

# Historia Taxonómica del Género *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Rhodophyta)

*Taxomic History of Genus Gracilaria Greville (Gracilariaceae, Rhodophyta)*

Kurt M. Dreckmann y Graciela De Lara-Isassi

---

## RESUMEN

---

Se describe brevemente el género *Gracilaria* Greville (Gracilariales, Rhodophyta) y su importancia económica. Se analiza la historia del taxon desde que éste fuera descrito por primera vez hasta la actualidad; en base a ello, se comprueba la inestabilidad taxonómica que lo ha caracterizado y se explican las razones de la misma. Se contrasta lo anterior con la información existente para el litoral mexicano, como ejemplo, y se hace patente la necesidad de un análisis histórico antes de emprender un estudio monográfico; esto para establecer con claridad en qué consisten los problemas taxonómicos a resolver, si es que existen, y así orientar de manera adecuada la investigación.

**Palabras clave:** Taxonomía, Historia taxonómica, *Gracilaria*, Rhodophyta, Gracilariaceae.

---

## ABSTRACT

---

Genus *Gracilaria* Greville (Gracilariales, Rhodophyta) and its commercial importance are briefly described. An analysis of the taxon's history, since its first description until today shows a constant and characteristic taxonomic unstability; an explanation for this is provided. These, together with the available data for Mexican shores, as an example, makes clearly evident the necessity of a historical research, previous to the monographic step, in order to establish which are the taxonomic problems to resolve, if present, and define properly the scope and logistics of subsequent surveys.

**Key words:** Taxonomy, Taxonomic History, *Gracilaria*, Rhodophyta, Gracilariaceae.

---

## INTRODUCCIÓN

---

El género *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Rhodophyta) constituye un agrupamiento taxonómico compuesto por especies de algas rojas con ciclo vital diplo-haplobióntico isomórfico, carentes de célula auxiliar, ampliamente distribuidas en ambientes marinos y mixohalinos tanto tropicales como templados. El centro de distribución post glaciación se encuentra, aparentemente, en el cinturón tropical donde ha sido registrado el mayor número de especies (Bird *et al.*, 1982; Oliveira, 1984). Una rápida disminución en la riqueza específica se presenta a

medida que se incrementa la latitud hacia el norte (Schneider y Searles, 1973; McLachlan, 1979; Kapraun, 1980). Por ejemplo, mientras en el Atlántico mexicano se presentan 26 especies (Tabla 1), encontramos tan sólo tres especies en Carolina del Norte (Schneider y Searles, 1973; Kapraun, 1980) y una al norte del Golfo de St. Lawrence (McLachlan, 1979). En el océano Pacífico el panorama es similar, donde destaca la ausencia total de especies de *Gracilaria* o de otro género de Gracilariaceae en el Mar de Bering (Kussakin e Ivanova, 1978; Tarakanova, 1978; Vinogradova *et al.*, 1978), en contraste con el número de taxa presentes en el Pacífico templado y tropical de México (Tabla 2). Asimismo, aunque presentes en la Antártida (Skottsberg, 1941; Papenfuss, 1964), el número de taxa es considerablemente inferior al de las zonas tropicales. En la Isla Macquarie, localizada en

\* Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa. México 09340, D.F. Apartado Postal 55-535.

**Tabla 1.** Binomios reportados para el Atlántico mexicano (Dreckmann, 1998).

|    |  |
|----|--|
| 1  | <i>Gracilaria armata</i> (C. Agardh) J. Agardh*              |
| 2  | <i>Gracilaria blodgettii</i> Harvey                          |
| 3  | <i>Gracilaria bursa-pastoris</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva* 4 |
|    | <i>Gracilaria caudata</i> J. Agardh                          |
| 5  | <i>Gracilaria cervicornis</i> (Turner) J. Agardh             |
| 6  | <i>Gracilaria compressa</i> (C. Agardh) Greville*            |
| 7  | <i>Gracilaria comea</i> J. Agardh*                           |
| 8  | <i>Gracilaria crassissima</i> P. Crouan et H. Crouan*        |
| 9  | <i>Gracilaria cuneata</i> Areschoug*                         |
| 10 | <i>Gracilaria curtissiae</i> J. Agardh*                      |
| 11 | <i>Gracilaria cylindrica</i> Børgesen*                       |
| 12 | <i>Gracilaria damaecomis</i> J. Agardh*                      |
| 13 | <i>Gracilaria debilis</i> (Forsskål) Børgesen*               |
| 14 | <i>Gracilaria dominguensis</i> Sonder ex Kützing*            |
| 15 | <i>Gracilaria ferox</i> J. Agardh*                           |
| 16 | <i>Gracilaria foliifera</i> (Forsskål) Børgesen*             |
| 17 | <i>Gracilaria lemaneiformis</i> (Bory) Weber van-Bosse*      |
| 18 | <i>Gracilaria mammillaris</i> (Montagne) M. Howe             |
| 19 | <i>Gracilaria multipartita</i> (Clemente y Rubio) Harvey*    |
| 20 | <i>Gracilaria sjoestedtii</i> Kylin*                         |
| 21 | <i>Gracilaria usneoides</i> (Mertens) J. Agardh*             |
| 22 | <i>Gracilaria verrucosa</i> (Hudson) Papenfuss*              |
| 23 | <i>Gracilaria ornata</i> Areschoug*                          |
| 24 | <i>Gracilaria</i> aff. <i>pacifica</i> I.A. Abbott*          |
| 25 | <i>Gracilaria tikvahiae</i> McLachlan                        |
| 26 | <i>Gracilaria venezuelensis</i> W.R. Taylor*                 |
| 27 | <i>Gracilaria wrightii</i> (Turner) J. Agardh*               |

el círculo polar antártico, a unos 1500 km al sur-sureste de Tasmania, no hay representantes de Gracilariaceae o grupos taxonómicos o filogenéticamente relacionados (Ricker, 1987).

La gran cantidad de estudios publicados sobre bioquímica, genética, fisiología, biotecnología, biología molecular, ecología y ecofisiología dedicados exclusivamente a este taxon, habla de su importancia a escala mundial (Mathieson, 1977; Abbott *et al.*, 1985; Santelices, 1989; Santelices y Doty, 1989; Bird y Hinson, 1992). La razón de esto es el coloide que las especies sintetizan durante el metabolismo y que se deposita en pared celular. Este es un polisacárido llamado "agar" en forma común y comercial, que constituye la materia prima para industrias tan fuertes como la bacteriológica, alimentaria, farmacéutica y fotográfica. Sin embargo, no todas sus especies producen el mismo tipo de agar; en algunas es más puro y, por ende, mejor cotizado (de uso bacteriológico), otras producen geles menos finos, pero no por eso menos importantes, y que son usados por las demás empresas mencionadas.

**Tabla 2.** Binomios reportados para el Pacífico mexicano (Dreckmann, 1997; 1999).

|    |  |
|----|--|
| 1  | <i>Gracilaria cervicornis</i> (Turner) J. Agardh*          |
| 2  | <i>Gracilaria spynigera</i> E.Y. Dawson                    |
| 3  | <i>Gracilaria confervoides</i> (Linnaeus) Greville*        |
| 4  | <i>Gracilaria subsecundata</i> Setchell et Gardner         |
| 5  | <i>Gracilaria crispata</i> Setchell et Gardner             |
| 6  | <i>Gracilaria symmetrica</i> E.Y. Dawson (i?)              |
| 7  | <i>Gracilaria johnstonii</i> Setchell et Gardner*          |
| 8  | <i>Gracilaria tenuifolia</i> W.R. Taylor                   |
| 9  | <i>Gracilaria lemaneiformis</i> Weber-van Bosse*           |
| 10 | <i>Gracilaria tepocensis</i> (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson     |
| 11 | <i>Gracilaria marcialana</i> E.Y. Dawson                   |
| 12 | <i>Gracilaria textorii</i> (Suringar) De Toni              |
| 13 | <i>Gracilaria pachydermatica</i> Setchell et Gardner       |
| 14 | <i>Gracilaria veleroae</i> E.Y. Dawson                     |
| 15 | <i>Gracilaria rubrimembra</i> E.Y. Dawson                  |
| 16 | <i>Gracilaria verrucosa</i> (Hudson) Papenfuss*            |
| 17 | <i>Gracilaria sjoestedtii</i> Kylin*                       |
| 18 | <i>Gracilaria vivesii</i> M. Howe*                         |
| 19 | <i>Gracilaria bursa-pastoris</i> (S.G. Gmelin) P.C. Silva* |
| 20 | <i>Gracilaria parvispora</i> I.A. Abbott                   |
| 21 | <i>Gracilaria cerrosiana</i> W.R. Taylor                   |
| 22 | <i>Gracilaria ascidiicola</i> E.Y. Dawson                  |
| 23 | <i>Gracilaria turgida</i> E.Y. Dawson                      |
| 24 | <i>Gracilaria megaspora</i> (E.Y. Dawson) Papenfuss        |
| 25 | <i>Gracilaria pacifica</i> I.A. Abbott                     |
| 26 | <i>Gracilaria pinnata</i> Setchell et Gardner              |
| 27 | <i>Gracilaria ramiseconda</i> E.Y. Dawson                  |

**Nota (i?):** *Gracilaria symmetrica* presenta espermatangios superficiales, un carácter diagnóstico del género *Gracilariopsis*.

Simultáneamente, una prioridad permanente en la agenda económica mundial es, sin duda, el descubrimiento, descripción, planificación y subsecuente explotación racional de nuevos recursos naturales. Esto es factible especialmente en países poseedores de macrodiversidad. Sin embargo, a pesar de que las algas marinas, en general, han sido mencionadas como "el recurso o alimento del futuro" en numerosos foros, en México estas no forman parte del producto interno bruto. Así, automáticamente, se transforman en un recurso potencial aún por descubrir.

En este sentido, destaca en los inventarios ficológicos mexicanos el elevado número de binomios del género reportados para el litoral nacional. Muchos de esos taxones, precisamente, los que han acaparado la atención de gran parte de la ciencia e industria biotecnológica durante la última mitad de este siglo (Abbott, 1988, 1992, 1994, 1995; Abbott y Norris, 1985).

A pesar de lo anteriormente mencionado, y a diferencia de muchos otros taxa algales, el género *Gracillaria* es particularmente conflictivo en su taxonomía debido a la alta plasticidad fenotípica y consecuente variabilidad intra e inter poblacional. Es decir, resulta extremadamente difícil la tarea de separar una especie de otra. Esto ha constituido el obstáculo para que numerosos países no hayan podido, aún, incorporar dicho recurso a sus procesos productivos. En otras palabras, no estamos seguros si las especies con las que se supone contamos, constituyen o no un recurso equivalente al de aquellos países que, desde hace décadas, obtienen importantes divisas con él. Asociado a esto nos enfrentamos al problema de que, al no tener certidumbre de las identidades taxonómicas, no podemos elaborar mapas de distribución que permitan determinar áreas óptimas de explotación.

Es evidente, entonces, que la actividad taxonómica está estrechamente relacionada al conocimiento y uso de la biodiversidad. En este sentido, Paul C. Silva (1984) comenta: "La taxonomía es un arte que implica la interpretación subjetiva de datos objetivos. La subjetividad en la interpretación esta influenciada por factores relacionados al contexto (tiempo, lugar, grupo taxonómico, precedentes y secuencia histórica) o inherentes al intérprete (abilidad, entrenamiento, experiencia, personalidad, intereses y objetivos)".

A diferencia de la Ficología taxonómica (y sistemática), en la que los mayores si no los únicos aportes han sido los de Silva (1984, 1993, 1996), la Botánica fanerogámica le ha dado, siempre, un lugar al contexto histórico en el trabajo monográfico. Así, Maxted (1992) es categórico al decir que resulta indispensable analizar la historia taxonómica de un grupo para hacer evidente si existe algún grado de inestabilidad nomenclatural y poder establecer si las especies previamente reportadas, estan bien o mal nombradas, identificadas o determinadas de acuerdo a los conceptos originales y válidos. Paralelamente, si tomamos en cuenta que un sistema de clasificación corresponde a una representación de las discontinuidades biológicas lograda tras años de investigación, podemos esperar que grupos con escasa sobreposición de caracteres hayan dado lugar a sistemas relativamente estables con el paso del tiempo, mientras que aquellos que despliegan mucha plasticidad fenotípica y presentan abundante

sobreposición de caracteres, han dado lugar a sistemas complejos e inestables. Estos últimos pueden ser evidentes a simple vista; sin embargo, la explicación de esa aparente inestabilidad sólo puede ser revelada después de un repaso histórico.

La historia de un grupo taxonómico tiene su origen, o punto de partida, en el momento en que es descrito. Por ejemplo, el género *Ulva* (Chlorophyta) fué descrito por Linnaeus en 1753 y cuenta, por tanto, con una historia taxonómica de casi 250 años (sin grandes alteraciones, por cierto). En cambio, el género que aquí nos ocupa fué descrito hace 160 años (Greville, 1830).

#### Esquema supragenérico

El género *Gracillaria* fué establecido por Greville (1830:123) y posteriormente ubicado por Agardh (1852) en el Ordo XIII Sphaerococcoideae, Tribus I Sphaerococcoideae, haciendo caso omiso de la familia Gracilariaceae, previamente descrita por Nägeli (1847) al interior del orden Nemastomatales. Respecto a esto, el Código de Tokio (Greuter *et al.*, 1994) establece en el Artículo 18.2 que, para las publicaciones clásicas (siglo XIX), la palabras *ordo* u *ordo naturalis* son tratadas como nombre de familia. Sería en una obra posterior, cuando Agardh (1876) sustituiría la Tribus Sphaerococcoideae por la Tribus III Gracilariaceae (respetando el Ordo Sphaerococcoideae). Después de esto, Kylin (1932) transfirió la familia Gracilariaceae al orden Gigartinales. Este orden se caracteriza por la presencia de una célula auxiliar presente después de la fertilización, una duplicación ("diploidización") del complemento cromosómico de la célula auxiliar por medio de una conexión externa (célula conectiva, filamento conectivo o tubo corto) y por poseer uniones intercelulares lenticulares (*pit-connections*) cuyas uniones carecen de cubiertas externas (Kraft y Robins, 1985). Recientemente, Fredericq y Hommersand (1989a; 1989b) demostraron que la familia Gracilariaceae se caracteriza por la ausencia de célula auxiliar y células o filamentos conectivos. En cambio, las células de las ramas estériles que se encuentran adyacentes y en la misma célula de soporte del carpogonio se fusionan con él, dando lugar a una célula de fusión generatriz que, a su vez, origina inicios gonimoblásticos múltiples. Esto los llevó a la conclusión de que la familia Gracilariaceae no puede formar parte del orden Gigartinales, por lo que propusieron el establecimiento del orden Gracilariales (Fredericq y Hommersand, 1989a).

### El esquema familiar y subgenérico de Jacobus Agardh en 1876

El primer antecedente de clasificación para *Gracilaria* corresponde a Agardh. En una obra más acabada que la ya citada (Agardh, 1852), Agardh (1876) clasifica las especies en los géneros que hoy relacionamos a Gracilariaceae *sensu stricto*. Nótese que Agardh pone la categoría Series por arriba de Ordo. Esto, como se verá más adelante, es sancionado por el Art. 33.5.

Series IV. Homospermeae (De acuerdo al Art. 17.1, esta categoría se refiere a un nombre descriptivo de Orden pues no incluye una familia basada en un nombre genérico; sin embargo, el nombre usado por Agardh -Series- no queda previsto por el Art. 17.2 ya que entra en contradicción con lo establecido en el Art. 33.5)

Ordo XII. Sphaerococcoideae (Familia, de acuerdo al Art. 18.2)

Tribus I. Phacelocarpeae

Genus XCV. *Nizymenia* Sonder in Linnaeus

Genus XCVI. *Phacelocarpus* Endler et Dies.

Tribus II. Melanthaliaeae

Genus XCVII. *Curdiaea* Harvey

Species 1. *C. coriacea* Hooker et Harvey (= *Rhodymenia? coriacea* Hooker et Harvey, *Gracilaria coriacea* Harvey, *Sphaerococcus coriaceus* Kützing).

Species 2. *C. laciniata* Harvey (= *Gracilaria callophyllis* Areschoug).

[varietà] ( *cystocarpiis* margini ob fructus intumescens nodoso immersis, Harvey).

[varietà] ( *marginis* frondis in fimbrias breves crassiusculas producto, fimbriis *cystocarpia* gerentibus, J. Agardh mscr.

Species 3. *C. meredithiae* J. Agardh mscr.

Genus XCVIII. *Melanthalia* Montagne

Species 1. *M. abscissa* Turner (= *Fucus abscissus* Turner, *M. jaubertiana* Montagne).

Species 2. *M. concinna* J. Agardh mscr. (= *Fucus concinnus* Turner, *M. jaubertiana* y *M. intermedia* auctore partim., *M. fastigiata* Kützing).

Species 3. *M. obtusata* Labillardier.

[varietà] ( *labillardieri* Turner).

[varietà] ( *intermedia* J. Agardh mscr.? (= *M. intermedia* Harvey -partim-, *M. muelleri* Kützing, *M. billardieri* var. *angustata* Sonder in Linnaeus).

Genus XCIX. *Dicurella* Harvey

Tribus III. Gracilarieae

Genus C. *Corallopsis* Greville

Species 1. *C. salicornia* (Mertens) Greville (= *Fucus*

*salicornia* Mertens, *Sphaerococcus salicornia* C. Agardh).

Species 2. *C. minor* (Sonder) J. Agardh mscr. (= *C. salicornia* var. *minor* Sonder).

Species 3. *C. cacalia* J. Agardh.

Species 4. *C. opuntia* J. Agardh mscr.

(= *C. cacalia* Harvey?).

Species 5. *C. urvillei* (Montagne) J. Agardh

(= *Hydropuntia urvillei* Montagne).

[varietà] ( *urvillei* Montagne).

[varietà] ( *cereus* (= *C. urvillei* forma *extensa* Sonder).

Genus CI. *Gracilaria* Greville

(Agardh no incluye la categoría de subgénero)

Sectio I. Plocaria

Species 1. *G. flagelifera* J. Agardh.

Species 2. *G. lichenoides* (Linnaeus et Areschoug) J. Agardh (= *Fucus lichenoides* Linnaeus et Areschoug).

Species 3. *G. confervoides* (Linnaeus) J. Agardh (= *Sphaerococcus confervoides* C. Agardh, *Fucus confervoides* Linnaeus).

Species 4. *G. taenioides* J. Agardh (= *Sphaerococcus lemania* Kützing).

Sectio II. Ceramianthemum

\* Frondibus teretibus quoquoversum ramosis, ramis acuminatis divaricatis.

Species 5. *G. armata* (C. Agardh) J. Agardh (= *Sphaerococcus armatus* C. Agardh).

Species 6. *G. ferox* J. Agardh.

Species 7. *G. coronopifolia* J. Agardh (= *Sphaerococcus vermicularis* Kützing).

Species 8. *G. damaecornis* J. Agardh.

\*\* Frondibus subteretibus aut evidentius compressis, ramis acuminatis, juvenilibus subdistiche exeuntibus sensim subdivergentibus aut divaricatis.

Species 9. *G. usneoides* Mertens.

Species 10. *G. dumosa* (Harvey) Grunow (= *Sphaerococcus dumosus* Kützing).

Species 11. *G. disticha* J. Agardh.

Species 12. *G. fruticosa* Harvey.

\*\*\* Frondibus teretibus aut evidentius compressis, ramis subdistiche exeuntibus quoquoversum porrectis elongatis obtusiusculis aut longe acuminatis.

Species 13. *G. blodgetti* Harvey.

Species 14. *G. compressa* (C. Agardh) J. Agardh (= *Sphaerococcus compressus* C. Agardh, *Sphaerococcus lichenoides* Greville).

Species 15. *G. ramulosa* J. Agardh.

Species 16. ?*G. crassa* Harvey.

Sectio III. Microcytidea

Species 17. *G. spinescens* Kützing.

Species 18. *G. secundata* Harvey.

Sectio IV. Chondrocladia

Species 19. *G. furcellata* Harvey.

Species 20. *G. dura* (C. Agardh) J. Agardh (= *Sphaerococcus durus* C. Agardh, *Sphaerococcus sonderi* Kützing).

Species 21. *G. divergens* (C. Agardh) J. Agardh (= *Sphaerococcus divergens* C. Agardh).

Sectio V. Pachycladia

\* Fronde teretiuscula laevi (exsiccatione tantum rugosa).

Species 22. *G. caudata* J. Agardh.

Species 23. *G. corymbosa* J. Agardh mscr. (= *G. armata* Harvey?).

Species 24. *G. cornea* J. Agardh.

Species 25. *G. poitei* (Lamouroux) J. Agardh (= *Fucus poitei* Lamouroux, *Chondrus wrightii* Kützing).

\*\* Fronde teretiuscula aut compressa ramulis brevissimis dense a superficie pullulantibus verrucosa.

Species 26. *G. echemoides* Harvey.

\*\*\* Fronde complanata laevi (exsiccatione tantum rugosa).

Species 27. *G. wrightii* (Turner) J. Agardh.

Sectio VI. Podeum

Species 28. *G. multipartita* (Clemente y Rubio) J. Agardh (= *Sphaerococcus multipartitus* C. Agardh).

forma a. *granatea* (Turner) J. Agardh mscr. (= *Fucus granateus* Turner).

forma b. *polycarpa* (Greville) J. Agardh mscr. (= *Sphaerococcus polycarpus* Greville, *Chondrus agathoieus* Lamouroux, *Sphaerococcus dominguensis* Sonder).

forma c. *angustissima* J. Agardh mscr.

forma d. *aeruginosa* (Turner) J. Agardh mscr. (*Fucus aeruginosus* Turner).

Species 29. *G. corticata* (J. Agardh) J. Agardh (= *Rhodymenia purpurascens* Harvey).

forma a. *linearis* J. Agardh mscr.

forma b. *ramalinoides* (Esper) J. Agardh mscr. (= *Fucus lichenoides* Esper).

Species 30. *G. dentata* J. Agardh (= *Sphaerococcus oligacanthus* Kützing, *S. rangiferinus* Kützing).

Species 31. *G. corniculata* (R. Br. in Turner) J. Agardh (= *Fucus corniculatus* R. Br. in Turner, *Sphaerococcus spinulosus* Kützing).

Species 32. *G. cervicornis* (Turner) J. Agardh (= *Fucus cervicornis* Turner, *Sphaerococcus ramulosus* Martius, *S. acanthophorus* Kützing).

Genus CII.? *Sarcocladia* Harvey

Genus CIII. *Tylotus* J. Agardh mscr.

Species 1. *T. obtusatus* (Sonder) J. Agardh (= *Curdiaea obtusata* Harvey, *Rhodymenia obtusata* Sonder, *Gymnogongrus firmus* Areschoug).

Genus CIV. *Sarcodia* J. Agardh

Tribus IV. Sphaerococceae

Genus CV. *Calliblepharis* Kützing

Genus CVI. *Dicranema* Sonder

Genus CVII. *Heringia* J. Agardh

Genus CVIII. *Stenocladia* J. Agardh

Genus CIX. *Sphaerococcus* Greville

#### El esquema subgenérico de Jacobus Agardh en 1901

En su última obra, posiblemente la menos conocida, Agardh (1901) en el capítulo IV, titulado "De Speciebus Gracilariæ commentaria nova, dispositionem Specierum naturæ consentaneam spectantia", desarrolla dos notables contribuciones.

La primera consiste en la descripción, a partir del estudio de cortes transversales, de cuatro tipos de tamaño y forma celular en relación a la corteza, la médula y la forma de los ejes. Estos son:

1. Macrocystideae quarum stratum *interius* contextum adparuit cellulis conspicue majoribus, unum aut alterum orbem formatibus, quasi abruptius distinctum ab interioribus cellulis, suos proprios orbes circa axilem formantibus. Cellulas has majores, quasi invicem sejunctas parietibus tenuibus et magis flexuosis (in segmento transversali madefacto) facilius quoque assumere formas invicem paulisper diversas, et vario modo invicem collabentes (sub antecedente speciminis exsiccatione) intelligendum putarem.

Traducción. "La condición Macrocistideada (Gr. Macros = grande y Cystos = cavidad) se dá cuando a partir de la epidermis de las frondas y hacia el interior del eje, vemos un cambio brusco en el tamaño de las células, mientras las de la corteza son alargadas o a veces circulares, aquellas que corresponden a las zonas vecinas al sector interno son evidentemente más grandes y siempre cercanas a la forma circular. Las células del asta central [la familia Gracilariaceae es uniaxial] también son grandes y pueden ser diferenciadas de las anteriores por tener una pared más delgada y sinuosa (visible en corte transversal humedecido) aunque es posible que la interpretación sea engañosa (como consecuencia del secado previo del espécimen) y uno pueda ver formas alternas y diferentes en algún momento."

2. Microcystideas vero dixi alias, sua forma frondis exteriore cum Macrocystideis magis convenientes, et cum his quoque olim ad Plocarieas sic dictas relatas,

at frondem suam plus minor evidenter teretiunculam generantes cellulis minoribus contextam, atque hinc numerosioribus; cellulis autem exterioribus (strati exilis) interioribus magnitudine parum superantibus: orbes itaque exteriores cellularum (in strato interiori frondis) diceris sensim sensimque in interiores quasi transeuntes.

Traducción. "En realidad, la condición *Microcystideas* (Gr. *Micros* = pequeño y *Cystos* = cavidad) se refiere, además, a la forma o aspecto exterior de las frondas muy parecidas a aquellas de *Macrocystideae* y a la médula axial que también ha sido recientemente atribuida como carácter de las especies relacionadas a *Plocaria*, pero con sus frondas derivadas de una trama de células menores y mucho menos circulares, a partir de aquí -la médula axial- numerosas células por demás exteriores (a la capa axial) no más grandes en tamaño a las interiores o cercanas al centro: se ven círculos iguales las células exteriores (en la capa interior) de las frondas que poco a poco y cada vez más gradualmente se van haciendo interiores como traspasándolas."

3. *Platycystideas* potissimum obvenire bedere in Speciebus fronde plana distinctas, forsán a priore quoque conjiciendum videretur. Ipsam frondem complanatam oriri cellulis propriae formae, quas nimirum, sectione facta transversali frondis, directione margines versus frondis ipsas elongatas -aut oblongas aut magis cylindræas- observare liceat. (Attamen hoc loco placet monuisse formam frondis planatam quoque generari posse cellulis quin immo rotundatis si quidem ad ejusmodi formam frondis generandam numerosiores disponderentur. Si insuper jure quodam assumere ausus sum, suadente dispositione cystocarpiorum, qua ducente tum *Species* fronde complanata instructas, tum alias quas fronde quin immo rite cylindræa distinctas, ad Sub-Genus *Podei* referendas putavi, cellularum formas diversas alias obvenire posse in Speciebus, quae habitualibus notis quoque quam maxime congruentes facilius suspicarentur.)

Traducción. "La condición *Platycystidea* (Gr. *Platon* = amplio, aplanado y *Cystos* = cavidad) se presenta principalmente en especies de frondas distintivamente planas, siendo más evidente cuando se observan varias en conjunto. Estas frondas aplanadas se componen de células con esa forma, ya que en los cortes transversales hechos a estas se observan células

elongadas en dirección a los márgenes -a veces oblongas o más cilíndricas. (Sin embargo esta ventaja, debemos advertir que las frondas planas pueden poseer algunas células redondeadas dando lugar a numerosas disposiciones. Si además hacemos el corte en el cistocarpo, veremos, por la disposición y formas celulares de las especies de frondas planas que, de acuerdo a las costumbres y con justicia, deberíamos asociarlas al sub género *Podeum* - de tal manera que en la médula axial también puede presentarse disminución en el tamaños de algunas células y esto dar lugar a formas diferentes en las especies, por lo que en la observación habitual hay que anotar todas esas pequeñas diferencias para evitar confusiones)."

4. *Plectocystideas* demum dixi *Species* haud paucas, quarum cellulas non tantum sua forma sibi propria, sed quoque sua dispositione alias versus cellulas sibi proximas distinguendas putavi -congruentes nimirum sua forma quodammodo cum illis, quas ut *Platycystideas* mox supra describere conatus sum; hanc vero formam tum quasi ad excessum perductam offerentes, tum hanc formam cum dispositione alias versus cellulas proximas omnino diversa conjungentes. Quaerenti quomodo ejusmodi typum rite designarem. mihi adparuisse dicerem, eundem jam antea in terminologia Botanica designatam putavi, nempe aut a nonnullis *obvolutivam*, ab aliis *semi-amplexam* hanc denominatam obvenire (Conf. *Lindley Introd. to Botany*, p. 410).

Traducción. "La condición *Plectocystidea* (Gr. *Plectos* =unido y *Cystos*=cavidad) solamente se refiere a unas cuantas especies cuyas células no tienen tanto el aspecto acorde con la forma de la fronda, sino que, a pesar de aproximarse a la condición *Platycystidea* antes descrita, nos presentan un verdadero exceso de formas disponibles en que células vecinas o muy unidas difieren en forma. Esto dá lugar, en la observación del corte, a cúmulos o disposiciones de células distintos de los adyacentes (de ahí el nombre de la serie) que, en lo que a mí respecta, deberán ahora recibir apelativo por la terminología Botánica para evitar un exceso de denominaciones (J. Agardh recomienda comparar esto con lo dicho por Lindley en la pag. 410 de su 'Introducción a la Botánica')."

La segunda contribución de J. Agardh en esta obra, es la integración de todos los "commentaria nova" respecto a forma externa e interna de las especies (véase el texto precedido de diagonales, signos de

suma y asteriscos) en un nuevo esquema de clasificación subgenérico claro y sorprendentemente detallado en la distribución y jerarquía (inclusiva) de los caracteres. Dicho esquema o sistema es aplicado a las 61 especies que en ese momento eran asignables al género. En este esquema, Agardh incluye tres sub categorías explícitas.

En primer lugar tenemos dos sub géneros (*Plocaria* y *Podeum*). Más abajo -A y B- se transcriben ambas descripciones y se presenta una traducción).

En seguida, trata estos cuatro tipos o condiciones como "Series" (Serie) subordinadas al subgénero y, por último, introduce "Tribus" (Tribu) como subordinada a la Serie. Como veremos más adelante, esto es sancionado por el Art. 33.5.

A continuación lo transcribimos abreviando las descripciones de tal manera que quede clara la segregación de caracteres y omitiendo las autoridades ya anotadas previamente. Los signos utilizados por Agardh (diagonales, signos de suma y asteriscos) corresponden a sub agrupaciones dependientes de un pequeño juego de caracteres sin un valor taxonómico real, aunque para algunos casos (diagonales y uno que otro asterisco) agregue un nombre explicativo (p. ej. / Filiformis). Se trata de una práctica que data desde la época lineana y que implica sobreponer el concepto de clave taxonómica, o ayuda para la identificación del subgrupo, al esquema. Nótese que, ahora, Agardh utiliza la categoría Series como subordinada al sub género; ésto revela la influencia, aunque postrera y no bien entendida, de los trabajos de otro gran taxónomo sueco, Alfonse De Candolle.

Con respecto a los rangos o categorías intermedias, el Código de Tokio (Greuter *et al.*, 1994) establece (Art. 4.2) la siguiente jerarquía descendente: regnum, subregnum, divisio o phylum, subdivisio o subphylum, classis, subclassis, ordo, subordo, familia, subfamilia, tribus, subtribus, genus, subgenus, sectio, subsectio, series, subseries, species, subspecies, varietas, subvarietas, forma y subforma.

#### Los subgéneros:

A. Sub-Genus *Plocaria* fronde cylindracea aut compressa, fere quoquoversum aequae cystocarpiifera. Traducción. "Subgénero *Plocaria*: frondas cilíndricas o a veces comprimidas, con cistocarpos en casi todos los sentidos."

B. Sub-Genus *Podeum* fronde saepius plana aut ad formam planatam tendente, rarius compressa, nunc quin immo teretiuscula, contexta cellulis axilibus pluriseriatis platycystideis (nempe directione inter margines frondis plus minus conspicuos elongatis), exterioribus in seriebus plus minus numerosis superpositis magis angulato-rotundatis, corticali strato proprio circumcirca aequaliter cingente; Cystocarpiis in complanatis supra paginas frondis aequae provenientibus, in fronde teretiuscula supra partem complanatam provenientibus.

Traducción. "Subgénero *Podeum*: frondas a menudo laminares, a veces tendiendo a aplanadas, raramente comprimidas o, aún más, cilíndricas (no totalmente cilíndricas); las células que forman el eje, o médula, dispuestas en muchas capas de células amplias y aplanadas (por supuesto, más o menos conspicuamente elongadas hacia el interior de la médula), las de la médula externa dispuestas en series más o menos numerosas y con las esquinas más redondeadas, la capa cortical, propiamente, envuelve todo alrededor; los cistocarpos se desarrollan en la superficie de las frondas aplanadas, en las frondas cilíndricas estos se desarrollan sobre la superficie de las partes complanadas."

#### El esquema:

Sub-Genus I. *Plocaria* (correcto de acuerdo al Art. 4.2)

Series I. *Macrocystideae* (Sectio de acuerdo al Art. 4.2 pero mal ubicado de acuerdo al Art. 33.5. Lo mismo se aplica para las restantes)

/ *Filiformis* (cellulis axilibus exterioribus omnibus subaequalibus...) (de acuerdo al Art. 4.2, este "subgrupo" debería corresponder a Subsectio; sin embargo, y como el resto de los anotados por Agardh, no va precedido de un nombre de rango o categoría)

1. *G. confervoides*

2. *G. taenioides*

// *Compressae* (cellulis axilibus exterioribus plus minus inaequalibus...)

3. *G. amansii*

4. *G. compressa*

5. *G. fruticosa*

/// *Lichenoidae* (cellulis interioribus axilem cingentibus...)

+ *Innocuae* (frondibus plus minus conspicue filiformibus...)

\* (Ramis quoquoversum egredientibus, ...)

6. *G. lichenoides*

- \*\* (Fronde ramisque principalibus vix conspicue compressis et aparenter filiformibus...)
7. *G. ramalinoides*
- \*\*\* (Fronde ramisque principalibus vix conspicue compressis et aparenter teretiusculis...)
8. *G. spinescens*
- \*\*\*\* (Fronde evidentius compressa...)
9. *G. bifaria*
- ++ Armatae (frondibus teretiusculis quoquoersum fere aequaliter decomposito-ramosis...)
- \*\*\*\*\* (Frondebis teretiusculis et quoquoersum ramulosis, ramulis sterilibus magis innocuis...)
10. *G. armata*
- \*\*\*\*\* (Frondebis teretiusculis et quoquoersum ramulosis, ramulis fructiferis tum cystocarpia...)
11. *G. ferox*
- \*\*\*\*\* (Frondebis ex tereti sensim magis angulatis...)
12. *G. protea*
- Series II. Microcystideae
- Tribus I. Teretiuscule (Series de acuerdo al Art. 4.2 pero mal ubicado de acuerdo al Art. 33.5. Lo mismo se aplica para las restantes)
13. *G. furcellata*
- Tribus II. Subflabellatae
14. *G. fergusonii*
- Tribus III. Durae
15. *G. dura*
- \*\* Species orientales
16. *G. incrustata*
- \*\*\* Species occidentales
17. *G. tenax*
- \*\*\*\* Species australes
18. *G. flagellifera*
19. *G. haveyana*
20. *G. paradoxa*
- Tribus IV. Succosae
21. *G. euechemoides*
- Series III. Plectocystideae
- Tribus I. Carnosae
- / (Species -quas annuas suspicor- totam plantam conformem generantes)
22. *G. ramulosa*
23. *G. blodgettii*
24. *G. arcuata*
- // (Species -quas perennantes suspicor- tum caespitem sterilem...)
25. *G. secundata*
26. *G. corymbosa*
27. *G. caudata*
- Tribus II. Gelatinoso-Corneae
- / (Species ramis suis omnibus conformibus caespitem radicalem corymbosum formantes...)
28. *G. damaecornis*
- // (Species stipitibus aliis magis dichotomis caespitem radicalem formantibus...)
29. *G. cornea*
- Tribus III. Intermediae
30. *G. radicans*
31. *G. poitei*
32. *G. fastigiata*
33. *G. apiculifera*
- Tribus IV. Complanatae
- / (Species magis gelatinosae -exsiccatione chartae arctius adhaerens- totae ramis furcatis decompositae)
34. *G. crassa*
- // (Species magis gelatinosae -exsiccatione chartae arctius adhaerens- ramos subsecundatim exeuntes, demum semiflabelatim dispositos generantes)
35. *G. dumosa*
- /// (Species sua fronde crassissima et complanata, exsiccatione in frondem cartilagineam aut fere corneam abeunte dignoscendae...)
36. *G. wrightii*
37. *G. crassissima*
- //// (Species sua fronde tenuiore magis pinnatim ramosa gelatinoso-cartilagineae, nunc evidentius -ut adpareat- compressae...)
38. *G. disticha*
39. *G. usneoides*
- Sub Genus II. Podeum (todo el taxon presenta la condición Platycystideas, luego, por superflua, no aparecerá como Serie)
- / Plocarioideae (fronde adparenter microcystidea subtereti, suis ramis fere quoquoersum porrectis, caespites subcorimbosus formante...)
- \* Innocuae (ramulis frondium ultimis attenuatis at obtusis)
40. *G. circinnata*
41. *G. microdendron*
- \*\* Apiculatae (ramulis frondium ultimis sat conspicue apiculatis)
42. *G. coronopifolia*
43. *G. corniculata*
- // Phyllophoroideae (fronde duriuscula adparenter microcystidea plana et lineari...)
44. *G. lingula*
- /// Chondriformes (fronde rite platycystidea et compresso-plana...)
45. *G. chondrioides*
46. *G. biflabellata*
- //// Rhodymenioideae (fronde platycystidea et rite complanata plus minus conspicue flabellatim expansa...)
- \* (Frondis angustae subdichotomae segmentis linearibus...)

- \*\* (Fronde ramisque principalibus vix conspicue compressis et aparenter filiformibus...)
7. *G. ramalinoides*
- \*\*\* (Fronde ramisque principalibus vix conspicue compressis et aparenter teretiusculis...)
8. *G. spinescens*
- \*\*\*\* (Fronde evidentius compressa...)
9. *G. bifaria*
- ++ Armatae (frondibus teretiusculis quoquoversum fere aequaliter decomposito-ramosis...)
- \*\*\*\* (Frondebis teretiusculis et quoquoversum ramulosis, ramulis sterilibus magis innocuis...)
10. *G. armata*
- \*\*\*\*\* (Frondebis teretiusculis et quoquoversum ramulosis, ramulis fructiferis tum cystocarpia...)
11. *G. ferox*
- \*\*\*\*\* (Frondebis ex tereti sensim magis angulatis...)
12. *G. protea*
- Series II. Microcystideae
- Tribus I. Teretiuscule (Series de acuerdo al Art. 4.2 pero mal ubicado de acuerdo al Art. 33.5. Lo mismo se aplica para las restantes)
13. *G. furcellata*
- Tribus II. Subflabellatae
14. *G. fergusonii*
- Tribus III. Durae
15. *G. dura*
- \*\* Species orientales
16. *G. incrustata*
- \*\*\* Species occidentales
17. *G. tenax*
- \*\*\*\* Species australes
18. *G. flagellifera*
19. *G. haveyana*
20. *G. paradoxa*
- Tribus IV. Succosae
21. *G. euchemoides*
- Series III. Plectocystideae
- Tribus I. Carnosae
- / (Species -quas annuas suspicor- totam plantam conformem generantes)
22. *G. ramulosa*
23. *G. blodgettii*
24. *G. arcuata*
- // (Species -quas perennantes suspicor- tum caespitem sterilem...)
25. *G. secundata*
26. *G. corymbosa*
27. *G. caudata*
- Tribus II. Gelatinoso-Corneae
- / (Species ramis suis omnibus conformibus caespitem radicalem corymbosum formantes...)
28. *G. damaecornis*
- // (Species stipitibus aliis magis dichotomis caespitem radicalem formantibus...)
29. *G. cornea*
- Tribus III. Intermediae
30. *G. radicans*
31. *G. poitei*
32. *G. fastigiata*
33. *G. apiculifera*
- Tribus IV. Complanatae
- / (Species magis gelatinosae -exsiccatione chartae arctius adhaerens- totae ramis furcatis decompositae)
34. *G. crassa*
- // (Species magis gelatinosae -exsiccatione chartae arctius adhaerens- ramos subsecundatim exeuntes, demum semiflabelatim dispositos generantes)
35. *G. dumosa*
- /// (Species sua fronde crassissima et complanata, exsiccatione in frondem cartilagineam aut fere corneam abeunte dignoscendae...)
36. *G. wrightii*
37. *G. crassissima*
- //// (Species sua fronde tenuiore magis pinnatim ramosa gelatinoso-cartilagineae, nunc evidentius -ut adpareat- compressae...)
38. *G. disticha*
39. *G. usneoides*
- Sub Genus II. Podeum (todo el taxon presenta la condición Platycystideae, luego, por superflua, no aparecerá como Serie)
- / Plocarioideae (fronde adparenter microcystidea subtereti, suis ramis fere quoquoversum porrectis, caespites subcorimbosus formante...)
- \* Innocuae (ramulis frondium ultimis attenuatis at obtusis)
40. *G. circinnata*
41. *G. microdendron*
- \*\* Apiculatae (ramulis frondium ultimis sat conspicue apiculatis)
42. *G. coronopifolia*
43. *G. corniculata*
- // Phyllophoroideae (fronde duriuscula adparenter microcystidea plana et lineari...)
44. *G. lingula*
- /// Chondriformes (fronde rite platycystidea et compresso-plana...)
45. *G. chondrioides*
46. *G. biflabellata*
- //// Rhodymenioidae (fronde platycystidea et rite complanata plus minus conspicue flabellatim expansa...)
- \* (Frondis angustae subdichotomae segmentis linearibus...)

47. *G. patens*

48. *G. dentata*

\*\* (Frondis latiusculae segmentis inferioribus aliis linearibus subdichotomae dispositis...)

49. *G. polycarpa*

\*\*\* (Frondis inferne cuneatim dilatatae segmentis quasi vage fissis fronem magis palmatifidam mentientibus...)

50. *G. cuneata*

51. *G. curtisiae*

\*\*\*\* (Stipite frondis praelongo ab ima basi angustissima sensim dilatato in frondem longius cuneatam...)

52. *G. cunninghamii*

\*\*\*\*\* (Stipite frondis cuneata at dichotomo et superne generante phylla marginalia conformia et adproximata...)

53. *G. multipartita*

54. *G. tridactylites*

\*\*\*\*\* (Stipite frondis cuneato mox rite lineari, ex tereti-compresso, inter dichotomias repetitas subflexuoso atque bifurcationibus superne adproximatis quasi corymboso-flabellatis...)

55. *G. corticata*

56. *G. intermedia*

57. *G. pannosa*

//// Patagiata (fronde latiore complanata et membranacea, ramificatione patenter dichotoma iteratis vicibus decomposita...)

Aquí hay un comentario de Agardh: "Sequentes Species huic seriei hodie adnumerandas putarem" (Traducción: Es conveniente valorar la inclusión de las siguientes especies a la serie -Platycystidea):

\* Undulatae (fronde membranacea, costali regione complanata, marginibus undulatis, subflabellato-palmata...)

58. *G. ornata*

\*\* Purpurascens (frondibus sterilibus angustis planis et linearibus apicibus lingulatis obtusis...)

59. *G. purpurascens*

\*\*\* Appendiculatae (frondibus sterilibus membranaceis angustis planis et linearibus, demum caespites globosos corymbosos...)

60. *G. millardetii*

///// Gelidioideae (fronde plus minus conspicuae plectocystidea, fere jam ab ima basi aut compressa aut magis conspicue complanata et lineari. a marginibus rachidis tum ramis conformibus dichotomis subdivisa...)

61. *G. cervicornis*

El anterior es, claramente, un esquema con categorías subordinadas. Si bien algunas subcategorías pudieran resultar superfluas hoy por la reasignación de sus miembros fuera del género, otras como los subgéneros *Plocaria* y *Podeum*, se podrían mantener en la actualidad. Esto se tocará más adelante, pues el Código de Tokio pone serias restricciones para que el esquema de Agardh pueda ser mantenido.

A continuación veremos cómo, después de los esquemas anteriores (sobre todo de este último), las diferentes interpretaciones del concepto genérico han dado lugar a variados esquemas familiares.

### El esquema genérico contemporáneo

Medio siglo después de la última contribución de Agardh (1901) el siguiente aporte de impacto sería la revisión y caracterización de la familia Gracilariaceae por Kylin (1956), quién, en base a los adelantos morfológicos precedentes, modifica completamente el esquema de Agardh (1876) y plantea una familia compuesta por los siguientes 8 géneros:

(1).

*Gracilaria* Greville

*Corallopsis* Greville

*Melanthalia* Montagne (Melanthalieae de Agardh)

*Tylotus* J. Agardh

*Curdiea* Harvey (Melanthalieae de Agardh)

*Gelidiopsis* Schmitz (no en Agardh)

*Ceratodyction* Zanardini (no en Agardh)

*Gracilariophyla* Setchell et Gardner in Wilson (descrito con posterioridad a Agardh)

*Gracilariopsis* E.Y. Dawson (descrito con posterioridad a Agardh)

Harald Kylin murió en 1949; el mismo año en que Dawson (1949) describió *Gracilariopsis* para reunir a un grupo de especies de *Gracilaria* caracterizado por la ausencia de células tubulares nutricias o conectivas en el cistocarpo. Por esta razón, ese taxon no formó parte del esquema familiar de Kylin en el manuscrito original. Elsa Kylin respetaría dicho manuscrito y, con motivo de la edición final, agregó una actualización al final del libro de 1956 (p. 563-592); ahí, en la página 578, aparece claramente incorporado el nuevo género de Dawson.

Algunos autores (Papenfuss, 1966; Yamamoto, 1975; 1978; Abbott y Norris, 1985; Abbott, 1988; Zhang y Xia, 1988; Gargiulo *et al.*, 1992) han concluido que la presencia de células tubulares entre el gonimoblasto

y el pericarpo no es constante en las especies y, consecuentemente, han propuesto la reincorporación de *Gracilariopsis* en *Gracilaria*. Sin embargo, Fredericq y Hommersand (1989b) observaron que éste, ni es un carácter único de delimitación, ni es el más significativo. Importantes diferencias en el desarrollo reproductivo masculino (espermatangial) y femenino (sobre todo en los eventos *post* fertilización) indican que ambos géneros son, efectivamente, dos taxa separados. Recientemente, Bird *et al.* (1992) demostraron, mediante un estudio comparativo de secuencia de ADN ribosomal 18S, que ambos géneros difieren lo suficiente como para ser considerados taxonómicamente distintos; sugieren, incluso, que el género *Gracilariopsis* constituye un grupo tan aislado que podría ser el tipo de una nueva familia. Mientras no exista un estudio que supere los trabajos mencionados, el género *Gracilariopsis* debe seguir siendo considerado como un taxon independiente de *Gracilaria*.

En el mismo libro en el que describe *Gracilariopsis*, Dawson (1949) excluye *Tylopus* de la familia Gracilariaceae por la presencia de tetrasporangios zonados en *T. obtusatus* (Sonder) J. Agardh, carácter privativo de taxa representativos del orden Gigartinales (el género *Grateloupia* por ejemplo). Sin embargo, Dawson no propone formalmente una nueva ubicación para dicho género. Sería Kraft (1977) quién, posteriormente, lo transferiría a la familia Dicranemaceae (Gigartinales).

En lo que respecta a *Corallopsis*, éste fue reducido a sinónimo taxonómico de *Gracilaria* por Dawson (1954), dado que las constricciones basales en las ramas de plantas representativas del género no justifican una separación genérica.

Hasta aquí, el número de géneros componentes de Gracilariaceae se reduce a los 7 siguientes:

(2).

*Gracilaria*  
*Gracilariopsis*  
*Melanthalia*  
*Curdiea*  
*Ceratodyction*  
*Gelidiopsis*  
*Gracilariophyla*

Zhang y Xia (1963) establecieron el género *Polycavernosa*, caracterizándolo por la presencia de espermatangios en cavidades múltiples y células tubulares nutriciales originadas en la base del gonimoblasto; es decir, en contacto con el pericarpo interno.

En este momento debemos incorporar un nuevo género a la familia:

(3).

*Gracilaria*  
*Gracilariopsis*  
*Melanthalia*  
*Curdiea*  
*Ceratodyction*  
*Gelidiopsis*  
*Gracilariophyla*  
*Policavernosa* Chang et Xia

Yamamoto (1986) describe *Congracilaria*, género parásito al igual que *Gracilariophyla*. Otra modificación se hace necesaria al esquema:

(4).

*Gracilaria*  
*Gracilariopsis*  
*Melanthalia*  
*Curdiea*  
*Congracilaria* Yamamoto  
*Ceratodyction*  
*Gelidiopsis*  
*Gracilariophyla*  
*Policavernosa*

Más tarde, Wynne (1989) encuentra que *Hydropuntia* Montagne es el nombre previo disponible para *Policavernosa*; es decir, éste constituye un homónimo tardío. Ante esto, la lista de géneros sufre la siguiente nueva alteración:

(5).

*Gracilaria*  
*Hydropuntia* Montagne (= *Policavernosa*)  
*Gracilariopsis*  
*Congracilaria*  
*Ceratodyction*  
*Gelidiopsis*  
*Gracilariophyla*  
*Curdiea*  
*Melanthalia*

Después de cerca de cincuenta años, Price y Kraft (1991) logran definir los caracteres que permiten la reubicación de *Ceratodyction* y *Gelidiopsis* en la familia Rhodymeniaceae (Rhodymeniales). Por lo que Gracilariaceae vuelve a sufrir una modificación en su esquema quedando compuesta, ahora, por:

(6).

*Gracilaria*  
*Hydropuntia*  
*Gracilariopsis*

Congracilaria  
 Gracilariophyla  
 Curdiea  
 Melanthalia

Tras un largo período de estudio morfológico detallado en miembros de Gracilariaceae, Fredericq y Hommersand (1990a) presentan una integración en la que las diferencias de los eventos posteriores a la fecundación (formación de célula de fusión y gonimoblasto) entre *Gracilaria* e *Hydropuntia* son lo suficientemente robustas como para reconocerlos como taxa independientes. Sus conclusiones confirman, de igual modo, la independencia taxonómica de *Gracilariopsis*.

A pesar de lo anterior, el mismo año en que Price y Kraft logran clasificar *Ceratodictyon* y *Gelidiopsis*, Abbott *et al.* (1991) publican la descripción de *Gracilaria mixta* para el sur de China (es muy probable que el manuscrito de Fredericq y Hommersand se encontrara en prensa y, por ello, pasara desapercibido para la Dra. Abbott y sus colaboradores). *G. mixta*, como su nombre sugiere, presenta conceptáculos espermatangiales tipo *Verrucosa* cerca del ápice (a 1 cm) y tipo *Hydropuntia* (= *Polycavernosa*) más abajo (a 3 cm). La consecuencia lógica fue proponer la reintegración de *Hydropuntia* en *Gracilaria* dado que los conceptáculos multicavitarios, el principal carácter de delimitación genérica para *Hydropuntia*, no son constantes para todas las especies.

En consideración a Abbott *et al.* (1991), el esquema debería volver a modificarse para quedar de la siguiente forma:

(7).  
*Gracilaria* (que incluye *Hydropuntia* = *Polycavernosa*)  
 Gracilariopsis  
 Congracilaria  
 Gracilariophyla  
 Curdiea  
 Melanthalia

Cabe mencionar aquí, que la Dra. Isabella Abbott y todos sus colaboradores y estudiantes insisten, a lo largo de sus contribuciones, en no reconocer la independencia de *Gracilariopsis*. Nosotros, sin embargo, hemos seguido incluyéndolo porque la evidencia molecular y morfológica fina, ya comentada, es abrumadora.

Finalmente, y de acuerdo con Fredericq y Hommersand (1989a; 1990a; 1990b), los géneros actualmente reconocidos para la familia Gracilariaceae son:

(8).  
*Gracilaria*  
*Hydropuntia* (= *Polycavernosa*)  
*Gracilariopsis*  
 Congracilaria  
 Gracilariophyla  
 Curdiea  
 Melanthalia

#### El esquema subgenérico de Hitotoshi Yamamoto de 1975

Sin hacer referencia a los esquemas de Agardh aquí analizados (1876; 1901), en la segunda mitad de este siglo, tomando en cuenta la localización cortical, naturaleza y forma de los conceptáculos espermatangiales, Yamamoto (1975) estableció tres subgéneros:

Subgénero *Gracilariella* Yamamoto (1975:220):  
 Spermatangia superficialia, dispersa continuo super paginam frondis.  
 Traducción: "Espermatangios superficiales, distribuidos de modo continuo por la superficie del talo."  
 Especie tipo: *Gracilaria chorda* Holmes.

Subgénero *Textoriella* Yamamoto (1975:220):  
 Conceptacula spermatangiorum vadose depressa, utrumque primordium cellularum matricium spermatangialium systema ramorum demum fundum conceptaculi obtectante formans, utraque cellula matricialis spermatangia procreans.

Traducción: "Conceptáculos espermatangiales en depresiones someras, cada primordio de célula madre espermatangial dá lugar a un sistema de ramas que cubre el piso del conceptáculo en la madures, cada célula madre espermatangial produce espermacios."  
 Especie tipo: *Gracilaria textorii* (Suringar) De Toni.

Subgénero *Gracilaria* Yamamoto (1975:220-221):  
 Conceptacula spermatangiorum profunde olliformia, utrumque primordium cellularum matricium spermatangialium systema ramorum demum superficiem interioram totam conceptaculi obtectante formans, utraque cellula matricialis spermatangia procreans.

Traducción: "Conceptáculos espermatangiales urciformes y profundos, cada primordio de célula madre espermatangial dá lugar a un sistema de ramas que cubre completamente toda la superficie interna del conceptáculo en la madures, cada célula madre espermatangial produce espermacios."

Especie tipo: *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss.

Posteriormente, en un trabajo notablemente más acabado, Yamamoto (1978) comenta someramente los sistemas subgenéricos de Agardh de 1852 y 1901 y llama la atención acerca de las series *Macrocystidea* y *Microcystidea*, sin mencionar las otras. A pesar de ello, Yamamoto sugiere que una clasificación subgenérica no resulta útil si sólo se basa en caracteres vegetativos. Vemos aquí una razón válida para proponer un nuevo sistema. Sin embargo, la argumentación de Yamamoto es ambigua y poco documentada desde el punto de vista taxonómico. Por ejemplo, la restricción más fuerte que el Código de Tokio (y ediciones previas) pone para la aceptación del esquema de Agardh de 1901 es el Art. 33.5: El nombre dado a un taxon cuya categoría es al mismo tiempo, contrario al Art. 5, denotado por un término mal ubicado es un nombre no validamente publicado. Tales términos mal ubicados incluyen las formas divididas en variedades, especies que contienen géneros y géneros que contienen familias o tribus. Por su parte, el Art. 5 establece que el orden relativo de las categorías especificadas en los Arts. 3 y 4 (este último fué mencionado más arriba) no debe ser alterado. Tal y como fué advertido en su momento, los esquemas de Agardh (tanto el de 1876 como el de 1901) están plagados de terminos mal ubicados. Es decir, todas las secciones, series y tribus de Agardh (1901) son nombres no validamente publicados.

Los subgéneros *Podeum* y *Plocaria*, a pesar de contar con una descripción latina y de estar ubicados correctamente en la jerarquía, no pueden ser considerados como válidos pues no están basados en una especie subordinada; es decir, Agardh (1901) no proporcionó tipos nomenclaturales. El problema podría ser solucionado, validando los subgéneros agardhianos, mediante una sencilla tipificación. Sin embargo, eso generaría una mayor inestabilidad mientras el juego de caracteres diagnósticos no demuestren ser autoapomorfías para ambos taxa; o sea, los subgéneros, como cualquier grupo, deben probar ser monofiléticos.

Hay, sin embargo, otros problemas en relación al esquema de Yamamoto. Dado que el género *Gracilariopsis* es un taxon independiente, el subgénero *Gracilariella* resulta superfluo e inválido pues el tipo nomenclatural corresponde a otro género. Por otro lado, Zhang y Xia (1984) describieron conceptáculos tipo *Textorii* cambiando gradualmente hacia el tipo *Verrucosa* en material de China. Reading y Schneider (1986) observaron algo similar en material de Carolina del Norte. Por lo anterior, el subgénero *Textoriella* se encuentra en entredicho. Nuestra opinión sobre esto último difiere un poco; es decir, nosotros interpretamos las figuras de Zhang y Xia (1984) y Reading y Schneider (1986) como un cambio de conceptáculos *Textoriella* apicales a conceptáculos *Textoriella* basales sumamente modificados pero manteniendo, en esencia, la anatomía descrita por Yamamoto (1975; 1978). Del mismo modo, y como ya se mencionó más arriba, Abbott *et al.* (1991) encontraron un cambio gradual del tipo *Verrucosa* hacia el tipo *Hydropuntia* en *Gracilaria mixta*, por lo que sugieren que la estabilidad del subgénero *Gracilaria* también se encuentra en duda; incluso reasignaron las especies de *Hydropuntia* a *Gracilaria*. Existen, según ellos, especies con conceptáculos tipo *Verrucosa* constantes a todo lo largo de los ejes y especies con conceptáculos tipo *Textorii* en las que ocurre lo mismo. Abbott *et al.* (1991) no se explican la razón de que este rasgo sea tan estable en algunos taxa e inestable en otros. En realidad, lo que Abbott *et al.* (1991) observaron fué la ontogenia de los conceptáculos multicavitarios en la que, cerca del ápice de las plantas los conceptáculos tienen un aspecto similar al tipo *Verrucosa* (pero no son corticales, sino subcorticales) y, hacia las bases se ven ya los conceptáculos maduros tipo *Hydropuntia*. En otras palabras, el desarrollo de los conceptáculos multicavitarios es basipétalo.

Ahora bien, recordemos que Yamamoto (1978) sugiere "que una clasificación subgenérica no resulta útil si sólo se basa en caracteres vegetativos". Esta es una forma de decir que el esquema de Agardh es artificial. Yamamoto olvida que Darwin (1859: 397 y siguientes), en una crítica explícita al sistema lineano (basado exclusivamente en la distribución de sexos en la flor), dice que todas las partes son objeto de cambio con modificación, no solo las flores. Agrega que, para que un sistema de clasificación sea natural debe reflejar la genealogía de los grupos. Es decir, el sistema de Yamamoto es artificial pues se basa, únicamente, en la forma de los espermatangios.

Sin embargo, hasta no contar con la evidencia morfológica y molecular que nos permita proponer un sistema que refleje las relaciones filogenéticas de los taxa, y porque la propuesta de Yamamoto (1975; 1978) cumple con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica vigente, al menos el subgénero *Textoriella* deberá mantenerse. Esto, por supuesto, no quiere decir que el actual sistema no revele inestabilidad; al contrario, vemos la necesidad de orientar la monografía del grupo considerando, precisamente, las herramientas que la Biología Comparada contemporánea ofrecen (taxonomía numérica y cladística, fundamentalmente).

#### El grupo en el litoral mexicano

La soltura para asignar epítetos genéricos y específicos a algas gracilarioides en los litorales mundiales, refleja el total desconocimiento, por parte de los ficólogos dedicados al grupo, de: 1) el desarrollo histórico taxonómico del mismo y, peor aún, 2) de la relevancia de la teoría evolutiva y de la sistemática filogenética en los sistemas de clasificación. Las razones pueden ir desde la imposibilidad de conseguir la literatura idónea (lo que parece poco probable), hasta un problema de intolerancia ante los paradigmas. Cualquiera que sea el caso y como veremos a continuación, la ficología nacional no ha constituido una excepción.

Un análisis de la información ficoflorística nacional (ver Tablas 1 y 2) revela que el proceso de identificación, clasificación y nomenclatura de las algas gracilarioides nacionales, en cierta forma, ha marchado acorde a la accidentada historia taxonómica del grupo. Dicho de otro modo, la inestabilidad taxonómica se ve claramente reflejada en el inventario. Este incluye una gran cantidad de nombres que han caído en desuso, sinónimos, homónimos, nombres dudosos (\*) o taxa asignados indistintamente al género *Gracilariopsis*. Por otro lado, no hay, en ellos, mención alguna del género *Hydropuntia*.

La inestabilidad taxonómica del género *Gracilaria* ha tenido fuertes repercusiones en, al menos, dos campos de la Biología Comparada contemporánea. Primero, en la interpretación de patrones biogeográficos. Como se mencionó en la introducción a este trabajo, en el caso de la Isla Macquarie, *Palmaria decipiens* (Reinsch) R.W. Ricker (Palmariales, Rhodophyta) había sido asignada a *Gracilaria simplex* (A. Gepp et

E.S. Gepp) A. Gepp et E.S. Gepp y *Gracilaria dumontioides* A. Gepp et E.S. Gepp, además de a otros taxa como *Rhodymenia* y *Leptosarca* (Ricker, 1987). En el mismo sentido, Ricker (1987) comenta que los taxa de la familia Phyllophoraceae, aunque comunes en la flora antártica y subantártica, son frecuentemente estériles y, por lo tanto, no pueden ser distinguidos, vegetativamente, de miembros de las familias Gracilariaceae, Palmariaceae y Rhodymeniaceae. El mismo panorama se presenta para el resto de las regiones oceánicas. Es decir, un sistema inestable, sujeto a cambios permanentes que no resuelven las relaciones de ancestría descendencia, dificulta en extremo la elaboración de hipótesis de vicarianza. Segundo, y en estrecha relación con lo anterior, la artificialidad del sistema conduce a una notable confusión taxonómico-sistemática. O sea, en tanto el sistema se mantenga inestable, la familia Gracilariaceae y el género *Gracilaria sensu lato* permanecerán, igualmente, como grupos parafiléticos.

---

### CONCLUSIONES

---

La inestabilidad de un sistema implica la dificultad para representar, en una jerarquía lineana, las relaciones filogenéticas de los taxa.

A pesar de lo anterior, toda propuesta de clasificación que cumpla con lo establecido en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica vigente, deberá mantenerse hasta que nueva evidencia demuestre lo contrario.

El análisis de la historia taxonómica de un taxon pone de manifiesto la estabilidad o inestabilidad del mismo. Como dicha estabilidad o inestabilidad es una proposición desprendida de un análisis histórico, entonces ambas posibilidades "podrían" indicar si se trata de un taxon monofilético o parafilético respectivamente o, al menos, despertar la sospecha. La extrema inestabilidad taxonómica del grupo de algas gracilarioides, en especial del género *Gracilaria*, revela la necesidad de un estudio monográfico en el que predomine la homogenización conceptual de los caracteres diagnósticos y su subsecuente vaciado en un sistema que refleje las relaciones de ancestría-descendencia.

---

 LITERATURA CITADA
 

---

- Abbott, I.A. 1988.** Some species of *Gracilaria* and *Polycavernosa* from Thailand. *Tax. Econ. Seaweeds* 2: 137-150.
- Abbott, I.A. 1992.** *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Western Atlantic species. Vol. 3.* California Sea Grant College Program. California. 242 p.
- Abbott, I.A. 1994.** *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific species. Vol. 4.* California Sea Grant College Program. California. 200 p.
- Abbott, I.A. 1995.** *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific species. Vol. 5.* California Sea Grant College Program. California. 254 p.
- Abbott, I.A. y J.N. Norris. 1985.** *Taxonomy of economic seaweeds with reference to some Pacific and Caribbean species. Vol. 1.* California Sea Grant College Program. California. 167 p.
- Abbott, I.A., Y.M. Chiang, S. Fredericq, J.N. Norris, R.T. Tsuda, Xia Bangmei y H. Yamamoto. 1985.** The red alga *Gracilaria* Greville (Gracilariaceae, Gigartinales). *Tax. Econ. Seaweeds* 1: 67-68.
- Abbott, I.A., Zhang Junfu y Xia Bangmei. 1991.** *Gracilaria mixta* sp. nov. and other western Pacific species of the genus (Rhodophyta: Gracilariaceae). *Pacific Science* 45: 12-27.
- Agardh, J.G. 1852.** *Species Genera et Ordines Algarum, Lipsiae: Apud T.O. Weigel* 2(3): 787-1291.
- Agardh, J.G. 1876.** *Species Genera et Ordines Algarum, seu Algarum Regnum constituitur, De Florideis posteriores et Epicrisis systematis Floridearum.* Lipsiae: Apud T.O. Weigel Vol. 3: 1-724 + vi.
- Agardh, J.G. 1901.** *Species Genera et Ordines Algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum. Voluminis tertii, pars quarta. Supplementa ulteriora et indices sistens. De Florideis Mantissa Collectanea, tum de speciebus novis aut aliter interpretandis commentaria, tum indices sistens specierum antea seorsim descriptarum.* Lundae: Apud C.W.K. Gleerup Vol. 3(4): 1-149 + iii.
- Bird, C.J., J.P. Van Der Meer y J. McLachlan. 1982.** A comment on *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Rhodophyta: Gigartinales). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 62: 453-459.
- Bird, C.J., E.L. Rice, C.A. Murphy y M.A. Ragan. 1992.** Phylogenetic relationships in the Gracilariales (Rhodophyta) as determined by 18S rDNA sequences. *Phycologia* 31: 510-522.
- Bird, K.T. y T.K. Hinson. 1992.** Seasonal variations in agar yields and quality from North Carolina agarophytes. *Botanica Marina* 35: 291-285.
- Darwin, C. 1859.** *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* John Murray, Albemarle Street. London. 460 p.
- Dawson, E.Y. 1949.** Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. *Allan Hancock Foundation Publications, Occ. Pap.* 7: 1-105.
- Dawson, E.Y. 1954.** Notes on tropical Pacific marine algae. *Bull. Calif. Acad. Sci.* 53: 1-7.
- Dreckmann, K.M. 1997.** *Evaluación taxonómica del género Gracilaria Greville (Gracilariales, Rhodophyta) en el Pacífico Tropical mexicano.* Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 101 p.
- Dreckmann, K.M. 1998.** *Clasificación y Nomenclatura de las Macroalgas Marinas Bentónicas del Atlántico Mexicano.* CONABIO. México. 140 p.
- Dreckmann, K.M. 1999.** El género *Gracilaria* (Rhodophyta) en el Pacífico Centro-Sur de México. I. *Gracilaria parvispora* I.A. Abbott. *Hidrobiológica* 9(1): 71-76.
- Fredericq, S. y M.H. Hommersand. 1989a.** Proposal of the Gracilariales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*. *J. Phycol.* 25: 213-227.
- Fredericq, S. y M.H. Hommersand. 1989b.** Comparative morphology and taxonomic status of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 25: 228-241.
- Fredericq, S. y M.H. Hommersand. 1990a.** Diagnoses and key to the genera of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 204/205: 173-178.

- Fredericq, S. y M.H. Hommersand. 1990b.** Taxonomy of *Melanthalia obtusata* var. *abscissa* and its placement in the Gracilariales (Rhodophyta). *Cryptogamic Botany* 2: 4-11.
- Gargiulo, G.M., F. De Masi y G. Tripodi. 1992.** Morphology, reproduction and taxonomy of the Mediterranean species of *Gracilaria* (Gracilariales, Rhodophyta). *Phycologia* 31: 53-80.
- Greuter, W. (Chairman), F.R. Barrie, H.M. Burdet, W.G. Chaloner, V. Demoulin, D.L. Hawksworth, P.M. Joergensen, D.H. Nicolson, P.C. Silva, P. Trehane y J. McNeill. 1994.** *International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code) adopted by the Fifteenth International Botanical Congress, Yokohama, August-September 1993*. Königstein, Germany: Koeltz Scientific Books. xviii + 389 p. (Regnum Vegetabile Vol. 131.).
- Greville, R.K. 1830.** *Algae Britannicae, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British Islands, belonging to the order Algae, with plates illustrative of the genera*. MacLachlan y Stewart, Edinburg. 218 p.
- Kapraun, D.F. 1980.** *An illustrated guide to the benthic marine algae of coastal North Carolina. I. Rhodophyta*. The University of North Carolina Press. Chapel Hill. 206 pp.
- Kraft, G.T. 1977.** Studies of marine algae in the lesser-known families of the Gigartinales (Rhodophyta). II. The Dicranemaceae. *Austr. J. Bot.* 25: 219-267.
- Kraft, G.T. y P.A. Robins. 1985.** Is the order Cryptonemiales (Rhodophyta) defensible?. *Phycologia* 24: 67-77.
- Kussakin, O.G. y M.B. Ivanova. 1978.** The intertidal zone of the Bering Sea coast of Chukotka, p: 10-40. In: O.G. Kussakin (Ed.). *The Intertidal Zone of the Bering Sea and South-Eastern Kamchatka*. USSR Academy of Sciences, Far East Science Center, Institute of Marine Ecology, "NAUK", Moscow. 175 p. (En ruso).
- Kylin, H. 1932.** Die Florideenordnung Gigartinales. *Lunds Univ. Arsskr., N.F. Avd. 2*, 28(8): 1-88.
- Kylin, H. 1956.** *Die Gattungen der Rhodophyceen*. C.W.K. Gleerup, Lund. 673 p.
- Linnaeus, C. 1753.** *Species Plantarum (Sect. Cryptogamia Algae)*. Vol. 2. Stockholm. pp: 1131-1170.
- Mathieson, A.C. 1977.** Seaweed cultivation: A review, p 26-66. In: C.J. Sindermann (Ed.). *Proceedings of the Sixth U.S.-Japan Meeting on Aquaculture, Santa Barbara, California, August 27-28, 1977*. U.S. Dep. Commer., Rep. NMFS Circ. 442 pp.
- Maxted, N. 1992.** Towards defining a taxonomic revision methodology. *Taxon* 41: 653-660.
- McLachlan, J. 1979.** *Gracilaria tikvahiae* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales, Gracilariaceae), from the northwestern Atlantic. *Phycologia* 18: 19-23.
- Nägeli, C.W. 1847.** Die neuern Algensysteme. *Neue Denksch. allg. schweitz. ges. Naturwiss* 9(2): 1-227.
- Oliveira, E.C. 1984.** Taxonomic criteria in the genus *Gracilaria* Grev. (Rhodophyta): An experience with the western Atlantic species. *Hydrobiologia* 116/117: 55-58.
- Papenfuss, G.F. 1964.** Catalogue and bibliography of Antarctic and sub-Antarctic benthic marine algae. *Antarctic Research Series* 1: 1-76.
- Papenfuss, G.F. 1966.** Notes on algal nomenclature. V. Various Chlorophyceae and Rhodophyceae. *Phykos* 5: 95-105.
- Price, I.R. y G.T. Kraft. 1991.** Reproductive development and classification of the red algal genus *Ceratodictyon* (Rhodymeniales, Rhodophyta). *Phycologia* 30(1): 106-116.
- Reading, R.P. y C.W. Schneider. 1986.** On the male conceptacles of two terete species of *Gracilaria* (Rhodophyta, Gigartinales) from North Carolina. *Journal of Phycology* 122: 395-398.
- Ricker, R.W. 1987.** *Taxonomy and biogeography of Macquarie Island seaweeds*. British Museum (Natural History). London. 344 p.
- Santelices, B. 1989.** *Algas marinas de Chile. Distribución, ecología, utilización, diversidad*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago. 399 p.
- Santelices, B. y M.S. Doty. 1989.** A review of *Gracilaria* farming. *Aquaculture* 78(2): 95-133.
- Schneider, C.W. y R.B. Searles. 1973.** North Carolina marine algae. II. New records and observations of the benthic offshore flora. *Phycologia* 12(3-4): 201-211.

- Silva, P.C. 1984.** The role of extrinsic factors in the past and future of green algal systematics, p. 419- 433. In: D.E.G. Irvine y D.M. John (Eds.). *Systematics of the Green Algae*. Systematics Association Special Volume #27. Academic Press. London, Orlando. 449p.
- Silva, P.C. 1993.** Continuity, an essential ingredient of modern taxonomy. *The Korean Journal of Phycology* 8(2): 83-89.
- Silva, P.C. 1996.** Stability versus rigidity in botanical nomenclature. *Nova Hedwigia* 112: 1-8.
- Skottsberg, C. 1941.** Communities of marine algae in subantarctic and Antarctic waters. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Tredje Serien* 19(4): 1-92 + 2 plates.
- Tarakanova, T.F. 1978.** The quantitative distribution of intertidal macrobenthos of the Bering Island (Commandor Islands), p. 63-77. In: O.G. Kussakin (Ed.). *The Intertidal Zone of the Bering Sea and South-Eastern Kamchatka*. USSR Academy of Sciences, Far East Science Center, Institute of Marine Ecology, "NAUK", Moscow. 175 p. (En ruso).
- Vinogradova, K.L., L.P. Perestenko y N.G.A. Kloshkova. 1978.** A list of macrophytes from the intertidal zone of the western coast of the Bering Sea, p. 150-155. In: O.G. Kussakin (Ed.) *The Intertidal Zone of the Bering Sea and South-Eastern Kamchatka*. USSR Academy of Sciences, Far East Science Center, Institute of Marine Ecology, "NAUK", Moscow. 175 p. (En ruso).
- Wynne, J.M. 1989.** The re-instatement of *Hydropuntia* Montagne (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Taxon* 38: 476-479.
- Yamamoto, H. 1975.** The relationship between *Gracilariopsis* and *Gracilaria* from Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 26(3): 217-222.
- Yamamoto, H. 1978.** Systematic and anatomical study of the genus *Gracilaria* in Japan. *Men. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 25(2): 97-152.
- Yamamoto, H. 1986.** *Congracilaria babae* gen. et sp. nov. (Gracilariaceae), an adelphoparasite growing on *Gracilaria salicornia* of Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 37(4): 281-290.
- Zhang, C.F. y B. Xia. 1963.** *Polycavernosa*, a new genus of the Gracilariaceae. *Stud. Mar. Sinica* 3: 119-126.
- Zhang Junfu (C.F. Chang) y Xia Bangmei. 1984.** Some problems in the taxonomy of Chinese species of *Gracilaria* (Rhodophyta). *Hydrobiologia* 116/117: 59-62.
- Zhang Junfu (C.F. Chang) y Xia Bangmei. 1988.** On two new *Gracilaria* (Gigartinales, Rhodophyta) from south China. *Tax. Econ. Seaweeds* 2: 131-136.