado: con células o filamentos contiguos. Es no consolidado si está compuesto por filamentos que no se agrupan juntos para formar un talo distinto (ej. *Choreonema thuretii*).

- Copa, acopado:** extendido o ampliado por encima de la base como en las paredes distales de las células epitalinas de algunas coralinas (ej. *Lithothamnion*).
- Cornículo:** prolongaciones geniculadas, en ocasiones ramificadas, que parten de los conceptáculos. Algunos autores los designan como cuernos (ej. conceptáculos de *Jania*).
- Corimbiforme:** talo con las partes terminales de las ramas a la misma a la misma altura (ej. *Jania rubens*).
- Corona:** anillo de filamentos que rodea y sobresale sobre la superficie de algunos conceptáculos (ej. *Pneophyllum coronatum*).
- Córtex:** estrato celular más externo del talo.
- Cortical:** relativo al córtex o a la capa más externa.
- Crestas labiales:** elevaciones concéntricas o engrosamientos producidos en la superficie del talo de algunas coralináceas no geniculadas (ej. *Lithophyllum hibernicum*).
- Cruciado, tetrasporocistes:** disposición de las esporas en cuatro cuadrantes dentro del tetrasporociste (ej. *Sporolithaceae*).
- Decumbente:** crecimiento mediante ejes o ramas rastreros y/o postrados sobre el sustrato, pero distalmente ascendente.
- Decusado:** ramificación opuesta, pero con un giro de 90° entre intervalos.
- Dicótomo:** ramificación con pares de ramas de igual altura en cada punto de inserción (ej. *Jania longifurca*).
- Dímero:** construcción del talo en el que intervienen conjuntamente filamentos basales y erectos, dispuestos en ángulo recto entre sí.
- Disco de germinación:** organización característica de las células tras la germinación de la espora y previo al desarrollo del nuevo talo (ej. *Hydrolithon*, *Pneophyllum* o *Melobesia membranacea*).
- Disco de fijación o adhesión:** estructura discoidal, anular o aplanada para el anclaje del talo al sustrato. Pueden ser secundarios (ej. *Jania*).
- Divaricado:** ramificación con ángulos abiertos.
- Dorsiventral:** con un plano de simetría que separa una zona ventral y una dorsal.
- Endófito:** creciendo totalmente dentro de una planta o parcialmente (semiendófito).
- Emergido:** elevado sobre la superficie del talo.
- Epilítico:** que crece sobre un sustrato inorgánico, como roca o piedra.
- Epífito:** desarrollado sobre una planta o alga, sin parasitarla.
- Epitalo:** células del talo en contacto con la superficie. Formado por una o varias capas de células epitalinas.
- Epizoico:** que crece sobre un animal.
- Espermacio:** gameto masculino sin flagelos, característico de las algas rojas.
- Espermatocistóforo:** célula que forma un único gameto masculino, el espermacio.
- Esporófito:** fase multicelular diploide que produce esporas, generalmente meióticas.
- Estolón:** eje rastrero o postrado sobre el sustrato, del cual parten ramas erectas (ej. *Corallina* y *Jania*).
- Excrecencia:** prolongaciones irregulares del talo.
- Filamento:** fila de células derivadas de un meristema terminal o subterminal, unidas entre sí por sinapsis primarias. (ej. Filamentos basales *Mesophyllum*).
- Filamento erecto:** filamento derivado de un filamento basal y orientado hacia la superficie.
- Filamento gonimoblástico:** en el carposporófito, filamento que produce carposporocistes terminales.
- Fusión celular:** unión entre dos células de filamentos vegetativos por rotura de las paredes celulares.
- Gametófito:** generación sexual multicelular generalmente haploide (n) y dioica, que produce gametos.
- Genículo:** fila de células no calcificadas parcial o completamente, localizadas entre intergeniculos contiguos de las coralinas geniculadas.
- Gonimoblasto:** masa compacta de células y filamentos desarrollada dentro del conceptáculo femenino y que forma carpósporas.
- Imbricado:** formado por estratos muy próximos entre sí y superpuestos (ej. *Phymatolithon*).
- Incrustante:** formando una costra adherida al sustrato.

- Intercalar:** desarrollándose entre el ápice y la base.
- Intergenículo:** segmento calcificado dispuesto en serie linear del talo erguido de las coralinas geniculadas (ej. *Amphiroa*, *Corallina* y *Jania*). También denominado artejo.
- Lamela:** pliegue o excrecencia en la superficie del talo.
- Lóbulo distal:** prolongación calcificada en la parte distal del intergenículo de algunas especies de *Corallina* y *Jania*. También denominado cornículo.
- Maerl/Maërl:** coralinas no geniculadas de vida libre (no fijadas al sustrato), generalmente muy ramificadas y de aspecto arbuscular. Pueden formar acúmulos extensos de algas vivas o muertas denominados bancos o lechos de maerl.
- Médula:** en talos monómeros, estrato celular más interno del talo.
- Monómero:** construcción del talo en el que intervienen exclusivamente un solo tipo de filamentos erguidos, que se desarrollan paralelos al sustrato y se curvan hacia arriba en la parte distal.
- Multiaxial:** estructura del talo con varios filamentos centrales que confluyen en una masa compacta.
- Multiestratificado:** formado por varios estratos celulares.
- Multiporado:** tipo de conceptáculos provistos de varios poros en el techo (ej. especies de *Hapalidiaceae*).
- Papila:** pequeñas células hinchadas y alineadas con el canal del poro.
- Pervasivo:** relativo a las fusiones celulares, amplias y generalizadas, producidas entre casi la totalidad de las membranas celulares.
- Pinnado:** provisto de segmentos laterales dispuestos regularmente a ambos lados de un eje o rama.
- Pseudoparénquima:** agrupación de filamentos densamente dispuestos y con aspecto de parénquima.
- Rámula:** sinónimo de rama pequeña.
- Rizoide:** célula, filamento o estructura basal semejante a una raíz que sirve para la fijación del talo al sustrato.
- Rodolito:** talo comúnmente nodular y de vida libre que se produce como resultado de la fragmentación o el desarrollo de calcificación a partir de un núcleo central (piedra o sustrato biógeno). Suele emplearse como sinónimo de maerl.
- Roseta:** anillo de células que circundan el poro del conceptáculo (ej. *Mesophyllum*).
- Semiendófito:** que vive parte en el interior de un organismo vegetal y parte en superficie, como sucede con *Choreonema thuretii* sobre *Jania*.
- Sinapsis:** conexión entre células mediante un poro y un tapón. Pueden ser primarias (entre células del mismo filamento) o secundarias (entre células de filamentos adyacentes).
- Tetrasporociste:** esporociste que origina tétradas de esporas haploides.
- Tetráspora:** cada una de las cuatro esporas haploides, de origen meiótico y formada dentro del tetrasporociste.
- Tetrasporófito:** generación diploide de las rodoficeas que produce tetrásporas haploides.
- Tricocito:** célula generalmente de mayores dimensiones que las vegetativas circundantes y que produce un pelo, cuya disposición es característica en algunos géneros (ej. *Hydrolithon* y *Pneophyllum*). Pueden aparecer en grupos, denominados campos de tricocitos.
- Tricógina:** prolongación distal y delgada del carpogonio por la que contactan los espermacios.
- Tricótomo:** ramificación con tres ramas de igual altura en cada punto de inserción (ej. *Jania virgata*).
- Uniaxial:** organización del talo con un filamento central.
- Uniestratificado:** formado por un único estrato celular.
- Uniporado:** denominación de conceptáculo con una única apertura hacia el exterior (ej. *Corallinaceae*).
- Verrucoso:** superficie del talo con protuberancias más o menos redondeadas.
- Zonado:** disposición linear de las esporas dentro del tetrasporociste.

Referencias

Referencias

- Abbott, I.A. y Hollenberg, G.J. 1976 Marine algae of California. *Stanford University Press*, (1-12): 1-827.
- Adey, W.H. 1964. The Genus *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 24: 1-3.
- Adey, W.H. 1965. The genus *Clathromorphum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 26: 539-573.
- Adey, W.H. 1966. The Genera *Lithothamnium*, *Leptophytum* (nov.gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 28: 321-371.
- Adey, W.H. 1968. The distribution of crustose corallines on the Icelandic coast. *Scientia Islandica* 1: 16-25.
- Adey, W.H. 1970a. The crustose corallines of the northwestern north atlantic including *Lithothamnium lemoineae* n. sp. *Journal of Phycology* 6: 225-229.
- Adey, W.H. 1970b. The effects of light and temperature on growth rates in boreal-subarctic crustose corallines. *Journal of Phycology* 6:269-276.
- Adey, W.H. 1971. The sublittoral distribution of crustose corallines on the Norwegian coast. *Sarsia* 46:41-58.
- Adey, W.H. y Adey, P.J. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of the epilithic crustose *Corallinaceae* of the British Isles, *British Phycological Journal* 8: 343-407.
- Adey, W.H y Johansen, H.W. 1972. Morphology and taxonomy of *Corallinaceae* with special reference to *Clathromorphum*, *Mesophyllum*, and *Neopolyporolithon* gen nov. (Rhodophyceae, Cryptonemiales. *Phycologia* 11: 159-180.
- Adey, W.H y McKibbin, D.L. 1970. Studies on the maerl species *Phymatolithon calcareum* (Pallas) nov. comb. and *Lithothamnium coralloides* Crouan in the Ria de Vigo. *Botanica Marina* 13: 100-106.
- Adey, W.H. y Steneck, R.S. 2001. Thermogeography over time creates biogeographic regions: a temperature/space/time-integrated model and an abundance-weighted test for benthic marine algae. *Journal of Phycology* 37: 677-698.
- Adey, W.H., Townsend, R.A. y Boykins, W.T. 1982. The crustose coralline algae (Rhodophyta: Corallinaceae) of the Hawaiian Islands. *Smithsonian Contributions to Marine Science* 15: 1-74.
- Adey, W.H., Athanasiadis, A. y Lebednik, P.A. 2001. Re-instatement of *Leptophytum* and its type *Leptophytum laeve*: taxonomy and biogeography of the genera *Leptophytum* and *Phymatolithon* (Corallinales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 36: 191-204.
- Adey, W.H., Chamberlain, Y.M. y Irvine, L.M. 2005. An SEM-based analysis of the morphology, anatomy, and reproduction of *Lithothamnium tophiforme* (Esper) Unger (Corallinales, Rhodophyta), with a comparative study of associated North Atlantic Arctic/Subarctic Melobesioideae. *Journal of Phycology* 41: 1010-1024.
- Adey, W.H., Halfar, J. y Williams, B. 2013. The coralline genus *Clathromorphum* Foslie emend. Adey: biological, physiological, and ecological factors controlling carbonate production in an Arctic-Subarctic climate archive. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 40: 49 pp.
- Adey, H.W., Hernández-Kantún, J.J. Johnson, G. y Gabrielson, P.W. 2015. DNA sequencing anatomy, and calcification patterns support a monophyletic, subarctic, carbonate reef-forming *Clathromorphum* (Hapalidiaceae, Corallinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 51: 189-203.
- Adey, H.W. Hernández-Kantún, J.J., Gabrielson, W.P., Nash, C.M. y Hayek C.L. 2018. *Phymatolithon* (Melobesioideae, Hapalidiales) in the Boreal-Subarctic transition zone of the North Atlantic: A correlation of plastid DNA markers with morpho-anatomy, ecology, and biogeography. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 41: 1-90.
- Afonso-Carrillo, J. 1983. Estudios en las algas *Corallinaceae* (Rhodophyta) de las Islas Canarias, II. Notas taxonómicas. *Vieraea* 13:127-144.
- Afonso-Carrillo, J. 2021. Las algas coralinas (Rhodophyta) ante la acidificación del océano con especial referencia a las Islas Canarias. *Revista Scientia Insularum* 4: 145-204.

- Afonso-Carrillo, J. y Gil-Rodríguez, M.C. 1982. Sobre la presencia de un fondo de "maerl" en las Islas Canarias. *Collectanea Botanica* 13: 703-708.
- Afonso-Carrillo, J. y Sansón, M. 1999. Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. *Servicio de Publicaciones Universidad de la Laguna. Clave analítica* 1: 9-254.
- Afonso-Carrillo, J., Losada-Lima, A. y León-Arencibia, M.E. 1986. Sobre la posición sistemática de *Choreonema* Schmitz (Corallinaceae, Rhodophyta). *Vieraea* 16: 207-210.
- Aguirre, J., Riding, R. y Braga, J.C. 2000. Diversity of coralline red algae: origination and extinction patterns from the Early Cretaceous to the Pleistocene. *Paleobiology* 26: 651-67.
- Álvarez, I., Gómez-Gesteira, M., de Castro, M., Gómez-Gesteira, J.L. y Dias, J.M. 2010. Summer upwelling frequency along the western Cantabrian coast from 1967 to 2007. *Journal of Marine Systems* 79:218-226.
- Anglès d'Auriac, M., Le Gall, L., Peña, V., Hall-Spencer, J.M., Steneck, R.S., Fredriksen, S., Gitmark, J., Christie, H., Husa, V., Sofie Grefsrud, E. y Rinde, E. 2019. Efficient coralline algal psbA mini barcoding and high-resolution melt (HRM) analysis using a simple custom DNA preparation. *Scientific Reports* 9: 578.
- Araújo, R., Bárbara, I., Tibaldo, M., Berecibar, E., Díaz, P., Pereira, R., Santos, R. y Sousa-Pinto, I. 2009. Checklist of benthic marine algae and cyanobacteria of Northern Portugal. *Botanica Marina* 52: 24-46.
- André, F. 1970. Contribution à l'étude des algues marines du Portugal. I. La Flore. *Portugaliae Acta Biologica* 10 (Série B): 137-555.
- Areschoug, J.E. 1852. Corallinaceae in J. Agardh Species Algarum II. 508 pp.
- Athanasiadis, A. 1989. North Aegean marine algae. III. Structure and development of the encrusting corallinae *Titanoderma cystoseirae* (Rhodophyta, Lithophylloideae). *Botanica Marina* 28: 453-468.
- Athanasiadis, A. 2016. *Phycologia Europaea Rhodophyta*. Thessaloniki. 762 p.
- Athanasiadis, A. 2020. A study of the type material of *Lithophyllum hibernicum* (Lithophyllaceae, Corallinales, Rhodophyta) with comments on *L. bathyporum* and *L. incrustans* *Marine Biology Research* 16: 68-76.
- Athanasiadis, A. y Ballantine, D. 2014. The genera *Melyvonnea* gen. nov. and *Mesophyllum* s.s. (Melobesioideae, Corallinales, Rhodophyta) particularly from the central Atlantic Ocean. *Nordic Journal of Botany* 32: 385-436.
- Athanasiadis, A. y Neto, A.I. 2010. On the occurrence of *Mesophyllum expansum* (Philippi) Cabioch et Mendoza (Melobesioideae, Corallinales, Rhodophyta) in the Mediterranean Sea, the Canary Isles and the Azores. *Botanica Marina* 53(4): 333-341.
- Baba, M., Johansen, H.W. y Masaki, T. 1988. The segregation of three species of *Corallina* (Corallinales, Rhodophyta) based on morphology and seasonality in northern Japan. *Botanica Marina* 31: 15-22.
- Bailey, J.C. y Chapman, R.L. 1998. A phylogenetic study of the Corallinales (Rhodophyta) based on nuclear small-subunit rRNA gene sequences. *Journal of Phycology* 34: 692-705.
- Ballantine, D.L., Athanasiadis, A. y Ruiz, H. 2011. Notes on the benthic marine algae of Puerto Rico. X. Additions to the flora. *Botanica Marina* 54: 293-302.
- Ballesteros, E. 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: a synthesis of present knowledge. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review* 44: 123-195.
- Bárbara, I., Cremades, J., Calvo, S., López-Rodríguez, M.C. y Dosil, J. 2005. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae. *Anales del Jardín botánico de Madrid* 62(1): 69-100.
- Bárbara, I., Peña, V., García-Redondo, V., Díaz-Tapia, P., García-Fernández, A., Lugilde, J. y Piñeiro-Corbeira, C. 2016. Nuevas citas y registros corológicos para la flora bentónica marina del noroeste ibérico. *Acta Botanica Malacitana* 41: 247-289.
- Barberá, C., Bordehore, C., Borg, J.A., Glémarec, M., Grall, J., Hall-Spencer, J.M., De la Huz, C., Lanfranco, E., Lastra, M., Moore, P.G., Mora, J., Pita, M.E., Ramos-Esplá, A.A., Rizzo, M., Sánchez-Mata, A., Seva, A., Schembri, P.J. y Valle, C. 2003. Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: S65-S76.

- Basso, D., Fravega, P., Piazza, M. y Vanucci, G. 1998. Biostratigraphic, paleobiogeographic and palaeoecological implications in the taxonomic review of Corallinaceae. *Rendicoti Lincei* 9: 201-211.
- Basso, D., Rodondi, G. y Bressan, G. 2011. A re-description of *Lithothamnion crispatum* and the status of *Lithothamnion superpositum* (Rhodophyta, Corallinales). *Phycologia* (50)2: 144-155.
- Basso, D., Caragnano, A. y Rodondi, G. 2014. Trichocytes in *Lithophyllum kotschyannum* and *Lithophyllum* spp. from the NW Indian Ocean. *Phycological Society of America* 50: 711–717.
- Bauch, R. 1937. Die entwicklung der bisporen der Corallinaceen. *Planta* 26: 365-390.
- Beltrán, M. y Bárbara, I. 2003. Estudio morfológico comparado entre *Corallina officinalis* y *C. elongata* (Corallinales, Rhodophyta) en el noroeste de la Península Ibérica. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 13: 5-16.
- Berner, L. 1979. Note sur *Corallina officinalis* L. 1761. *Nova Hedwigia* 31: 977-990.
- Bescansa, C.F. 1948. Herborizaciones algológicas en La Coruña, Nigrán y Bayona. La Coruña. 12 pp.
- Bittner, L. 2009. *Phylogénie des Corallinales (Rhodophyta) et analyse de leur diversité génétique dans le Pacifique Sud*. PhD Thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 318 pp.
- Blake, C. y Maggs, C.A. 2003. Comparative growth rates and internal banding periodicity of maerl species (Corallinales, Rhodophyta) from northern Europe. *Phycologia* 42: 606-612.
- Bosellini, A. y Ginsburg, R.N. 1971. Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. *Journal of Geology* 79: 669-682.
- Bosence, D.W.J. 1976. Ecological studies on two unattached coralline algae from western Ireland. *Paleontology* 19: 365-395.
- Bosence, D.W.J. 1983. Description and classification of Rhodoliths (Rhodoids, Rhodolites). In: *Coated Grains*. (Perry, T.M. Eds) Berlin: Springer Verlag.
- Boudouresque, C.F. 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: status of species, populations and communities. *Scientific Reports of Port-Cros National Park* 20: 97-147.
- Braga, J.C., Aguirre, J. y Esteban, J. 2009. *Algas calcáreas del Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar. Guía de Campo*. ACUAMED (Aguas de las Cuencas Mediterráneas), Junta de Andalucía. 143 pp.
- Bressan, G. 1974. Rodoficee calcaree dei mari Italiani. *Bolletino della Società Adriatica di Scienze, Trieste* 59: 1-132.
- Bressan, G., Miniati-Radin, D. y Smundin, L. 1977. Recherche sul genere *Fosliella* (Corallinaceae-Rhodophyta): *Fosliella cruciata* sp. nov. *Giornale Botanico Italiano* 111: 27-44.
- Bressan, G. y Babbini, L. 1997. Recensement de Corallinacées de la Mer Méditerranée et considérations phytogéographiques. *Bibliotheca Phycologica* 103: 1-421.
- Bressan, G. y Babbini, L. 2003. Corallinales del Mar Mediterraneo: Guida alla determinazione. *Società Italiana di Biologia Marina* 10: 1-240.
- Broadwater, T.S. y Lapointe, A.E. 1997. Parasitic interactions and vegetative ultrastructure of *Choreonema thuretti* (Corallinales, Rhodophyta) *Journal of Phycology* 33: 396-407.
- Broadwater, S., Harvey, A.S., Lapointe, E.A. y Woelkerling, W.J. 2002. Conceptacle structure of the parasitic coralline red alga *Choreonema thuretii* (Corallinales) and its taxonomic implications. *Journal of Phycology* 38: 1157-1168.
- Brodie, J., Walker, R.H. Williamson, C. y Irvine, M.L. 2013. Epitypification and redescription of *Corallina officinalis* L., the type of the genus, and *C. elongata* Ellis et Solander (Corallinales, Rhodophyta). *Cryptogamie, Algologie* 34: 49-56.
- Bustamante, E.D., Calderón, S.M. y Hughey, R.J. 2019. Conspecificity of the Peruvian *Corallina ferreyrae* with *C. caespitosa* (Corallinaceae, Rhodophyta) inferred from genomic analysis of the type specimen. *Mitochondrial DNA Part B*, 4: 1285-1286.
- Cabioch, J. 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux Mélobésiées: *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug et *Lithothamnium corallioides* Crouan. *Botanica Marina* 9: 33-53.
- Cabioch, J. 1968. Quelques particularités anatomiques du *Lithophyllum fasciculatum* (Lamarck) Foslie. *Bulletin de la Société botanique de France* 115: 173-186.

- Cabioch, J. 1969a. Les fonds de maerl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. *Cahiers de Biologie Marine* 10: 139-161.
- Cabioch, J. 1969b. Sur le mode de développement de quelques *Amphiroa* (Rhodophycées, Corallinacées). *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences. Paris. Série D* 269: 2338-2340.
- Cabioch, J. 1970. Sur l'importance des phénomènes cytologiques pour la systématique et la phylogénie des Corallinacées (Rhodophycées, Cryptonémiales). *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences. Paris. Série D* 271: 296-299.
- Cabioch, J. 1971. Étude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la Cytologie. *Cahiers de Biologie marine* 12: 121-186.
- Cabioch, J. 1972. Etude sur les Corallinacées. II.-La morphogenese: conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cahiers de Biologie Marine* 13:137-288.
- Cabioch, J. 1974. Un fond de maerl de l'Archipel de Madère et son peuplement végétal. *Bulletin de la Société Phycologique de la France* 19: 74-82.
- Cabioch, J. 1980. Le parasitisme du *Choreonema thuretii* (Bornet) Schmitz (Rhodophycées, Corallinacées) et son interprétation. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences. Paris. Série D* 290: 707-710.
- Cabioch, J. y Giraud, G. 1978. Apport de la microscopie électronique à la comparaison de quelques espèces de *Lithothamnium* Philippi. *Phycologia* 17: 369-381.
- Cabioch, J. y Giraud, G. 1986. Structural aspects of biomineralization in the coralline algae (calcified Rhodophyceae). En: *Biomineralization in Lower Plants and Animals*. (Leadbeater, B.S.C. y Riding, R. Eds). 141-156.
- Cabioch, J. y Mendoza, M.L. 1998. *Mesophyllum alternans* (Foslie) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta), a mediterraneo-atlantic species, and new considerations on the *Lithothamnium philippii* Foslie complex. *Phycologia* 37: 208-221.
- Cabioch, J. y Mendoza, M.L. 2003. *Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. Nov. (Corallinales, Rhodophytes), et mise au point sur les *Mesophyllum* der mers d'Europe. *Cahiers Biologie Marine* 44: 257-273.
- Cabioch, J., Floch, J.Y., Le Toquin, A., Boudouresque, C.F., Meneisz, A., y Verlaque, M. 1992. *Guide des Algues des Mers d'Europe*. Delachaux et Niestlé. 231 pp.
- Calderon, M.S., Bustamante, D.E., Gabrielson, P.W., Martone, P.T., Hind, K.R., Schipper, S.R. y Mansilla, A. 2021. Type specimen sequencing, multilocus analyses, and species delimitation methods recognize the cosmopolitan *Corallina berteroi* and establish the northern Japanese *C. yendoii* sp. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 57: 1659–1672.
- Caragnano, A., Foetisch, A., maneveldt, G.W., Millet, L., Liu, L.C., Lin, S.M., Rodondi, G. y Payri, C.E. 2018. Revision of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): recognizing *Dawsoniolithon* gen. nov., *Parvicellularium* gen. nov. and *Chamberlainoideae* subfam. nov. containing *Chamberlainium* gen. nov. and *Pneophyllum*. *Journal of Phycology* 54(3): 391-409.
- Caragnano, A., Rodondi, G., Basso, D., Peña, V., Le Gall, L. y Rindi, F. 2020. Circumscription of *Lithophyllum racemus* (Corallinales, Rhodophyta) from the western Mediterranean Sea reveals the species *Lithophyllum pseudoracemus* sp. nov., *Phycologia*, 59: 584-597.
- Carro, B., López, L. Peña, V. Bárbara, I. y Barreiro, R. 2014. DNA barcoding allows the accurate assessment of European maerl diversity: a proof of concept study. *Phytotaxa* 190: 176-189.
- Chalon, J. 1905. Liste des algues marines observées jusqu'à ce jour entre l'Embouchure de l'Escaut et la Corogne (incl. Iles Anglo-Normandes). *Anvers: Imprimerie J.-E. Buschmann, rempart de la Porte du Rhin*. 259 pp.
- Chamberlain, Y. M. 1977a. Observations on *Fosliella farinosa* (Lamour.) Howe (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles. *British Phycological Journal* 12: 343-358.
- Chamberlain, Y. M.. 1977b. The occurrence of *Fosliella limitata* (Foslie) Ganesan (a new British record) and *F. lejolisii* (Rosanoff) Howe (Rhodophyta, Corallinaceae) on the Isle of Wight. *British Phycological Journal* 12: 67-81.

- Chamberlain, Y.M. 1983. Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Botany* 11: 291-463.
- Chamberlain, Y.M. 1984. Spore size and germination in *Fosliella*, *Pneophyllum* and *Melobesia* (Rhodophyta, Corallinaceae). *Phycologia* 23: 433-442.
- Chamberlain, Y.M. 1985a. Trichocyte occurrence and phenology in four species of *Pneophyllum* (Rhodophyta, Corallinaceae) from the British Isles. *British Phycological Journal* 20: 375-379.
- Chamberlain, Y.M. 1985b. The typification of *Melobesia membranacea* (Esper) Lamouroux (Rhodophyta, Corallinaceae). *Taxon* 34: 673-677.
- Chamberlain, Y.M. 1987. Conceptacle production and life history in four species of *Pneophyllum* (Rhodophyta, Corallinaceae) from the British Isles. *British Phycological Journal* 22:43-48.
- Chamberlain, Y.M. 1990. The genus *Leptophytum* (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles with descriptions of *Leptophytum bornetii*, *L. elatum* sp. nov. and *L. laeve*. *British Phycological Journal* 25: 179-199.
- Chamberlain, Y.M. 1991a. Observations on *Phymatolithon lamii* (Lemoine) M.Y. Chamberlain comb. nov. (Rhodophyta, Corallinales) in the British Isles with an Assessment of its relationship to *P. rugulosum*, *Lithophyllum lamii* and *L. melobesioides*. *British Phycological Journal* 26: 219-233.
- Chamberlain, Y.M. 1991b. Historical and taxonomic studies in the genus *Titanoderma* (Rhodophyta, Corallinales) in the British Isles. *Bulletin British Musueum Natural History (Botany)* 21: 1-80.
- Chamberlain, Y.M. 1992. Observations on two melobesioid crustose coralline red algal species from the British Isles: *Exilicrusta parva*, a new genus and species, and *Lithothamnion* sp. Hauck, *European Journal of Phycology* 272: 185-201.
- Chamberlain, Y.M., Irvine, M.L. y Walker, R. 1988. A redescription of *Lithophyllum crouanii* (Rhodophyta, Corallinales) in the British Isles with an assessment of its relationship to *L. orbiculatum*. *European Journal of Phycology* 23: 177-192.
- Choi, D.S. y Lee, K.I. 1988. On Surface Structures of *Amphiroa* (Corallinaceae, Rhodophyta). *The Korean Journal of Phycology*. 3: 111-117.
- Coppejans, E. 1978. Sur les propagules de *Fosliella farinosa* (Lamouroux) Howe var. *farinosa* (Rhodophyceae-Cryptonemiales). *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 111: 55-61.
- Coppejans, E. y Kling, R. 1995. Flora algologique des côtes du Nord de la France et de la Belgique. Meise: *Jardin Botanique National de la Belgique*: 1-454.
- Cormaci, M., Furnari, G. y Alongi, G. 2017. Flora marina bentónica del Mediterraneo: Rhodophyta (*Rhodymeniophycidae* escluse). *Bollettino delle sedute della Accademia gioenia di scienze naturali in Catania* 50: 1-391.
- Couto, R.P., Rosas-Alquicira, E.F., Rodrigues, A.S. y Neto, A.I. 2011. *Choreonema thuretii* and *Pneophyllum confervicola* (Corallinales, Rhodophyta), new records of coralline algae for the Azores. *Cryptogamie, Algologie* 32: 293-299.
- Couto, P.R., Rosas-Alquicira, E.F., Rodrigues, A.S. y Neto, A.I. 2014. The genus *Ellisolandia* (Corallinaceae, Corallinales, Rhodophyta) in the Azores (NE Atlantic): character expression and taxonomic evaluation. *Phytotaxa* 190: 5-16.
- Cremades, J., Bárbara I. y Veiga A.J. 1996. About four Rhodophycean algae new records for the European Atlantic coast. II *International Symposium on Fauna and Flora of Atlantic Islands. Las Palmas de Gran Canaria*.
- Cremades, J., Bárbara, I. y Veiga, A.J. 1997. *Amphiroa vanbosseae* (Corallinales, Rhodophyta) on European Atlantic coasts. *Cryptogamie, Algologie* 18: 11-17.
- Crouan, P.L. y Crouan, H.M. 1867. *Florule du Finistère*. *Frontisp.* Paris y Brest: Friedrich Klincksieck y J.B. et A. Lefournier. 262 pp.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R. y Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Dawson, E.Y. 1953. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 1. Bangiales to Corallinaceae subf. Corallinoideae. *Allan Hancock Pacific Expedition* 17: 1-239.

- Dawson, E.Y. 1960. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pacific Naturalist* 2: 3-125.
- Dawson, E.Y., Acleto, O.C. y Foldvik, N. 1964. The seaweeds of Peru. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 13: 1-111.
- Dizerbo, A.H. 1969. Geographical boundaries of some seaweeds in the Armorican Massif. *Proceedings of the International Seaweed Symposium* 6: 141-149.
- Dizerbo, A.H. y Herpe, E. 2007. Liste et répartition des algues marines des côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique, Illes Anglo-Normandes incluses. LEBHAM -EA 3877, IUEM, UBO. 315 pp.
- Dolan, S. 2001. The use of medullary unit patterns of intergenicula and genicula in the taxonomy of *Amphiroa* (Corallinaceae, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 36: 397-407.
- Donze, M. 1968. The algal vegetation of the Ría de Arosa (NW. Spain). *Blumea* 16: 159-192.
- Economou-Amilli, A., Bitis, I. y Paschou, M. 1990. Morphological variability in *Amphiroa*, *Corallina* and *Jania* (Rhodophyta-Corallinaceae) from Greece. *Botanica Marina* 33: 261-271.
- Farr, T., Broom, J., Hart, D., Neill, K., y Nelson, W. 2009. *Common Coralline algae of Northern New Zealand*. NIWA Information series 50: 249 pp.
- Foslie, M.H. 1895. *The Norwegian Forms of Lithothamnion*. Aktietrykkeriet, TRONDHJEM, 1-180 pp.
- Foslie, M.H. 1898. Systematical survey of the *Lithothamnion*. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter* 2: 1-7.
- Foslie, M.H. 1900. Revised systematical survey of the Melobesieae. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter* 2: 1-7.
- Foslie, M.H. 1905. Remarks on Northern Lithothamnion. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter* 1905:25-162.
- Foslie, M.H. y Printz, H. 1929. Contributions to a monograph of the *Lithothamnion*. H. Printz, edited by Henrik Printz, Trondheim, *Aktietrykkeriet*. 70 pp.
- Foster, M. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places. *Journal of Phycology* 37: 659-667.
- Fredriksen, S., Sorlie, A.C. y Kjøsterud, A.B. 1995. *Titanoderma pustulatum* (Lamouroux) Nägeli and *Lithophyllum crouanii* Foslie (Corallinales, Rhodophyta): two common epiphytes on *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie stipes in Norway. *Sarsia* 80: 41-46.
- Furnari, F., Cormaci, M. y Alongi, G. 1996. *Lithophyllum frondosum* (Dufour) comb. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta): the species to which Mediterranean '*Pseudolithophyllum expanum*' should be referred. *European Journal of Phycology* 31: 117-122.
- Furnari, G., Giaccone, G., Cormaci, M., Alongi, G. y Serio, D. 2003. Biodiversità marina delle coste italiane: catalogo del macrofitobentos. *Biologia Marina Mediterranea* 10: 1-482.
- Garbary, D.J. y Johansen, H.W. 1982. Scanning electron microscopy of *Corallina* and *Haliptilon* (Corallinaceae, Rhodophyta): surface features and their taxonomic implications. *Journal of Phycology* 18: 211-219.
- García-Redondo, V., Bárbara, I. y Díaz-Tapia, P. 2019. Biodiversity of epiphytic macroalgae (Chlorophyta, Ochrophyta, and Rhodophyta) on leaves of *Zostera marina* in the northwestern Iberian Peninsula. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 76: e078.
- Gayral, P. 1958. *Algues de la côte atlantique marocaine*. Rabat. 523 pp.
- Gil-Rodríguez, M.C. y Afonso-Carrillo, J. 1980. Adiciones a la flora y catálogo ficológico para la isla de Lanzarote. *Vieraea* 10: 59-70.
- Giraud, G. y Cabioch, J. 1977. Caractères généraux de l'ultrastructure des Corallinacées (Rhodophycées). *Revue Algologique, Nouvelle Serie* 12: 45-60.
- Gómez-Menor Robles, J.M. y Fuertes Lasala, E. 1982. Contribución al estudio de las algas rojas de la Isla de Tabarca (Alicante). *Collectanea Botanica* 13: 865-872.
- Gouy, M., Guindon, S. y Gascuel, O. 2010. SeaView Version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* 27: 221-224.
- Guiry, M.D. y Guiry, G.M. 2022. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.

- Hamel, G. y Lemoine, P. 1953. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Museum National d'Histoire Naturelle I (Septième Série)* 7: 136 pp.
- Haroun, R.J., Gil-Rodríguez, M.J., Díaz de Castro, J. y Prud'homme van Reine, F.W. 2002. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (Central eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* 45: 139-169.
- Harvey, A.S. y Woelkerling, W.J. 1995. An account of *Austrolithon intumescens* gen. Et. Sp. Nov. and *Boreolithon van-heurckii* (Heydrich) gen. et. comb. Nov. (Austrolithoideae subfam. Nov., Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 34: 362-382.
- Harvey, A.S. y Woelkerling, W.J. 2007. A guide to non geniculate coralline red algal (Corallinales, Rhodophyta) rhodolith identification. *Ciencias Marinas* 33: 411-426.
- Harvey, A.S., Broadwater, S.T., Woelkerling, W.J. y Mitrovski, P.J. 2003. *Choreonema* (Corallinales, Rhodophyta): 18S rDNA phylogeny and resurrection of the *Hapalidiaceae* for the subfamilies *Choreonematoideae*, *Austrolithoideae* and *Melobesioideae*. *Journal of Phycology* 39: 988-998.
- Harvey, S.A., Woelkerling, J.W., Farr, T., Neill, K. y Nelson, W. 2005. *Coralline algae of central New Zealand. An identification guide to common "crustose" species*. NIWA Information Series 57: 145 pp.
- Harvey, A.S., Woelkerling, W.J. y Millar, A.J.K. 2009. The genus *Lithophyllum* (Lithophylloideae, Corallinaceae, Rhodophyta) in South-eastern Australia, with the description of *L. riosmenae*, sp. nov. *Australian Systematic Botany* 22: 296-317.
- Harvey, A.S., Woelkerling, W.J., Huisman, J. M. y Gurgel, C.F.D. 2013. A monographic account of Australian species of *Amphiroa* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany* 26: 81-144.
- Hauck, F. 1883. Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. In: *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Zweite Auflage*. (Rabenhorst, L. Eds): 113-320.
- Hernández-Kantún, J.J., Rindi, F., Adey, W.H., Heesch, S., Peña, V., Le Gall, L. y Gabrielson, P.W. 2015a. Sequencing type material resolves the identity and distribution of the generitype *Lithophyllum incrustans*, and related European species *L. hibernicum* and *L. bathyporum* (Corallinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 51: 791-807.
- Hernández-Kantún, J.J., Riosmena-Rodríguez, R., Hall-Spencer, J.M., Peña, V., Maggs, C.A. y Rindi, F. 2015b. Phylogenetic analysis of rhodolith formation in the Corallinales (Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 50: 46-61.
- Heydrich, F. 1897. Corallinaceae, insbesondere Melobesieae. *Berichte der deutsche botanischen Gesellschaft* 15: 34-70.
- Hind, R.K. y Saunders, G.W. 2013. A molecular phylogenetic study of the tribe Corallineae (Corallinales, Rhodophyta) with an assessment of Genus-level taxonomic features and descriptions of novel Genera. *Journal of Phycology* 49: 103-114.
- Hind, R.K., Gabrielson, P.W., Jensen, P.C. y Martone, T.P. 2016. *Crusticorallina* gen. nov., a non-geniculate genus in the subfamily Corallinoideae (Corallinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 52: 929-941.
- Hind, K.R., Gabrielson, P.W., Jensen, C. y Martone, P.T. 2018. Evolutionary reversals in *Bossiella* (Corallinales, Rhodophyta): first report of a coralline genus with both geniculate and nongeniculate species. *Journal of Phycology* 54(6): 788-798.
- Irvine, M.L. y Chamberlain, M.Y. 1994. *Seaweeds of the British Isles. Volume I. Rhodophyta. Part 2B. Corallinales, Hildebrandiales*. London. HMSO. 276 pp.
- Jeong, S.Y., Won, B.Y., Hassel, K. y Cho, T.O. 2019. Revision of *Phymatolithon purpureum* (Hapalidiales, Rhodophyta) based on ultrastructural and molecular data. *European Journal of Phycology* 54: 326-341.
- Jeong, S.Y., Nelson, W.A., Sutherland, J.E., Peña, V., Le Gall, L., Diaz-Pulido, G., Won, B.Y. y Cho, T.O. 2020. Corallinapetrales and Corallinapetraceae: A new order and family of coralline red algae including *Corallinapetra gabrielii* comb. nov. *Journal of Phycology* 57:849-862.
- Jeong, S.Y., Diaz-Pulido, G., Won, B.Y. y Cho, T.O. 2021. *Phymatolithon atlanticum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta) from the northeast Atlantic Ocean. *Phycologia* 60: 200-209.

- Johansen, W.H. 1969. Patterns of genicular development in *Amphiroa* (Corallinaceae). *Journal of Phycology* 5: 118-123.
- Johansen, W.H. 1976. Current status of generic concepts in coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia* 15: 221-244.
- Johansen, W.H. 1981. *Coralline algae, a first synthesis*. CRC Press, Boca Raton, Florida. 239 pp.
- Johansen, W.H. y Colthart, B.J. 1975. Variability in articulated coralline algae (Rhodophyta). *Nova Hedwigia* 26: 135-149.
- Johansen, W.H. y Womersley, H.B.S. 1994. *Jania* (Corallinales, Rhodophyta) in southern Australia. *Australian Systematic Botany* 7: 605-625.
- Jones, P.L. y Woelkerling, W.J. 1984. An analysis of trichocyte and spore germination attributes as taxonomic characters in the *Pneophyllum-Fosliella* complex (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 23: 183-194.
- Kaleb, S., Falace, A. y Woelkerling, W.J. 2012. *Phymatolithon lamii* (Hapalidiaceae, Corallinales, Rhodophyta): a first report for the Mediterranean Sea. *Botanica marina* 55: 377-385.
- Kamenos, N.A., Moore, G.P. y Hall-Spencer, J.M. 2004. Nursery-area function of maerl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 274: 183-189.
- Kato, A., Baba, M. y Suda, S. 2011. Revision of the Mastophoroideae (Corallinales, Rhodophyta) and polyphyly in nongeniculate species widely distributed on Pacific coral reefs. *Journal of Phycology* 47: 662-672.
- Keats, W.D. y Chamberlain, M.Y. 1994. Three species of *Hydrolithon* (Rhodophyta, Corallinaceae): *Hydrolithon onkodes* (Heydrich) Penrose and Woelkerling, *Hydrolithon superficiale* sp. nov., and *H. samoëense* (Foslie) comb. nov. from South Africa. *South African Journal of Botany* 60: 8-21.
- Keats, D.W., Chamberlain, Y.M. y Baba, M. 1997. *Pneophyllum conicum* (Dawson) comb. nov. (Rhodophyta, Corallinaceae), a widespread Indo-Pacific non-geniculate coralline alga that overgrows and kills coral. *Botanica Marina* 40: 263-279.
- Kim, J.H., Guiry, M.D. Oak, J.H. Choi, D.S. Kang, S.H. Chung, H. y Choi, H.G. 2007. Phylogenetic relationships within the tribe Janieae (Corallinales, Rhodophyta) based on molecular and morphological data: a reappraisal of *Jania*. *Journal of Phycology* 43: 1310-1319.
- Kjøsterud, A.B. 1997. Epiphytic coralline crusts (Corallinales, Rhodophyta) from South Norway. *Sarsia* 82: 23-37.
- Le Gall, L. y Saunders, G.W. 2007. A nuclear phylogeny of the Florideophyceae (Rhodophyta) inferred from combined EF2, small subunit and large subunit ribosomal DNA: establishing the new red algal subclass Corallinophycidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1118-1130.
- Le Gall, L., Payri, C.E., Bittner, C.E. y Saunders, G.W. 2010. Multigene polygenetic analyses support recognition of the Sporolithales, ord. nov. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 302-305.
- 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.
- Lemoine, M. 1910a. Répartition et mode de vie du maërl (*Lithothamnium calcareum*) aux environs de Concarneau (Finistère). *Annales de l'Institut Océanographique. Fondation Albert I^{er}, Prince de Monaco* 1: 1-27.
- Lemoine, M. 1910b. Essai de classification des Mélobésiées basés sur la structure anatomique. *Bulletin de la Société Botanique de France* 57: 323-331.
- Lemoine, M. 1911. Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. *Annual Institute Océanographie. Paris* 2: 1-213.
- Lemoine, M. 1928. Un nouveau genre de Mélobésiées: *Mesophyllum*. *Bulletin de la Société Botanique de France* 75: 251-254.
- Lemoine, M. 1929. Les Corallinacées de l'archipel des Galapagos et du golfe de Panama. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle* 6: 37-88.

- Lemoine, M. 1963. Contribution a l'étude des Mélobésiées de l'Archipel du Cap Vert. *Proceedings of the International Seaweed Symposium* 4: 234-239.
- Littler, M.M. 1972. The crustose Corallinaceae. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 10: 311-347.
- Littler, M.M. 1976. Calcification and its role among macroalgae. *Micronesica* 12: 27-41.
- Littler, M.M., Littler, D.S., Blair, S.M. y Norris, J. N. 1985. Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. *Science* 227:57-59.
- Lugilde Yáñez, J. 2020 *Development of a Coralline Algae Flora (Corallinophycidae, Rhodophyta) in NW Iberia (Galicia and northern Portugal)*. Tesis Doctoral, Universidade da Coruña. 246 pp.
- Lugilde, J., Peña, V. y Bárbara, I. 2016. El orden Corallinales *sensu lato* (Rhodophyta) en el Atlántico ibérico: estado actual de su conocimiento. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 73(2): e038 2016.
- Lugilde, J., Peña, V. y Bárbara, I. 2017. Morfología y distribución de *Jania virgata* (Corallinales, Rhodophyta) en Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 24: 105-116.
- Lugilde, J., Bárbara, I. y Peña, V. 2019. Variabilidad morfológica en *Jania longifurca* (Corallinales, Rhodophyta) en Galicia (noroeste de España) *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 76: e079.
- Lugilde, J., Bárbara, I., Rubal, M., Veiga, P., Borges, D., Sousa-Pinto, I. y Peña, V. 2021. Nuevas citas y correcciones de algas coralinas (Corallinophycidae, Rhodophyta) para el noroeste ibérico (Galicia y norte de Portugal). *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 28: 29-45.
- Maggs, C.A. 1988. Intraspecific life history variability in the Florideophycidae (Rhodophyta). *Botanica Marina* 31: 465-490.
- Maneveldt, G.W. 2005. A global revision of the nongeniculate coralline algal genera *Porolithon* Foslie (defunct) and *Hydrolithon* Foslie (Corallinales, Rhodophyta). PhD Thesis, University of the Western Cape, South Africa. 286 pp.
- Maneveldt, G.W. y Keats, D.W. 2014. Taxonomic review based on new data of the reef-building alga *Porolithon onkodes* (Corallinaceae, Corallinales, Rhodophyta) along with other taxa found to be conspecific. *Phytotaxa* 190: 216-249.
- Martínez-Cortizas, A. Pontevedra-Pombal, X., García-Rodeja, E. Nóvoa-Muñoz, J.C y Shotyk, W. 1999. Mercury in a spanish peat bog: archive of climate change and atmospheric metal deposition. *Science* 284: 939-942.
- Martone, P.T., Lindstrom, S.C., Miller, K.A. y Gabrielson, P.W. 2012. *Chiharaea* and *Yamadaia* (Corallinales, Rhodophyta) represent reduced and recently derived articulated coralline morphologies. *Journal of Phycology* 48: 859-868.
- Masaki, T. y Tokida, J. 1963. Studies on the Melobesioideae of Japan, VI. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* 14: 1-6.
- Mateo-Cid, L.E., Mendoza-González, A.C., Aguilar-Rosas, L.E. y Aguilar-Rosas, R. 2013. Occurrence and distribution of the genus *Jania* J. V. Lamouroux (Corallinales, Rhodophyta) in the Pacific coast of Baja California and Gulf of California, Mexico. *American Journal of Plant Sciences* 4: 1-13.
- McCoy, S.J y Kamenos, N.A. 2015. Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to Global Change. *Journal of Phycology* 51: 6-24.
- Mendoza, M.L. 1976. A study of external, internal and cytological variations in the morphology of Corallineae (Rhodophyta) from Argentina. *Physis* 35: 15-25.
- Mendoza, M.L. y Cabioch, J. 1998. Étude comparée de la reproduction de *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey et McKibbin et *Lithothamnion corallioides* (P. et H. Crouan) P. et H. Crouan (Corallinales, Rhodophyta), et reconsiderations sur le définition des genres. *Canadian Journal of Botany* 76: 1433-1445.
- Millson, C. y Moss, B.L. 1985. Ultrastructure of the vegetative thallus of *Phymatolithon lenormandii* (J.E. Areschoug) Adey. *Botanica Marina* 28: 123-132.
- Minder, F. 1910. Die Fruchtentwicklung von *Choreonema thuretii*. *Bad Neuheim, Germany, Oberh. Ztg. Genossenschaft*. 32 pp.

- Miranda, F. 1931. Sobre las algas y cianofíceas del Cantábrico especialmente de Gijón. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (Serie Botánica)* 25: 7-106.
- Miranda, F. 1932. Adiciones y correcciones a la lista de algas marinas de Gijón. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología)* 32: 435-438.
- Montagne, J.F.C. 1846. *Flore d'Algérie*. Ordo 1. Phyceae Fries. En: *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842...Sciences physiques. Botanique. Cryptogamie* (Durieu De Maisonneuve, M.C. Eds). 197 pp.
- Nash, C.M. y Adey, H.W. 2017. Multiple phases of mg calcite in crustose coralline algae suggest caution for temperature proxy and ocean acidification assessment: lessons from the ultrastructure and biomineralization in *Phymatolithon* (Rhodophyta, Corallinales). *Journal of Phycology* 53: 970-984.
- Nelson, A.W., Sutherland, E.J., Farr, J.T., Hart, R.D., Neill, F.K., Kim, H.J y Yoon, H.S. 2015. Multi-gene phylogenetic analyses of New Zealand coralline algae: *Corallinapetra novaezealandiae* gen. et sp. nov. and recognition of the Hapalidiales ord. nov. *Journal of Phycology* 51: 454-468.
- Neto, A.I. 1994. Checklist of the benthic marine macroalgae of the Azores. *Arquipelago* 12A: 15-34.
- Newton, L. 1931. *A handbook of the British seaweeds*. British Museum (Natural History). 478 pp.
- Norris, J.N. y Johansen, H.W. 1981. Articulated Coralline algae of the Gulf of California, Mexico, *Amphiroa* Lamouroux. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 9: 1-29.
- Pardo Carabias, C. 2016. *Development and application of molecular markers to maerl-forming species in Europe: data for their conservation*. Tesis Doctoral. Universidad da Coruña.
- Pardo, C., López, L., Peña, V., Hernández-Kantún, J., Le Gall, L., Bárbara, I. y Barreiro, R. 2014a. A multilocus species delimitation reveals a striking number of species of Coralline algae forming maerl in the OSPAR maritime area. *Plos One* 9: e1044073.
- Pardo, C., Peña, V., Bárbara, I., Valero, M. y Barreiro R. 2014b. Development and multiplexing of the first microsatellite markers in a coralline red algae (*Phymatolithon calcareum*, Rhodophyta). *Phycologia* 53: 474-479.
- Pardo, C., Peña, V., Barreiro, R. y Bárbara, I. 2015. A molecular and morphological study of *Corallina* s.l. (Corallinales, Rhodophyta) in the Atlantic Iberian Peninsula. *Cryptogamie, Algologie* 36: 31-54.
- Pardo, C., Bárbara, I., Barreiro, R. y Peña, V. 2017. Insights into species diversity of associated crustose coralline algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) with Atlantic European maerl beds using DNA barcoding. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 72: e059.
- Pardo, C., Guillemín, M.L., Peña, V., Bárbara, I., Valero, M. y Barreiro, R. 2019. Local coastal configuration rather than latitudinal gradient shape clonal diversity and genetic structure of *Phymatolithon calcareum* maerl beds in North European Atlantic. *Frontiers in Marine Science* 6:149.
- Penrose, D.L. 1992. *Hydrolithon cymodoceae* (Foslie) comb. nov. (Corallinaceae, Rhodophyta) in southern Australia and its relationships to *Fosliella*. *Phycologia* 31: 89-100.
- Penrose, D.L. 1996. Genus *Hydrolithon* (Foslie) Foslie 1909: 55. En: *The Marine benthic flora of South Australia. Rhodophyta. Part IIIB, Gracilariales, Rhodymeniales, Corallinales and Bonnemaisoniales*. (Womersley, H.B.S. Eds). Canberra: Australian Biological Resources Study. 255-266.
- Penrose, D. y Chamberlain, Y.M. 1993. *Hydrolithon farinosum* (Lamouroux) comb. nov.: implications for generic concepts in the Mastophoroideae (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 32: 295-303.
- Penrose, D. y Woelkerling, W.J. 1988. A taxonomic reassessment of *Hydrolithon* Foslie, *Porolithon* Foslie and *Pseudolithophyllum* Lemoine emend. Adey (Corallinaceae, Rhodophyta) and their relationships to *Spongites* Kützing. *Phycologia* 27: 159-176.
- Penrose, D. y Woelkerling, W.J. 1991. *Pneophyllum fragile* in southern Australia: implications for generic concepts in the Mastophoroideae (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 30: 495-506.

- Penrose, D. y Woelkerling, W.J. 1992. A reappraisal of *Hydrolithon* and its relationship to *Spongites* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 31: 81-88.
- Peña Freire, V. 2010. *Estudio ficológico de los fondos de maerl y cascajo en el noroeste de la Península Ibérica*. Tesis doctoral, Universidade da Coruña. Disponible en <http://ruc.udc.es/dspace/handle/2183/7195>.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2004. Diferenciación morfológica y anatómica entre *Lithothamnion corallioides* y *Phymatolithon calcareum* (Corallinales, Rhodophyta) en dos bancos de maerl de la Ría de Arousa (N.O. Península Ibérica). *Anales de Biología* 26: 21-27.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2006. Los fondos marinos de maerl del Parque Nacional de las Islas Atlánticas (Galicia, España): distribución, abundancia y flora asociada. *Nova Acta Científica Compostelana* 15: 7-25.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2008a. Biological importance of an Atlantic maerl bed of Benencia Island (Northwest Iberian Peninsula). *Botanica Marina* 51: 493-505.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2008b. Maerl community in the North-western Iberian Peninsula: a review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conservation of Marine. Freshwater Ecosystems* 18: 339-366.
- Peña, V. y Bárbara, I. 2009. Distribution of the Galician maerl beds and their shape classes (Atlantic Iberian Peninsula): proposal of Area in future conservation actions. *Cahiers de Biologie Marine* 50: 353-368.
- Peña, V. y Ruiz De Gauna Torres, T. 2021. *Lithophyllum artabricum* V. Peña, sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a cryptic species in the Atlantic Iberian Peninsula hitherto assigned to *Lithophyllum stictiforme* (Areschoug) Hauck. *Cryptogamie, Algologie* 42: 143-172.
- Peña, V. Adey, H.W., Riosmena-Rodríguez, R., Moon-Yung, J., Afonso-Carrillo, J., Han-Gu, C. y Bárbara, I. 2011. *Mesophyllum sphaericum* sp. Nov. (Corallinales, Rhodophyta): A new maerl-forming species from the Northeast atlantic. Phycological Society of America. *Journal of Phycology* 47: 911-927
- Peña, V., Hernández-Kantún, J.J., Grall, J., Pardo, C., López, L., Bárbara, I., Le Gall, L. y Barreiro, R. 2014. Detection of gametophytes in the maerl-forming species *Phymatolithon calcareum* (Melobesioideae, Corallinales) assessed by DNA barcoding. *Cryptogamie, Algologie* 35: 15-25.
- Peña, V., Pardo, C., López, L., Carro, B., Hernández-Kantún, J., Adey, H.W., Bárbara, I., Barreiro, R. y Le Gall, L. 2015a. *Phymatolithon lusitanicum* sp. nov. (Hapalidiales, Rhodophyta): the third most abundant maerl-forming species in the Atlantic Iberian Peninsula. *Cryptogamie, Algologie* 36: 429-459.
- Peña, V., De Clerck, O., Afonso-Carrillo, J., Ballesteros, E., Bárbara, I., Barreiro, R. y Le Gall, L. 2015b. An integrative systematic approach to the genus *Mesophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in Atlantic and Mediterranean Europe. *European Journal of Phycology* 50: 20-36.
- Peña, V., Hernandez-Kantún, J.J., Adey, W.H. y Le Gall, L. 2018. Assessment of coralline species diversity in the European coasts supported by sequencing of type material: the case study of *Lithophyllum nitorum* (Corallinales, Rhodophyta). *Cryptogamie Algologie* 39: 123-137.
- Peña, V., Le Gall, L., Rösler, A., Payri, C.E. y Braga, J.C. 2019. *Adeylithon bosencei* gen. et sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): a new reef-building genus with anatomical affinities with the fossil *Aethesolithon*. *Journal of Phycology* 55: 134-145.
- Peña, V., Vieira, C., Braga, J.C., Aguirre, J., Rösler, A., Baele, G., De Clerck, O. y Le Gall, L. 2020. Radiation of the coralline red algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) crown group as inferred from a multilocus time-calibrated phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 150: 1-19.
- Peña, V., Bélanger, D., Gagnon, P., Richards, J., Le Gall, L., Hughey, J. R., Saunders, G. W., Lindstrom, S. C., Rinde, E., Husa, V., Christie, H., Fredriksen, S., Hall-Spencer, J. M., Steneck, R. S., Schoenrock, K. M., Gitmark, J., Grefsrud, E. S., Anglès d'Auriac, M. B., Legrand, E., ... y Gabrielson, P. W. 2021. *Lithothamnion* (Hapalidiales, Rhodophyta) in the changing Arctic and Subarctic: DNA sequencing of type and recent specimens provides a systematics foundation. *European Journal of Phycology* 56: 468-493.

- Pezzolesi, L., Falace, A., Kaleb, S., Hernández-Kantún, J.J., Cerrano, C. y Rindi, F. 2017. Genetic and morphological variation in an ecosystem engineer, *Lithophyllum byssoides* (Corallinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 53: 146-160.
- Pezzolesi, L., Peña, V., Le Gall, L., Gabrielson, P.W., Kaleb, S., Hughey, J.R., Rodondi, G., Hernández-Kantún, J.J., Falace, A., Basso, D., Cerrano, C. y Rindi, F. 2019. Mediterranean *Lithophyllum stictiforme* (Corallinales, Rhodophyta) is a genetically diverse species complex: implications for species circumscription, biogeography and conservation of coralligenous habitats. *Journal of Phycology* 55: 473-492.
- Philippi, R.A. 1837. Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Archiv für Naturgeschichte* 3: 387-393.
- Plicanti, A., Iacofano, D., Bertocci, I. y Lo Brutto, S. 2017. The amphipod assemblages of *Sabellaria alveolate* reefs from the NW coast of Portugal: An account of the present knowledge, new records, and some biogeographic considerations *Marine Biodiversity* 47: 521-534.
- Poletto B.V., Bastos, E., Bernardes, B.M., Bouzon, Z., Lhullier, C., Schmidt, E.C., Sissini, M.N. y Antunes, H.P. 2014. The genus *Melobesia* (Corallinales, Rhodophyta) from the subtropical South Atlantic, with the addition of *M. rosanoffii* (Foslie) Lemoine. *Phytotaxa* 190: 268-276.
- Potin, P., Floch, J. Y., Augris, C. y Cabioch, J. 1990. Annual growth rate of calcareous red algae *Lithothamnion corallioides* (Corallinales, Rhodophyta) in the Bay of Brest, France. *Hydrobiologia* 204/205: 263-237.
- Prego, R., Varela, M., de Castro, M., Ospina-Álvarez, N., García-Soto, C. y Gómez-Gesteira, M. 2012. The influence of summer upwelling at the western boundary of the Cantabrian coast. *Estuarine Coastal Shelf Science* 98: 138-144.
- Puertos del Estado. 2019. <http://www.puertos.es/es-es/oceanografia>
- Rey, J. 1993. Mapa fisiográfico submarino de la Ría de Arosa E. 1:50000. *Instituto Español de Oceanografía, Publicaciones Especiales* 15: 1-41.
- Riosmena-Rodríguez, R. y Siqueiros-Beltrones, D.A. 1996. Taxonomy of the genus *Amphiroa* (Corallinales, Rhodophyta) in the Southern Baja California Peninsula, México. *Phycologia* 35: 135-147.
- Riosmena-Rodríguez, R. 2017. Chapter 1: Natural history of rhodolith/maerl beds: their role in near-shore biodiversity and management. En: *Rhodolith/Maerl Beds: a global perspective*. (Riosmena-Rodríguez, R., Nelson, W. y Aguirre, J., Eds), Springer, Coastal Research Library Series 15: 3-26.
- Rodríguez-Prieto, C., Ballesteros, E., Boisset, F. y Afonso-Carrillo, J. 2013. *Guía de las Macroalgas y Fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental*. Barcelona: Ediciones Omega, S.A. 656 pp.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Rosas-Alquicira, E.F., Riosmena-Rodríguez, R. y Neto, A.I. 2010. Segregating characters used within *Amphiroa* (Corallinales, Rhodophyta) and taxonomic reevaluation of the genus in the Azores. *Journal of Applied Phycology* 23: 475-488-
- Rosas-Alquicira, E.F., Riosmena-Rodríguez, R., Afonso-Carrillo, J. y Neto, A.I. 2011. Taxonomic biodiversity of geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta) from the Macaronesian region: summary and analysis. *Helgoland Marine Research* 65: 133-153.
- Rosenvinge, L.K. 1892. Om nogle vaextforheld hos slægterne *Cladophora* og *Chaetomorpha*. *Botanisk Tidsskrift* 18: 29-64.
- Rösler, A., Perfectti, F., Peña, V. y Braga, J.C. 2016. Phylogenetic relationships of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): taxonomic implications for reef-building corallines. *Journal of Phycology* 52: 412-431.
- Rösler, A., Perfectti, F., Peña, V., Aguirre, J. y Braga, J.C. 2017. Timing of the evolutionary history of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 53: 567-576.
- Silva, P.C., Basson, P.W. y Moe, R.L. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany* 79: 1-1259.

- Sissini, M.N., Oliveira, M.C., Gabrielson, P.W., Robinson, N.M., Okolodkov, Y.B., Riosmena-Rodríguez, R. y Horta, P.A. 2014. *Mesophyllum erubescens* (Corallinales, Rhodophyta) - so many species in one epithet. *Phytotaxa* 190: 299-319.
- Solms-Laubach, H. 1881. Die Corallinalgen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte (Monographie). *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte* 4: 1-64.
- Soto, J. y Conde, F. 1989. Catálogo florístico de las algas bentónicas marinas del litoral de Almería (Sureste de España). *Botanica Complutensis* 15: 61-89.
- Steneck, R.S. 1986. The ecology of coralline algal crusts: Convergent patterns and adaptative strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 273-303.
- Steller, D. L. y Foster, M. S. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 194: 201-212.
- Steller, D.L., Hernández-Ayón, J.M., Riosmena-Rodríguez, R. y Cabello-Pasini, A. 2007. Efecto de la temperatura sobre las tasas de fotosíntesis, crecimiento y calcificación del alga coralina de vida libre *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas* 33: 441-456.
- Sunesson, S. 1937. Studien über die entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 33: 1-102.
- Sunesson, S. 1943. The structure, life history and taxonomy of the Swedish Corallinaceae. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. Avd. 2*, 39: 1-66.
- Sunesson, S. 1950. The bispore problem in the Corallinaceae. *Proceedings of the International Botanical Congress* 7: 835.
- Sunesson, S. 1958. *Lithothamnion calcareum* vid svenska västkusten. *Botaniska Notiser* 111: 197-199.
- Sunesson, S. 1982. The culture of de bisporocistes plants of *Dermatolithon litorale* (Sunesson) Hamel et Lemoine (Rhodophyta, Corallinaceae). *British Phycological Journal* 17: 107-116.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. y Kumar, S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.
- Teichert, S., Woelkerling, W., Rüggeberg, A., Wisshak, M., Piepenburg, D., Meyerhöfer, M., Form, A., Büdenbender, J. y Freiwald, A. 2012. Rhodolith beds (Corallinales, Rhodophyta) and their physical and biological environment at 806319N in Nordkappbukta (Nordaustlandet, Svalbard Archipelago, Norway). *Phycologia* 51: 371-390.
- Townsend, R.A., Woelkerling, W.J., Harvey, A.S. y Borowitzka, M. 1995. An account of the red algal genus *Sporolithon* (Sporolithaceae, Corallinales) in southern Australia. *Australian Systematic Botany* 8: 85-121.
- Townsend, R.A. y Huisman, J.M. 2018. Coralline algae. En: *Algae of Australia. Marine Benthic Algae of North-Western Australia. 2. Red algae*. (Huisman, J.M. Ed.). ABRIS y CSIRO Publishing. 83-146.
- Twist, A.B., Sutherland, E.J. y Nelson, A.W. 2018. Epiphytic *Jania* in New Zealand: *Jania sphaeroramosa* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta). *Phytotaxa* 357: 30.
- Vázquez-Ferreira, R. y Peña, V. 2016. Tipo de división de esporocistes de *Lithophyllum hibernicum* (Corallinales, Rhodophyta) y su implicación en el ciclo vital, en el Atlántico europeo. *Nova Acta Científica Compostelana (Biología)* 23: 99-106.
- Veiga, P., Rubal, M., Moreira, J., Cacabelos, E. y Sousa-Pinto, I. 2013. Abundance and fragmentation patterns of the ecosystem engineer *Lithophyllum byssoides* (Lamarck) Foslie along the Iberian Peninsula Atlantic coast. Conservation and management implications. *Journal of Sea Research* 83: 40-46.
- Vilas, F., Nombela, M., García-Gil, E., García-Gil, S., Alejo, I., Rubio, B. y Pazos, O. 1995. Cartografía de sedimentos submarinos, Ría de Vigo. E: 1:50.000. Xunta de Galicia. 40 pp.
- Walker, R. 1984. Trichocytes and megacells in cultured crusts of three British species of *Lithothamnium* and *Phymatolithon* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Botanica Marina* 27: 161-168.
- Walker, R.H., Brodie, J. Rusell, S. Irvine, M.L. y Orfanidis, S. 2009. Biodiversity of coralline algae in the Northeastern Atlantic including *Corallina caespitosa* sp. nov. (Corallinoidea, Rhodophyta). *Journal of Phycology* 45: 287-297.

- West, J.A., Zuccarello, G.C., Loiseaux De Gôes, S., Stavrias, L.A. y Verbruggen, H. 2016. *Rhodenigma contortum*, an obscure new genus and species of Rhodogorgonales (Rhodophyta) from Western Australia. *Journal of Phycology* 52: 397-403.
- Wilks, K. y Woelkerling, W.J. 1991. Southern Australian species of *Melobesia* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 30: 507-533.
- Williamson, C.J., Perkins, R., Yallop, M.L., Peteiro, C., Sánchez, N., Gunnarson, K., Gamble, M. y Brodie, J. 2018. Photoacclimation and photoregulation strategies of *Corallina* (Corallinales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 53: 180-188.
- Williamson, C.J., Walker, R., Robba, L., Yesson, C., Russell, S., Irvine, M.L. y Brodie, J. 2015. Toward resolution of species diversity and distribution in the calcified red algal genera *Corallina* and *Ellisolandia* (Corallinales, Rhodophyta). *Phycologia* 54: 2-11.
- Woelkerling, W.J. 1983. A taxonomic reassessment of *Lithothamnium* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R.A. Philippis original collections. *British Phycological Journal* 18: 165-197.
- Woelkerling, W.J. 1987. The genus *Choreonema* in southern Australia and its subfamilial classification within the Corallinaceae (Rhodophyta). *Phycologia* 26: 111-127.
- Woelkerling, W.J. 1988. *The Coralline Red Algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. Oxford University Press, London, Oxford, 1: 268 pp.
- Woelkerling, W.J. 1998. Type collections of non-geniculate coralline housed at the Laboratoire de Cryptogamie (PC). En: *Non-geniculate coralline red algae and the Paris Muséum: systematics and scientific history*. Paris: Muséum National d'Histoire naturelle. 279-404.
- Woelkerling, W.J. y Campbell, S.J. 1992. An account of the southern Australian species of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Bulletin of the British Museum (National History)*. *Botany* 22: 1-107.
- Woelkerling, W.J. y Chamberlain, M.Y. 2007. The genus *Melobesia* (Hapalidiceae, Corallinales, Rhodophyta): typification update. *Phycologia* 46: 232-234.
- Woelkerling, W.J. y Harvey, A. 1993. An account of Southern Australian species of *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany* 6: 571-637.
- Woelkerling, W.J. y Irvine, L.M. 1986a. The neotypification and status of *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 25: 379-396.
- Woelkerling, W.J. y Irvine, L.M. 1986b. The typification and status of *Phymatolithon* (Corallinaceae, Rhodophyta). *British Phycological Journal* 21: 55-80.
- Woelkerling, W.J. y Irvine, L.M. 2007. The genus *Mesophyllum* (Hapalidiaceae, Corallinales, Rhodophyta): typification update. *Phycologia* 46: 230-231.
- Woelkerling, W.J., Harvey, A.S. y Reviere, B. 2015a. *Jania verrucosa* and *Jania crassa* (Rhodophyta: Corallinaceae): typification, nomenclature and taxonomic implications. *Taxon* 64: 137-146.
- Woelkerling, W.J., Harvey, A.S. y Reviere, B. 2015b. (2340). Proposal to reject the name *Jania verrucosa* (Rhodophyta: Corallinaceae). *Taxon* 64: 167.
- Woelkerling, W.J., Harvey, A.S. y Reviere, B. 2015c. *Jania pedunculata* (Rhodophyta, Corallinaceae): Typification, nomenclature, and taxonomic status relative to *J. crassa*, *J. verrucosa* sensu Johansen et Womersley, and *J. unguolata*. *Taxon* 64: 1280-1293.
- Wolf, M.A., Maneveldt, G.W., Kaleb, S., Moro, I. y Falace, A. 2015. Morphological and molecular characterization of *Hydrolithon rupestre* (Corallinaceae, Corallinales, Rhodophyta): first report from the Mediterranean Sea. *Phytotaxa* 224: 59-71.
- Womersley, H.B.S. 1996. *The marine benthic flora of southern Australia-Part IIIB-Gracilariales, Rhodymeniales, Corallinales and Bonnemaisoniales*. Australian Biological Resources Study and the State Herbarium of South Australia. 392 pp.
- Xiao, S. 2004. New multicellular algal fossils and acritarchs in Doushantuo Chert nodules (Neoproterozoic, Yangtze Gorges, South China). *Journal of Paleontology* 78: 393-401.
- Yendo, K. 1902. Corallinae verae japonicae. *Journal of the College of Science, Tokyo Imperial University* 6: 1-36.
- Zuljevic, A., Kaleb, S., Peña, V., Despalatovic, I., Cvitkovic, I., De Clerck, O., Le Gall, L., Falace, A., Vita, F., Braga, J.C. y Antolic, B. 2016. First freshwater coralline alga and the role of local features in a major biome transition. *Scientific Reports* 6: 19642.

Se muestra la diversidad de algas rojas coralinas del noroeste ibérico, mediante la integración de información de especies previamente conocidas con nuevos datos de trabajo experimental. La revisión bibliográfica y de material de herbario, se combinó con la exploración del intermareal y submareal de 74 localidades en 6 provincias de Galicia y el norte de Portugal. Se seleccionaron 1300 especímenes, entre 2016 y 2020, que se procesaron mediante microscopía óptica, microscopía electrónica de barrido y análisis moleculares.

Se han catalogado 46 especies de los órdenes Corallinales y Hapalidiales, que son descritas e ilustradas, aportando datos sobre morfología, reproducción, hábitat y distribución, así como una clave de identificación.

Se aporta una introducción morfo-anatómica con los principales caracteres diagnóstico seleccionados para algas coralinas, además de información sobre la reproducción y hábitat de las especies en el área de estudio. Algunos géneros se han estudiado en detalle como *Jania* y *Phymatolithon*, y se describen variaciones morfológicas para *Jania longifurca*, *J. rubens*, *Phymatolithon lamii* y *P. lenormandii*. Estudios moleculares permitieron detectar diversidad críptica en los géneros *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Phymatolithon* y *Mesophyllum*. Finalmente, se plantean dudas sobre la existencia de seis especies en el noroeste ibérico (*Boreolithon van-heurckii*, *Hydrolithon farinosum*, *Lithophyllum vickersiae*, *Leptophytum bisporum*, *Lithothamnion sonderi*, *Titanoderma cystoseirae*).

