Bases para a identificação das coralináceas não articuladas do litoral brasileiro – uma síntese do conhecimento

Paulo A. Horta

Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Campus Universitário - Trindade, 88040-900, Florianópolis – SC.

Aceito para publicação em 20/02/2002

Resumo

Apesar da grande importância ecológica e econômica as Coralináceas não articuladas são pobremente conhecidas no mundo e especialmente no Brasil. O presente trabalho teve como objetivo facilitar o acesso às informações disponíveis sobre Coralináceas não articuladas, buscando que esta lacuna no conhecimento da flora de macroalgas brasileira seja amenizada. Estas algas têm sido estudadas desde o século XVIII, quando eram consideradas partes do reino animal, membros do grupo dos corais hermatípicos. Ao final do século XIX, com a atuação de Mikael Heggelund Foslie, o estudo da taxonomia do grupo dá um salto marcante. Muitas das espécies propostas pelo referido autor são utilizadas até hoje, como é o caso de *Lithothamnion brasiliense*, espécie encontrada no Estado de São Paulo. Atualmente, com a utilização de técnicas modernas para o processamento de materiais para a microscopia de luz e utilização da microscopia eletrônica de varredura, o estudo da taxonomia destas algas dá um novo salto, estando descritos aproximadamente 26 gêneros e sendo o número de espécies ainda difícil de ser

estimado. Considerando o crescente interesse em se explotar estas algas, igualmente cresce a responsabilidade da comunidade ficológica em inventariar esta diversidade, subsidiando a preservação racional e eventualmente o uso sustentável deste recurso.

Unitermos: Corallinales, Rhodophyta, algas calcárias, taxonomia, Brasil

Summary

In spite of their great ecological and economic importance, nongeniculate corallines are poorly known in the world, especially in Brazil. The present work was aimed at facilitating access to available information on this group, attempting to fill the gap in the knowledge of the Brazilian macroalgae flora. These algae have been studied since the 18th century and were initially considered to be members of the animal kingdom, part of the corals group. At the end of the 19th century, with the studies of Mikael Heggelund Foslie, a jump in the taxonomic studies in coralline algae was observed. Many of the species proposed by this author are used until today, as is the case of *Lithothamnion brasiliense*. Nowadays, with the use of modern techniques for materials processing in light microscopy and the use of scanning electron microscopy, a new jump has been observed in the taxonomic studies. At the moment are accepted approximately 26 genera. However, is still difficult to be clear about the correct number of species. Considering the growing interest in exploiting these algae, this equally increases the responsibility of the phycological community in making an inventory of this diversity, subsidizing the rational preservation and perhaps the maintainable use of this resource.

Key words: Corallinales, Rhodophyta, coralline algae, taxonomy, Brazil.

Introdução

Apesar de estar amplamente distribuídas em todos os mares, desde a região entre marés até grandes profundidades, de apresentar grande importância ecológica e econômica, e de estar potencialmente envolvidas com os processos globais de controle climático as Coralináceas não articuladas são pobremente conhecidas no mundo e especialmente no Brasil.

Este trabalho tem como objetivo apresentar as bases necessárias para subsidiar estudos de caráter taxonômico por serem prioritários para outros estudos. Assim, apresentaremos desde aspectos teóricos relativos ao histórico do conhecimento do grupo, passando por aspectos metodológicos que possibilitem estudos detalhados e o acesso à base taxonômica e nomenclatural moderna, procurando contribuir e estimular o conhecimento do grupo no Brasil.

Histórico

Nas últimas décadas algumas obras se destacam por sintetizar avanços significativos na taxonomia e biologia do grupo, como é o caso de Littler (1972), Lebednik (1977), Johansen (1981), Woelkerling (1988) e Irvine e Chamberlain (1994). Estas obras apresentam bons levantamentos da evolução do conhecimento da taxonomia e de outros aspectos, que em linhas gerais revisaram o conhecimento apresentado por Foslie (1929), e serão sintetizados a seguir.

No início do século XVIII, as algas calcárias não articuladas eram consideradas como estalactites inorgânicos. Autores como Tournefort (1719) e Ray (1724), ao contrário de muitos de seus contemporâneos, reconheciam as coralináceas incrustantes com protuberâncias ramificadas, como plantas por serem fixas ao substrato, estabelecendo uma analogia simplista com as plantas terrestres.

Possivelmente sob a influência dos naturalistas Jussieu e Ellis, Linnaeus, em 1767, baseado na natureza calcária destes organismos e na existência de pequeninos poros (poros dos conceptáculos), cita as coralináceas não articuladas como membros do grupo dos corais, parte da classe Hydrozoa, representantes da ordem Milleporina (como Millepora). No ano seguinte, Gunnerus as denomina como Apora, observando a ausência de "poros" típicos ou tecas (Foslie, 1929).

Mohr, em 1786, usa pela primeira vez o termo Litófita (lito: pedra, fita: planta) para as formas calcárias incrustantes. Entretanto, no mesmo trabalho ele descreve como coral um provável representante do gênero *Lithothamnion*, demonstrando que a base conceitual do referido termo ainda apresentava imperfeições.

A família Corallinaceae foi criada em 1812 por Lamouroux, mas ainda tendo como base o velho sistema de classificação de Linnaeus, sendo estas ainda consideradas como animais. Lamarck em 1836 propõe o termo Nullipores para designar as coralináceas incrustantes, termo que se refere às formas com poros pontuais ou pouco aparentes, enquanto as Millepores apresentariam poros sempre aparentes. Um ano depois Philippi (1837) demonstra pela primeira vez, de forma clara e definitiva, que os representantes das Nullipores eram plantas, e estabelece os gêneros *Lithothamnion* e *Lithophyllum*.

Johnston (1842) transferiu para a família Corallinaceae todos os representantes articulados até então conhecidos, e criou a família Nulliporaceae para agrupar os não articulados.

Para se ter idéia dos contrastes vividos na época, apesar de todos os avanços, alguns autores ainda questionavam a postura de considerar as crostas calcárias como espécies autônomas, considerando-as como a base de *Corallina officinalis* Linnaeus alterada por fatores ambientais.

Apesar dos conflitos de idéias então existentes, a partir de 1840, intensificaram-se os esforços para se compreender melhor a taxonomia das crostas calcárias, destacando-se a participação de autores como Kützing, Harvey e Decaisne. Areschoug, em 1859, propõe um novo sistema de classificação para Corallineae, estabelecendo a divisão em duas tribos: Melobesieae, que incluía os representantes não articulados, e Corallineae (*verae*) com os representantes articulados. Os estudos de então consideravam os diferentes gêneros como formas discretas, mas com base apenas na morfologia externa e em poucas observações anatômicas. Foi em 1881 que Solms alerta que as características presentes nos órgãos de reprodução poderiam ser utilizadas na delimitação dos gêneros. Com base nisto, o paleontólogo Rothpletz, em 1891, baseado em características dos conceptáculos tetrasporangiais, divide as coralináceas em três grupos: Archeolithothamnium, Lithohamnium e Lithothamniscum. O primeiro com tetrasporângios agrupados em soros, e naquele tempo representado apenas por espécimes fósseis; o segundo com tetrasporângios em conceptáculos multiporados, representado então pelo gênero *Lithothamnium;* e o terceiro com conceptáculos uniporados, estaria representado pelo gênero *Lithophyllum*. Os dois últimos grupos incluiriam representantes fósseis e recentes.

De 1894 até 1909 a taxonomia das coralináceas não articuladas ficou definitivamente marcada pelos cerca de 70 trabalhos publicados por Mikael Heggelund Foslie. À medida que recebia um maior número de espécimes de diferentes procedências, Foslie, que inicialmente empregava apenas as características vegetativas no processo de identificação, passa a utilizar informações sobre a morfologia dos conceptáculos, como já havia sido feito por Solms e Rothpletz. Neste período Foslie reúne uma das maiores coleções de coralináceas não articuladas do mundo, chegando a propor mais de 400 novas espécies.

Ainda na primeira década do século XX se destaca o Alemão Heydrich, que protagonizou as mais produtivas

discussões com Foslie sobre a taxonomia das coralináceas não articuladas e a utilização de características vegetativas e/ou reprodutivas em sua identificação.

Aproveitando a massa crítica de dados disponíveis no ínicio do século XX, Mme. Paul Lemoine (1909) observa que as características anatômicas vegetativas oferecem igual valor taxonômico que as reprodutivas. Seus estudos da anatomia e reprodução dos gêneros *Lithophyllum* e *Lithothamnium* exerceram grande influência sobre as escolas da atualidade.

A partir deste ponto destacam-se trabalhos que discutiram a posição das coralináceas dentre as algas vermelhas. Kylin (1928), baseado em estudos do desenvolvimento da planta feminina de *Melobesia membranaceae* (Esper) Lamouroux (como *Epilithon membranaceum*), posiciona as algas calcárias como representantes da ordem Cryptonemiales. As considerações de Kylin são confirmadas por Suneson (1937, 1943) e mantidas por Kylin (1956). Este posicionamento só volta a ser abordado em profundidade na década de 1970, quando Lebednik (1977) discute a posição da família Corallinaceae dentro da ordem Cryptonemiales baseando-se no desenvolvimento do ramo carpogonial antes e depois da fecundação, dando margem a um possível realinhamento dos representantes do grupo em mais de uma ordem.

A ordem Corallinales foi proposta inicialmente por autores como Funk (1927) e Hylander (1928). Todavia estes trabalhos não apresentaram uma diagnose ou discussão satisfatória justificando a criação do referido táxon. Assim, Silva e Johansen (1986) reapresentam a ordem Corallinales, baseados em uma série de estudos bioquímicos, anatômicos, ultraestruturais e do desenvolvimento realizados até então. Para a delimitação da ordem foram levantadas as seguintes características diagnósticas: 1- impregnação da maioria das paredes das células vegetativas por calcita; 2- meristema intercalar recoberto por uma camada

de células; 3-forma característica das conexões celulares primárias com tampão (pit-plug) com duas camadas em forma de domo; 4- estruturas reprodutivas produzidas em conceptáculos fechados, exceto no gênero *Sporolithon*; 5-tetrasporângios divididos zonadamente, exceto no gênero *Sporolithon*; 6- eventos da pós-fertilização envolvendo um agrupamento dos filamentos do procarpo, geralmente no centro da câmara dos conceptáculos.

Subdivisões da ordem Corallinales também continuam sendo objeto de discussão. Adey e Johansen (1972) propuseram as tribos Melobesioideae e Phymatolitheae, considerando que a presença ou ausência de articulação (genículo), tampão nos poros dos conceptáculos tetrasporangiais ou bisporangiais (T/B), e de conexões celulares secundárias seriam características importantes na separação das então sete subfamílias. Johansen (1976) avaliou alguns conceitos taxonômicos utilizados no grupo e considerou que, apesar deste ser dividido em espécimes articulados e não articulados, existiam muitas características anatômicas e reprodutivas que aproximavam estes dois subgrupos.

Cabioch (1988), reforçando o trabalho de Johansen (1976), postulou que características anatômicas das estruturas reprodutivas e vegetativas seriam filogeneticamente mais informativas que a simples presença ou ausência de articulação (genículo). As premissas de Cabioch, de que algumas espécies de coralináceas não articuladas estariam mais proximamente relacionadas com espécies articuladas, foram confirmadas recentemente pelos trabalhos de Bailey e Chapman (1998) e Bailey (1999). Estes autores, sequenciando a subunidade pequena do RNA ribossomal, constataram que as características tradicionalmente utilizadas para se delimitar famílias e subfamílias são filogeneticamente informativas, com exceção da presença ou ausência de genículo. A partir destes resultados Bailey (1999) propõe dividir o grupo em duas famílias, Sporolithaceae

e Corallinaceae, incorporando a subfamília Amphiroideae em Lithophylloideae. Características como a presença de filamentos estéreis cortando os conceptáculos tetrasporangiais, tanto de *Amphiroa* quanto de *Lithophyllum* e *Titanoderma*, seriam evidências anatômicas do parentesco entre estas plantas geniculadas e não geniculadas, respectivamente.

Na segunda metade do século vinte, podem ainda ser destacados os levantamentos taxonômicos de Dawson (1960), Masaki (1968), Chamberlain (1983), Woelkerling e Campbell (1992), Woelkerling (1993), Irvine e Chamberlain (1994), Verheij (1994) Mendoza et al. (1996) e Woelkerling (1996) por reunirem uma grande quantidade de informações que dão uma melhor idéia da biodiversidade do grupo. Informações esparsas em obras mais específicas enriquecem o conhecimento da taxonomia e biogeografia do grupo e serão referidas na caracterização das diferentes subfamílias da família Corallinaceae.

Diversidade e importância

As coralináceas não articuladas compreendem mais de 1000 espécies, ocorrendo em todos os oceanos, como um constituinte conspícuo, ou mesmo dominante, particularmente em locais de alta herbivoria e/ou altos níveis de nutrientes (Woelkerling, 1988; Bjork et al., 1995). Estas algas são também referidas como coralináceas incrustantes, crostosas, não geniculadas, litotâmnios, e/ou melobesioídeas. Algumas formas que crescem desprendidas do substrato são chamadas de rodolitos, nódulos e/ou maërl, entre outras (Woelkerling, 1988). São comuns sob o dossel de macroalgas frondosas desde a zona das marés até profundidades de 268 metros, como é o caso das Bahamas (Littler et al., 1985; Leukart, 1994).

Certas espécies cobrem grandes extensões da plataforma continental de várias regiões, sendo consideradas um dos

principais depósitos de carbonato do mundo, pois cerca de 90% do seu peso seco é composto por carbonatos. Este fato levou Oliveira (1996, 1997) a postular seu potencial envolvimento no balanço global de CO_2. Além disto elas atuam como cimentadoras dos recifes de coral, possibilitando a manutenção e crescimento deste sistema e fornecendo proteção contra a ação erosiva das ondas (Steneck e Testa, 1997; Fabricius e De´ath, 2001).

No Brasil estas algas se estendem por praticamente toda a plataforma continental constituindo um reservatório de carbonato estimado em 2×10^{11} toneladas métricas (Milliman e Amaral, 1974). Esta enorme reserva representa uma importante fonte de calcário e micronutrientes com grande potencial econômico para uso agrícola como fertilizante e corretor de solos ácidos (Blunden et al., 1997).

Oliveira (1981) considera elevado o potencial econômico representado por estas algas em nosso litoral, mas enfatiza a necessidade de estudos cuidadosos antes de sua explotação, para minimizar conseqüências negativas às comunidades animais e vegetais associadas.

Estudos taxonômicos realizados no Brasil

Devido à pesada incrustação de carbonatos que dificulta o estudo da anatomia, a taxonomia das coralináceas não geniculadas é considerada a mais difícil e problemática dentre as Rhodophyta (Chamberlain, 1983), o que explica o pouco conhecimento que se tem do grupo no Brasil (Horta, 2000). Autores como Harvey (1847), Dickie (1874, 1875a, 1875b), Piccone (1886), Moebius (1889, 1890), Foslie (1900, 1901), Lemoine (1917) e Taylor (1931, 1960) citam alguns gêneros de coralináceas não geniculadas para o Brasil. No entanto, estas citações são precárias por terem sido baseadas em técnicas e princípios nomenclaturais desatualizados.

Yamaguishi-Tomita (1976) foi a única autora brasileira a tratar da taxonomia deste grupo, mas restringiu seus estudos ao gênero *Sporolithon*.

No Brasil estudos como os de Mabesone e Coutinho (1970), Gherardi (1995), Figueiredo (1997), Kikuchi e Leão (1997) e Testa (1997) ressaltaram aspectos da ocorrência e importância geológica e ecológica das coralináceas incrustantes, principalmente em áreas de recifes e na plataforma continental do nordeste brasileiro. No entanto, estes trabalhos se preocuparam mais com aspectos gelógicos/ecológicos que taxonômicos.

Woelkerling (1993) refere para o Brasil três espécies pertencentes à família Corallinaceae depositadas no Herbário de Foslie: *Lithothamnion brasiliense* Foslie e *L. heteromorphum* Foslie, ambas coletadas na região de São Sebastião, Estado de São Paulo, e *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Adey coletada na Ilha de Fernando de Noronha. Segundo Oliveira Filho (1977) existem mais nove outras espécies de coralináceas incrustantes pertencentes à família Corallinaceae citadas para o Brasil.

Horta (2000) foi o primeiro autor brasileiro a tratar da taxonomia do grupo sob critérios atuais, descrevendo nove espécies de coralináceas não articuladas para o infralitoral do sul e sudeste brasileiro. Destas, quatro representam adições à flora brasileira.

Observando os resultados apresentados por Oliveira Filho (1977) e Horta (2000), destaca-se o fato de que grande parte das espécies citadas para o litoral Brasileiro encontram-se pobremente conhecidas (Tabela 1).

TABELA 1: Espécies de coralináceas não articuladas citadas para o litoral brasileiro (Oliveira Filho, 1977; Horta, 2000); onde: linhas sombreadas representam espécies que ainda não foram revisadas segundo as técnicas e nomenclatura moderna.

Espécies	Distribuição
Hydrolithon farinosum (J.V. Lamour.) Penrose et Y.M. Chamb.	PE, SP, PR
Lithophyllum margariatae (Hariot) Heydrich	SP, SC
Lithothamnion brasiliense Foslie	SP
Lithothamnion occidentale (Foslie) Foslie	RN, PE
Lithothamnion superposithon Foslie	RJ
Mesophyllum erubescens (Folie) Me. Lemoine	FN
Neogoniolithon mamillare (Harv.) Setch. et L.R. Mason	BA, FN
Neogoniolithon solubile (Foslie et M. Howe) Setch. et L.R. Mason	SP
Phymatolithon calcareum (Pallas) W.H. Adey et D.L. McKibbin	RJ, SP
Phymatolithon masonianum Wilks et Woelkerling	SC
Pneophyllum fragile Kützing	CE, PB, PE, ES, RJ, SP, PR, RS, FN
Sporolithon africanum (Foslie) Tomita	AL
Sporolithon australasicum (Foslie) Tomita	ES
Sporolithon dimotum (Foslie et M. Howe) Tomita ex M.J. Wynne	ES
Sporolithon episporum (M. Howe) E.Y. Dawson	CE
Sporolithon erythraeum (Rothpletz) Kylin	PE
Sporolithon howei (Lemoine) Tomita	ES
Sporolithon mediterraneum Heydrich	ES
Sporolithon pacificum Dawson	PE, ES
Titanoderma bermudense (Foslie et Howe) Woelkerling *et al.*	SP, SC
Titanoderma pustulatum (J.V. Lamour.) Foslie	PE, RJ
Titanoderma pustulatum var. macrocarpum (Rosanoff) Chamberlain	ES, SP

Aspectos morfo-anatômicos das Corallinaceae não articuladas

Inicialmente é necessária a definição do que seria a presença de articulação em coralináceas. Os representantes articulados representam um grupamento artificial onde estão reunidos táxons que apresentam porções do talo não calcificadas, denominadas genículos, intercalando porções calcificadas, os intergenículos. Desta forma representantes que não apresentam esta estruturação recebem a denominação de não articulados ou não geniculados.

As Corallinaceae não articuladas apresentam uma grande variedade de hábitos, sendo encontradas formas semi-endofíticas, formas epigênicas, que crescem sobre, mas não necessariamente ancoradas ao substrato, ou ainda, formas livres totalmente soltas do substrato.

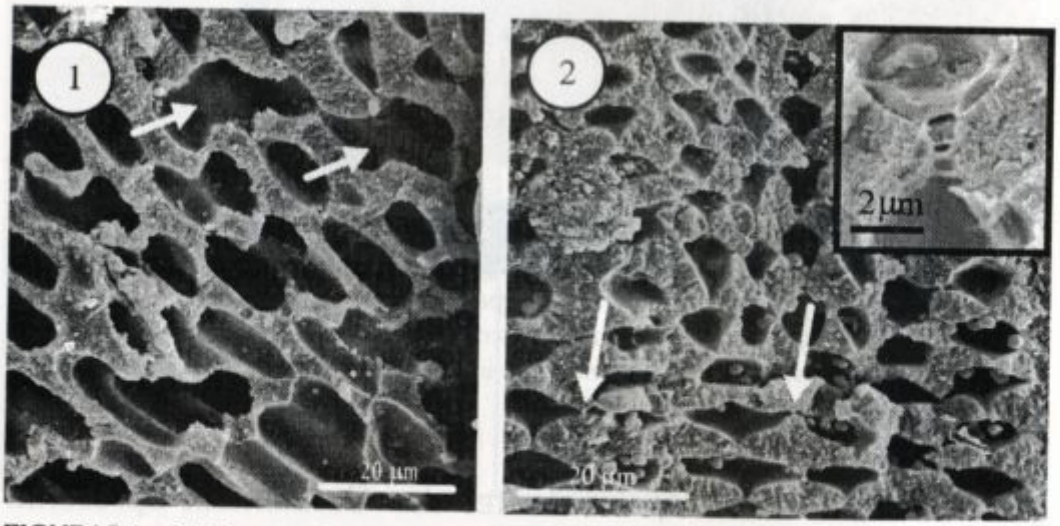
As formas **semi-endofíticas** se caracterizam por apresentarem talo vegetativo constituído de filamentos livres não calcificados crescendo entre as células da planta hospedeira e conceptáculos calcificados externamente à planta hospedeira.

As formas epigênicas são divididas em quatro categorias arbitrárias não necessariamente exclusivas para determinadas espécies, conhecidas como inconsolidadas, crostosas, protuberantes e teniformes. As formas **inconsolidadas** apresentam talo constituído de filamentos anastomosados, inconsolidados ou livres crescendo sobre o substrato. Formas **crostosas** são pseudoparenquimatosas, sendo reconhecível face dorsal e ventral do talo. Em alguns casos o talo é ancorado por uma única célula de adesão, não apresentando disco de fixação nítido. O lado dorsal do talo pode ser liso ou apresentar protuberâncias, que podem ser mais ou menos perpendiculares à superfície, cilíndricas ou achatadas, sendo ramificadas ou não. Talos **protuberantes** são compostos inteiramente por protuberâncias ramificadas, cilíndricas ou achatadas. Em alguns

casos um talo de natureza crostosa acaba por se tornar protuberante devido ao grande desenvolvimento destes prolongamentos. A quarta categoria de coralináceas não geniculadas epigênicas é representada por talos **teniformes**. Estes se caracterizam por se apresentarem totalmente achatados, ramificados, observando-se casos com aparência arborescente e flabeliforme.

As formas **não fixas ou livres** podem ser resultado do crescimento de formas crostosas ou protuberantes livres do substrato, do crescimento destas formas sobre pequenas pedras ou conchas de moluscos resultando em total envolvimento destes substratos. Destas maneiras se formam os conhecidos rodolitos ou nódulos calcários (Woelkerling, 1988).

O talo é composto por filamentos ramificados, justapostos, ligados ou não por conexões celulares secundárias e/ou por fusões celulares (Figuras 1 e 2). Conexões celulares primárias (pit-connections) apresentam "tampões" (pit plugs) com duas camadas desprovidas de membranas de recobrimento (cap-membranes). Camadas externas do tampão apresentam domos conspícuos (Hoek et al., 1995).



FIGURAS 1 e 2: Diferentes formas de ligação entre os filaments adjacentes que constituem os talos das coralináceas, vistos em microscopia eletrônica de varredura: fig. 1 fusões celulares no gênero *Mesophyllum*; fig. 2 conexões celulares secundárias no gênero *Lithophyllum* (setas) com detalhe (canto direito).

Uma das características marcantes das coralináceas é a forte impregnação das paredes das células por principalmente carbonato de cálcio, na forma de cristais de calcita, orientados perpendicularmente ao lume da célula (Figura 3). Existem alguns indícios de que o processo de formação e precipitação de cristais de calcita está de alguma forma relacionado ao processo fotossintético, havendo provável participação de polissacarídeos ácidos, como ácido algínico (Craigie, 1990). A calcificação muitas vezes se inicia logo após a germinação dos esporos, chegando em casos extremos a ocorrer durante a formação dos tetrasporângios. Este processo é mais intenso nas regiões meristemáticas demandando energia, sendo dependente da luz (Irvine e Chamberlain, 1994).

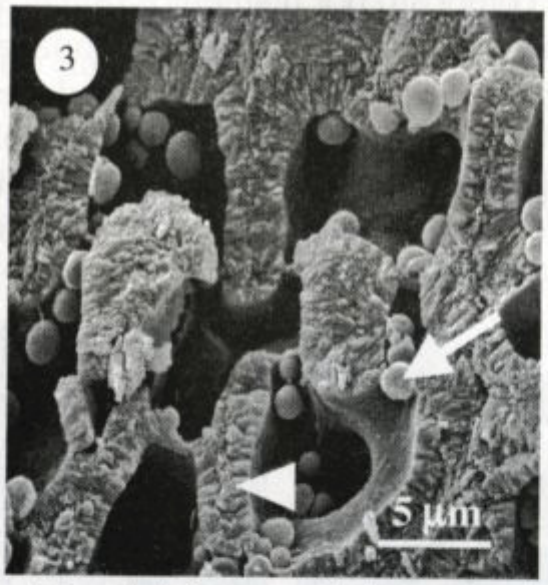
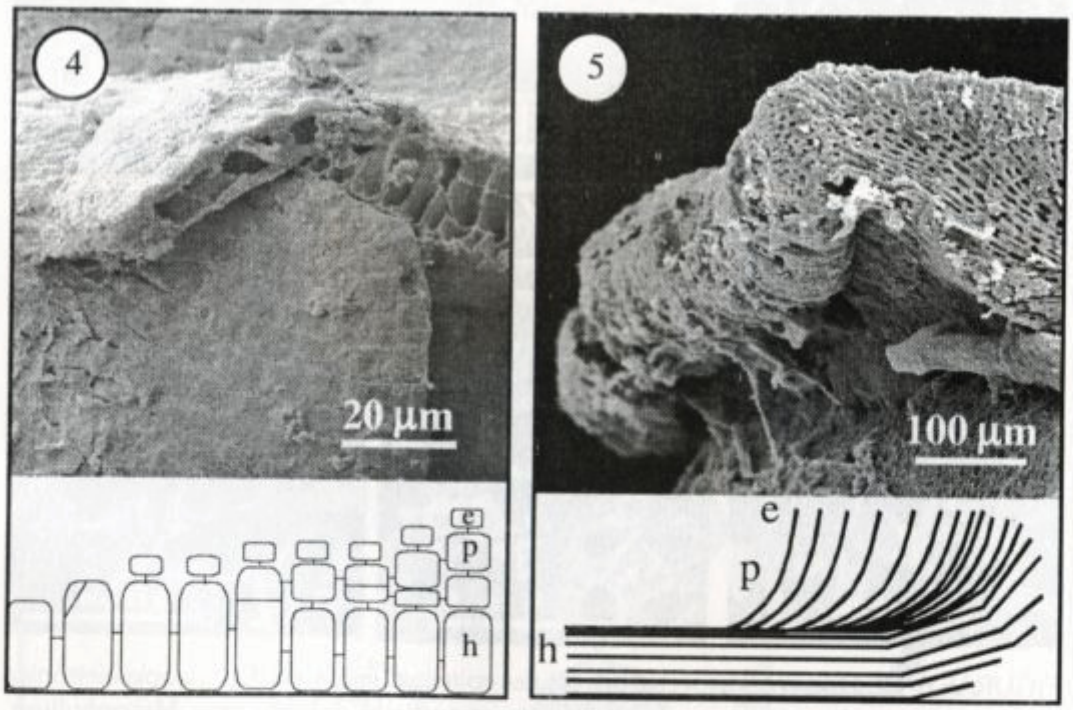


FIGURA 3: Cristais de calcita orientados perpendicularmente ao lume das células de *Phymatolithon*, vistos em microscopia eletrônica de varredura (ponta de seta). Os grânulos observados no interior das células representam o amido das florídeas (seta).

Boa parte dos representantes das Corallinales apresenta tanto crescimento apical quanto intercalar. Dentre os representantes crostosos as células apicais da margem do talo sofrem divisões anticlinais dando origem às células do hipotalo.

Por divisões periclinais e obliquas das células apicais originam-se células meristemáticas que constituem o meristema intercalar. Estas cortam dorsalmente células que darão origem ao epitalo, e ventralmente, ao peritalo (Irvine e Chamberlain, 1994).

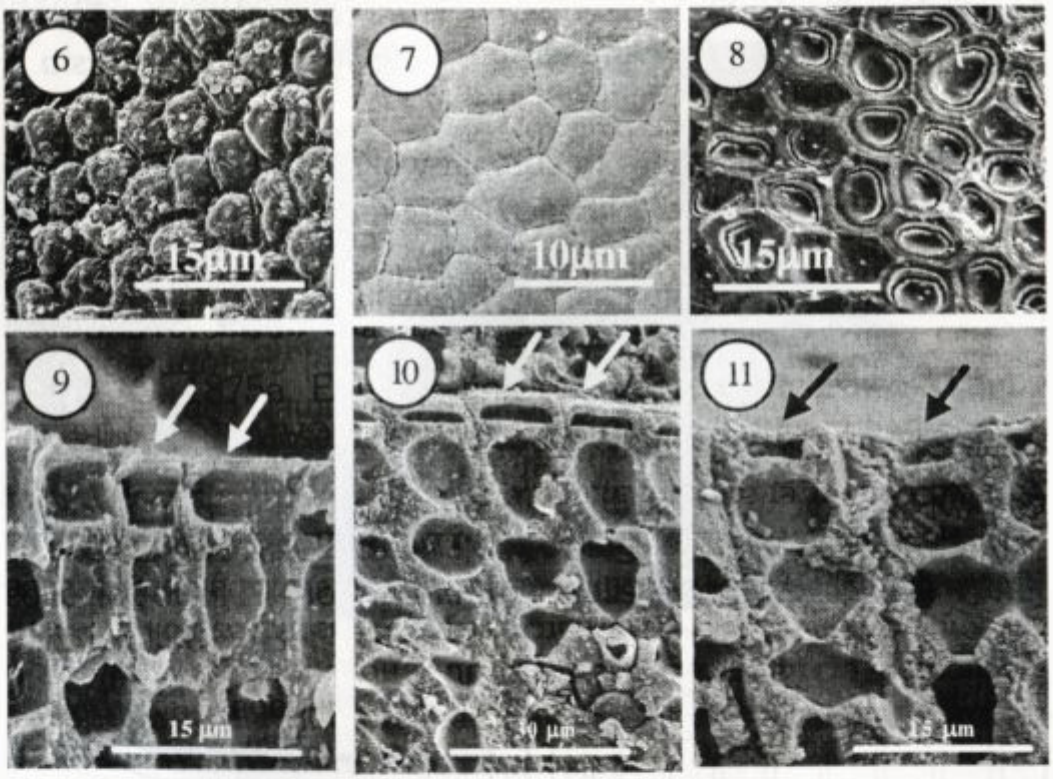
Os representantes crostosos apresentam dois tipos básicos de talo, os dímeros e os monômeros (Figuras 4 e 5). Os talos dímeros se caracterizam por apresentarem um filamento basal (hipotalo) ramificado subdicotomicamente, o qual cresce radialmente a partir da germinação dos esporos. As células destes filamentos se dividem dorsalmente promovendo o crescimento de um filamento perpendicular à superfície do substrato. Em muitas espécies estas células basais podem ser alongadas em forma de paliçada. Os talos dímeros são encontrados em gêneros como *Exilicrusta*, *Hydrolithon*, *Lithophyllum*, *Melobesia* e *Titanoderma*.



FIGURAS 4 e 5: Os diferentes tipos de talos crostosos em Corallinaceae, vistos em microscopia eletrônica de varredura e sob a forma de esquema: fig. 4 dímero (*Titanoderma*); fig. 5 monômero (*Phymatolithon*); onde: e=epitalo, p=peritalo e h=hipotalo.

Nos talos monômeros o hipotalo se caracteriza por algumas camadas de filamentos formando um conjunto ventral que permanece paralelo ao substrato. Estes filamentos, em determinados pontos, se curvam em direção à superfície formando o peritalo e distalmente o epitalo. Este tipo de talo ocorre em gêneros como *Lithophyllum, Lithothamnion, Mesophyllum* e *Phymatolithon*. Em algumas espécies do gênero *Lithophyllum* os talos em estágios iniciais de desenvolvimento são dímeros, vindo a apresentar áreas monômeras em porções mais espessas ou em protuberâncias, resultantes de desenvolvimento secundário.

As formas e os tamanhos das células epiteliais são bastante utilizados na delimitação de vários táxons (Figuras 6-11), assim como



FIGURAS 6-11: Diferentes aspectos das células epiteliais, vistas em microscopia eletrônica de varredura: fig. 6-8 vista superficial dos gêneros *Mesophyllum, Lithophyllum e Lithothamnion,* respectivamente e fig. 9-11 aspecto em corte transversal das células epiteliais (setas) dos gêneros *Mesophyllum, Lithophyllum e Lithothamnion,* respectivamente, destacando a forma de taça observada na fig. 11 (setas), típica dos gêneros *Lithothamnion* e *Exilicrusta.*

a presença ou ausência de tricocitos. Cada tricocito é caracterizado por uma célula que dá origem a um pêlo. A posição desta estrutura oferece características diagnósticas para delimitar gêneros como *Hydrolithon* e *Pneophyllum*. Entretanto, a presença ou ausência desta estrutura está vinculada a fatores ambientais como temperatura e intensidade de luz, sendo, portanto, seu uso na taxonomia recomendados, mas com cautela (Chamberlain, 1985).

O ciclo de vida das coralináceas não geniculadas (Figura 12) apresenta uma fase gamética, dois tipos de reprodução espórica e basicamente um tipo de reprodução vegetativa. Assim, para muitas espécies não existe registro da presença de estruturas reprodutivas estando a manutenção das respectivas populações

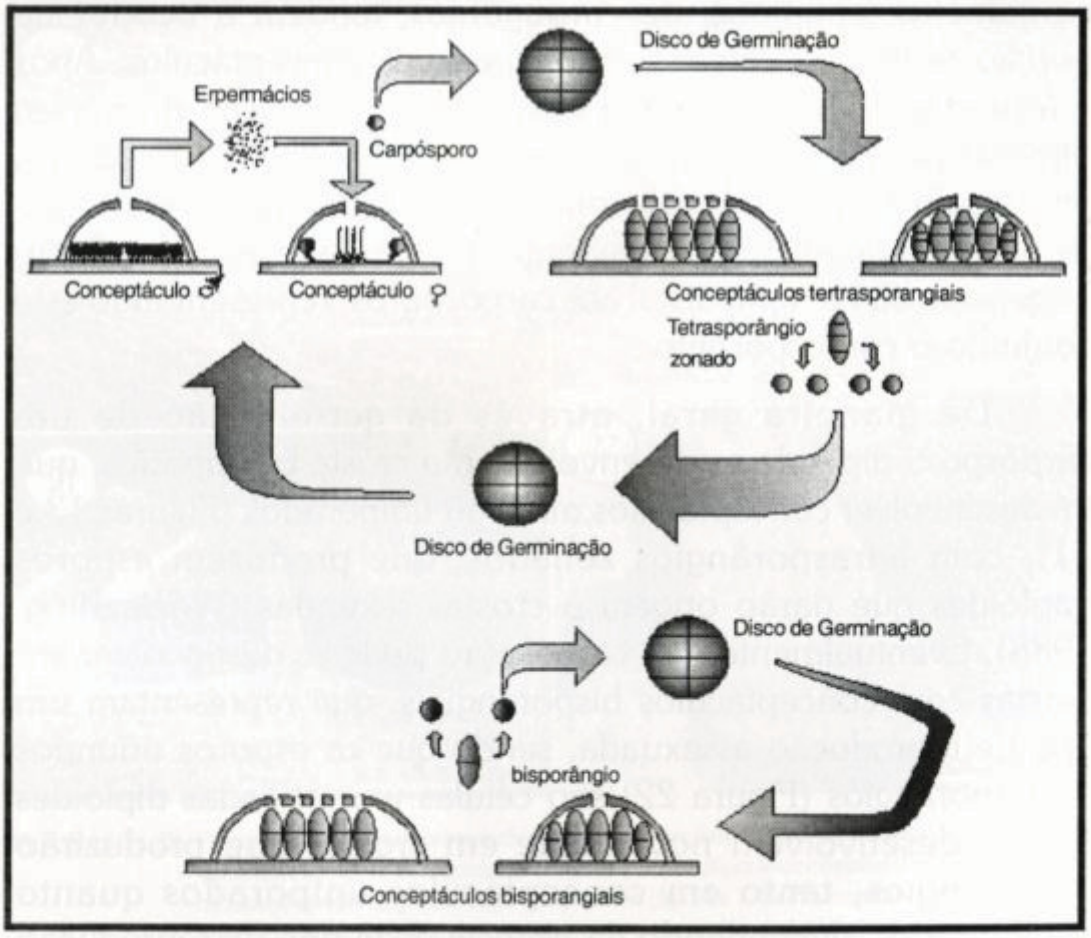
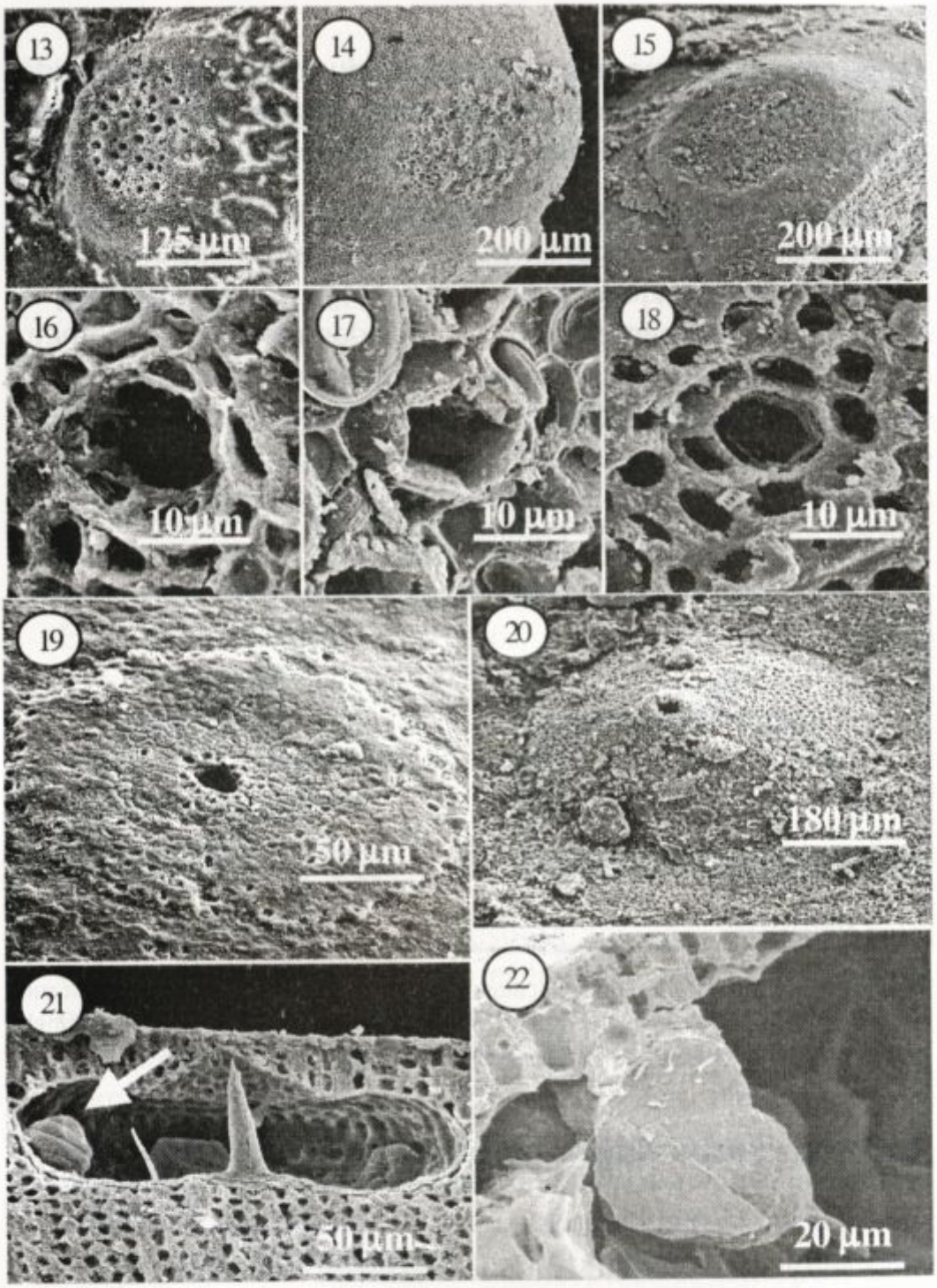


FIGURA 12: Ciclo de vida esquemático das coralináceas incrustantes (adaptado de Irvine e Chamberlain, 1994).

a cargo da propagação vegetativa, através da fragmentação. Geralmente as gerações gaméticas ou espóricas são representadas por talos semelhantes. Gametas e esporos são encontrados na maior parte das vezes dentro de estruturas típicas denominadas conceptáculos. Estes são compostos de uma câmara onde se desenvolvem os gametas masculinos e femininos, os tetrasporângios e bisporângios. Conceptáculos masculinos e femininos apresentam uma única abertura, ou poro. Com poucas exceções, gametas femininos e masculinos são produzidos em conceptáculos diferentes, e na vasta maioria das espécies estes estão presentes em plantas distintas. Os gametas masculinos, ou espermácios podem ser produzidos tanto no assoalho quanto nas paredes laterais dos respectivos conceptáculos, enquanto que os gametas femininos, ou carpogônios, tendem a ocorrer na porção central da câmara dos respectivos conceptáculos. Após a fecundação do carpogônio observa-se a migração do núcleo diplóide para uma célula de fusão, em geral discóide localizada no assoalho da câmara do conceptáculo feminino. Desta célula de fusão, se originarão os filamentos do gonimoblasto que darão origem em sua porção distal aos carpósporos, representando este conjunto o carposporófito.

De maneira geral, através da germinação de um carpósporo diplóide se desenvolve uma crosta tetraspórica, que irá desenvolver conceptáculos multi ou uniporados (Figuras 13 e 21), com tetrasporângios zonados, que produzem esporos haplóides que darão origem à crostas sexuadas (Woelkerling, 1988). Eventualmente, um carpósporo pode se desenvolver em crostas com conceptáculos bisporangiais, que representam um tipo de reprodução assexuada, sendo que os esporos oriundos de bisporângios (Figura 22) são células uninucleadas diplóides que se desenvolvem novamente em crostas que produzirão bisporângios, tanto em conceptáculos uniporados quanto multiporados, dependendo da espécie. Este tipo de reprodução se repete, até que eventualmente, um bisporângio pode dar origem



FIGURAS 13-22: Diferentes aspectos de conceptáculos tetrasporangiais, vistos em microscopia eletrônica de varredura: fig. 13-18 vista frontal de conceptáculos multiporados e detalhe dos respectivos poros de *Lithothamnion* (fig. 13 e 16), *Mesophyllum* (fig. 14 e 17) e *Phymatolithon* (fig. 15 e 18); fig. 19 e 20 vista superficial de conceptáculo uniporados de *Lithophyllum* e *Titanoderma*, respectivamente; fig. 21 fratura transversal de conceptáculo uniporado de *Lithophyllum* com tetrasporângio (seta); fig. 22 detalhe de bisporângio de *Titanoderma*.

a uma crosta tetrasporangial, a qual produziria esporos haplóides que por sua vez se desenvolveriam em crostas gaméticas (Woelkerling e Irvine, 1988; Irvine e Chamberlain, 1994).

Atualmente são os conceptáculos bi ou tetrasporângiais as estruturas, de forma geral, mais utilizadas na separação dos diferentes grupos de Corallinaceae. Desta forma informações como o número e características associadas aos poros, o diâmetro e altura da câmara, a espessura e o número de células do teto do conceptáculo, assim como, o número de células que o assoalho do conceptáculo se encontra abaixo da superfície, são algumas das informações mais utilizadas na identificação e separação das espécies da referida família (Figura 23).

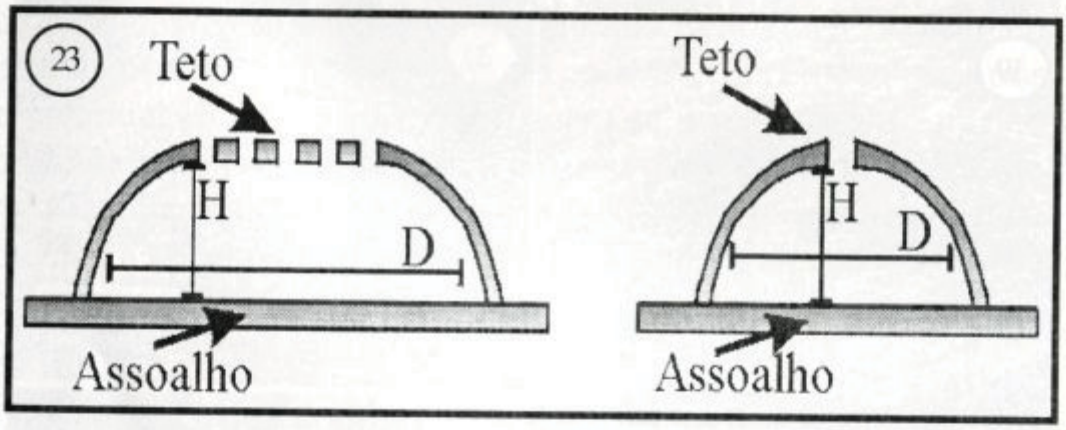


FIGURA 23: Esquema de conceptáculos Tetrasporângiais/Bisporangiais, destacando as posições em que devem ser tomadas as dimensões altura (H) e diâmetro (D) da câmara dos conceptáculos tetraspóricos e/ou sexuados.

Agrupamentos supra-genéricos em coralináceas

Como já mencionado, a ordem Corallinales é dividida em duas famílias, Corallinaceae e Sporolithaceae. Esta última foi estabelecida por Verheij (1993) por apresentar tetrasporângios cruciados, e está representada pelos gêneros *Sporolithon* e *Heydrichia* (Towsend e Borowitzka, 2001). As Corallinaceae apresentam tetrasporângios zonados em conceptáculos, e são

divididas em sete subfamílias cinco das quais serão exemplificadas a seguir por apresentarem representantes não articulados:

- Austrolithoideae – caracteriza-se por apresentar conceptáculos de bisporângios e/ou tetrasporângios, multiporados, e células de filamentos adjacentes livres entre si. Nesta subfamília encontram-se os gêneros *Austrolithon* e *Boreolithon*, planta inteiramente ou com parte endofítica, de construção difusa. Espécies descritas encontradas sobre plantas de *Haliptilon* (Harvey e Woelkerling, 1995).
- Melobesioideae – além de apresentar conceptáculos de tetrásporângios e bisporângios como a subfamília anterior, apresenta filamentos adjacentes ligados por fusões célulares. Esta subfamília inclui 9 gêneros, e dentre estes encontramos epífitas delicadas como representantes do gênero *Melobesia*, ou ainda talos arborescentes, formas incrustantes e até mesmo nódulos, como representantes do gênero *Exilicrusta*, *Lithothamnion, Mesophyllum* e *Phymatolithon* (Woelkerling, 1988; Chamberlain, 1992; Düwel e Wegeberg, 1996; Keats et al. 1996; Cabioch e Mendoza, 1998)
- Choreonematoideae – apresenta somente conceptáculos uniporados, que produzem um tampão apical que bloqueia coletivamente a saída dos esporos (tetrasporângios ou bisporângios). Células de filamentos adjacentes livres entre si. Porção vegetativa do talo endofítica e conceptáculos externos aos hospedeiros. Plantas do gênero *Choreonema* foram observadas em plantas do gênero *Haliptilon* e *Jania* (Woelkerling, 1988).
- Litophylloideae – apresentam conceptáculos tetrasporangiais e/ou bisporangiais uniporados, muitas vezes cortados por filamentos estéreis, sem tampão apical, com células dos filamentos adjacentes ligadas por conexões celulares secundárias, sendo células de fusão raras ou ausentes. Este grupo

está representado por gêneros como *Lithophyllum* e *Titanoderma* (Chamberlain et al., 1991; Woelkerling e Campbell, 1992; Chamberlain, 1996; Athanasiadis, 1999; Riosmena-Rodriguez et al., 1999; Garrabou e Ballesteros, 2000).

Mastophoroideae – apresentam conceptáculos tetrasporangiais e/ou bisporangiais uniporados e fusões celulares ligando os filamentos adjacentes. Assim como a subfamília anterior, seus membros não apresentam tampão apical nos poros dos conceptáculos tetrasporangiais e/ou bisporangiais. Este grupo inclui 8 gêneros, tais como: *Hydrolithon, Neogoniolithon, Pneophyllum* e *Spongites* (Woelkerling, 1988; Penrose e Woelkerling, 1992; Penrose e Chamberlain, 1993; Keats e Chamberlain, 1994).

Métodos utilizados na identificação das Coralináceas

As coralináceas não articuladas necessitam para sua identificação de uma metodologia específica, que em linhas gerais adapta-se o proposto por Woelkerling (1988), Riosmena-Rodriguez (1993) e Moura et al. (1997).

Logo após a coleta, a cor dos espécimes deve ser anotada ou registrada através de fotografia. O material deve ser fixado em formol 4% em água do mar e transferido após 24 horas para uma solução com etanol 70% e glicerol 10%. Na identificação de cada amostra é importante além de informações gerais sobre a coleta, dados específicos como a cor, textura e tipo de substrato.

Para a observação de cortes histológicos em microscopia convencional existe uma série de procedimentos que se iniciam com a descalcificação. Para a descalcificação procede-se a retirada do pedaço de interesse do substrato. É importante salientar a necessidade da presença de conceptáculos e margens de crescimento, pois estes apresentam características chaves na

identificação. Quando não for possível desprender o material do substrato, por exemplo um pequeno pedaço de rocha, este deve ser "descalcificado" juntamente com o espécime. Assim, os espécimes ficam submersos em uma solução de ácido nítrico 0,6 M até que não mais se observe a liberação de bolhas, em um tempo que varia de 2-24 horas, dependendo do tamanho dos fragmentos utilizados. Substitui-se a solução ácida sempre que não mais se observar bolhas, quando se obtêm a completa descalcificação. Utiliza-se lupa ou microscópio para certificação da existência da saída de bolhas. Este método, segundo Riosmena-Rodriguez (1993), é o que permite melhores resultados quando comparado com outros processos de descalcificação rápida ou aqueles associados ao processo de fixação do material.

Após descalcificação o material será desidratado gradualmente em soluções de 30, 50, 70, 90 e 100% de etanol, a intervalos de 20 minutos. Em seguida o material será infiltrado por pelo menos 12 horas em solução de metacrilatoglicol ("Historesin embedding Kit" Leica, marca Reichert-Jung) e emblocado segundo as instruções fornecidas pelo referido fabricante. Um passo importante no processo de fabricação dos blocos será o posicionamento dos fragmentos no interior dos recipientes utilizados, pois observa-se a necessidade de um posicionamento que permita a realização de cortes transversais e/ou longitudinais às respectivas estruturas.

Para a confecção dos cortes histológicos de 3-15 μm de espessura, deve ser utilizado micrótomo rotativo (ex. Leica, modelo 2040), e para a montagem das lâminas a metodologia mais indicada é a proposta por Moura et al. (1997). Assim, coloque a lâmina sobre um anteparo escuro para facilitar a visualização dos cortes. Coloque uma ou duas gotas de uma solução de água destilada com detergente (3 gotas de detergente em 50 ml de água destilada) sobre a lâmina para auxiliar a distender os cortes. As lâminas devem permanecer sobre a placa

aquecedora até que toda a água tenha evaporado. Em seguida esta lâmina deve ser levada a uma estufa por volta de 44 °C para que os corte grudem na lâmina facilitando a utilização de corantes. O corante que tem mostrado melhores resultados com as coralináceas, quando se utiliza historresina, é o azul de toluidina acidificado com ácido bórido (0,16g de toluidina: 1,6g de ácido bórico em 100 ml de água destilada). Recomenda-se intercalar lâminas com cortes mais finos com 3-5 µm, com lâminas com cortes mais grossos com cerca de 10 µm, em vista de otimizar o material e o trabalho na busca de informações presentes em estruturas tais como conceptáculos, sem se perder a maior qualidade para observações de detalhes oferecidas por cortes mais finos.

Quando possível devem ser realizadas observações em microscopia eletrônica de varredura (ex. MES Hitachi X650, equipado com uma câmera Mamiya 6x7). Para tanto, o material armazenado em álcool e glicerol, deve ser transferido para uma solução de álcool 70%, para a retirada do excesso de glicerol que prejudicaria a adequada desidratação, preparação e observação do material. Assim, o material será desidratado por cerca de 12 horas em estufa a aproximadamente 50 °C. Com a utilização de lupa devem ser selecionados espécimes que apresentem margens e/ou conceptáculos. Ainda sob a lupa, utilizando-se as unhas ou alicates de tamanhos variados, instrumento escolhido de acordo com a espessura das crostas, o respectivo material deve ser quebrado, buscando-se fraturas perpendiculares à superfície, em especial em regiões com uma maior concentração de conceptáculos e/ou na presença de margens de crescimento. É importante ressaltar que todo este processo deve ser realizado no interior de sacos plásticos a fim de se evitar a perda de fragmentos.

Fragmentos de margens e conceptáculos, em vista superficial e fraturas, devem ser devidamente posicionados em suportes (stubs) com o auxílio de fitas adesivas dupla face e metalizados

em ouro, com um tempo de exposição de 90 segundos, a uma corrente de 50 mA. A voltagem utilizada durante as observações varia de 15-25 kV, sempre em busca de se obter uma maior resolução.

Chave artificial para identificação

Com base nas características morfo anatômicas descritas acima apresentamos abaixo uma chave artificial para a identificação dos 26 gêneros de coralináceas não articuladas conforme as características diagnósticas utilizadas por Woelkerling (1988, 1996), Chamberlain (1992, 1993), Keats e Chamberlain (1993), Irvine e Chamberlain (1994), Harvey e Woelkerling (1995), Bayley (1999) e Towsend e Borowitzka (2001). Aproveitamos para apresentar os táxons supragenéricos onde estão posicionadas as Coralináceas articuladas.

1a. Tetrasporângio cruciado, isolado ou arranjado em soros .....Sporolithaceae - **2**

1b. Tetrasporângio zonado, arranjado em conceptáculos .....Corallinaceae - **3**

2a. Filamentos espermatangiais ramificados presentes no piso e teto do conceptáculo masculino.....***Sporolithon***

2b. Filamentos espermatangiais ramificados restritos ao piso do conceptáculo masculino.....***Heydrichia***

3a. Plantas não geniculadas ou articuladas.....**4**

3b. Plantas geniculadas ou articuladas.....**27**

4a. Conceptáculo tetrasporangial ou bisporangial uniporado.....**5**

4b. Conceptáculo tetrasporangial ou bisporangial multiporado...**17**

5a. Filamentos adjacentes livres entre si, **não** sendo observada a presença de fusões ou conexões celulares secundárias; tetrasporângio e/ou bisporângios produzindo um tampão

apical que fecha coletivamente o poro do conceptáculo... .....Choreonematoideae - ***Choreonema***

5b. Células de filamentos adjacentes unidas por fusões ou conexões celulares secundárias; tetrasporângio e/ou bisporângios não produzindo um tampão apical.....**6**

6a. Células de filamentos adjacentes unidas por conexões celulares secundárias.....Lithophylloideae - **7**

6b. Células de filamentos adjacentes unidas por fusões celulares.....Mastophoroideae - **10**

7a. Talo composto de ramos achatados com organização interna isobilateral, com filamentos primígenos composto de células na forma de paliçada.....***Tenarea***

7b. Talo com forma variada, mas com organização interna dorsiventral e/ou radial.....**8**

8a. Plantas parasitas, sem pigmentos com a presença de haustórios produzidos a partir dos filamentos ventrais penetrando nos tecidos do hospedeiro (*Lithophyllum*).....***Ezo***

8b. Plantas **não** parasitas, talo pigmentado sem a presença de hautórios.....**9**

9a. Regiões do talo de organização dorsiventral com grande maioria dos filamentos primígenos compostos por células na forma de paliçada.....***Titanoderma***

9b. Regiões do talo de organização dorsiventral com grande maioria dos filamentos primígenos compostos por células quadráticas, embora possa ocorrer células na forma de paliçada.....***Lithophyllum***

10a. Talo vegetativo endofítico produzindo haustórios, células epiteliais ausentes nas porções vegetativas.....***Lesueuria***

10b. Talo **não** endofítico (epígeno ou de crescendo livre do substrato (nódulos ou rodolitos) sem a presença de haustórios.....**11**

11a. Talo apresentando uma camada ventral ou central de filamentos com células na forma de paliçada.....**12**

11b. Talo **não** apresentando uma camada ventral ou central de filamentos com células em forma de paliçada.....**14**

12a. Talo, pelo menos nas porções mais velhas, composto por várias camadas de células, ancorado ao substrato por um apressório crescendo ramificadamente.....***Metamastophora***

12b. Talo com até 2-3 (5) camadas de espessura, exceto em pontos próximos de conceptáculos ou ramificações, ancorado ao substrato por adesão celular ou rizóides ou crescendo solto do substrato.....**13**

13a. Conceptáculos tetrasporangiais ou bisporangiais com uma columela central e esporângios confinados à periferia do conceptáculo.....***Mastophora***

13b. Conceptáculos tetrasporangiais ou bisporangiais sem uma columela central e esporângios espalhados sobre o piso do conceptáculo.....***Lithoporella***

14a. Canal do poro de conceptáculo tetrasporangial ou bisporangial formado por células orientadas mais ou menos perpendicularmente à superfície e **não** entram lateralmente no canal do poro; quando presentes tricocitos terminais.....***Hydrolithon***

14b. Canal do poro de conceptáculo tetrasporangial ou bisporangial formado por células orientadas mais ou menos paralelas à superfície e entram lateralmente no canal do poro, quando presentes, tricocitos intercalares.....**15**

15a. Talos delicados, com teto de conceptáculos tetrasporangiais ou bisporangiais formado por filamentos que crescem à volta das iniciais dos esporângios.....***Pneophyllum***

15b. Talos mais robustos, com teto de conceptáculos tetrasporangiais ou bisporangiais formado por filamentos periféricos às iniciais dos esporângios.....**16**

16a. Talo apresentando uma nítida camada coaxial de filamentos paralelos à superfície; espermatângios formados no piso e teto da câmara dos conceptáculos masculinos; filamentos gonimoblásticos surgindo da superfície dorsal da célula de fusão.....***Neogoniolithon***

16b. Talo **não** apresentando uma nítida camada coaxial de filamentos paralelos à superfície; espermatângios formados somente no piso da câmara dos conceptáculos masculinos; filamentos gonimoblásticos surgindo da superfície periférica da célula de fusão.....***Spongites***

17a. Filamentos adjacentes livres entre si, **não** sendo observada a presença de fusões ou conexões celulares secundárias.....Austrolithoideae - **18**

17b. Células de filamentos adjacentes unidas por meio de fusões celulares.....Melobesioideae - **19**

18a. Talo endofítico.....***Austrolithon***

18b. Talo dominantemente epígino, crostoso.....***Boreolithon***

19a. Paredes distais das células epiteliais achatadas ou abertas conferindo à célula a forma de taça.....**20**

19b. Paredes distais das células epiteliais achatadas ou cilíndricas, mas **não** sob a forma de taça.....**21**

20a. Talo de construção monômera.....***Lithothamnion***

20b. Talo de construção dímera.....***Exilicrusta***

21a. Talo de construção dímera.....***Melobesia***

21b. Talo de construção monômera.....**22**

22a. Talo arborescente preso ao substrato por meio de um apressório com ramificação na forma de fita .....***Mastophoropsis***

22b. Talo crostoso ou formando nódulos com formas variadas, mas **não** arborescente com ramos na forma de fita.....**23**

23a. Plantas parasitas de outras algas calcárias, talo vegetativo não pigmentado com filamentos ventrais produzindo haustórios.....***Kvaleya***

23b. Plantas **não** parasitas, talo normalmente pigmentado sem a produção de haustórios.....**24**

24a. Células subepiteliais tão curtas ou mais curtas que as subseqüentes; conceptáculos tetrasporangiais e bisporangiais originados a partir de células vegetativa do interior do peritalo.....***Phymatolithon***

24b. Células subepiteliais tão longas ou mais longas que as subseqüentes; conceptáculos tetrasporangiais e bisporangiais originados a partir das células subepiteliais.....**25**

25b. Filamentos espermatangiais ramificados, pelo menos no piso do conceptáculo masculino.....***Synarthrophyton***

25a. Filamentos espermatangiais simples em toda câmara do conceptáculo masculino.....**26**

26a. Células iniciais do espermatângio se desenvolvem subterminalmente, abaixo de uma camada de filamentos vegetativos; teto do conceptáculo masculino formado centripetamente a partir de filamentos periféricos às células mãe do espermatângio.....***Mesophyllum***

26b. Células iniciais do espermatângio se desenvolvem subterminalmente mas não se observa uma camada de filamentos vegetativos logo acima das células masculinas; teto do conceptáculo masculino formado verticalmente por ação meristemática dos mesmos filamentos que originam as células mãe dos espermatâgios.....***Clathromorphum***

Articuladas

27a. Células de filamentos adjacentes unidas por meio de conexões celulares secundárias.....
.....**LITHOPHYLLOIDEAE (2 gêneros)**

27b. Células de filamentos adjacentes unidas por meio de fusões celulares.....**28**

28a. Ramos saindo do genículo; ápice dos ramos com uma capa de mucilagem.....
.....**METAGONIOLITHOIDEAE (1 gênero)**

28b. Ramos saindo do intergenículo; ápice dos ramos sem uma capa de mucilagem.....
.....**CORALLINOIDEAE (12 gêneros)**

Agradecimentos

Este trabalho foi realizado graças à colaboração do Dr. Eurico Cabral de Oliveira e Dr. Derek Keats, e ao suporte dado pela FAPESP e CNPq. Devo ainda agradecer a importante contribuição dada pelos consultores da presente revista, que muito contribuiram para uma maior clareza e correção do presente texto.

Referências bibliográficas

Adey, W. H.; 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.

Athanasiadis, A. 1999. The taxonomic status of *Lithophyllum stictaeforme* (Rhodophyta, Corallinales) and its generic position in light of phylogenetic considerations. **Nord. J. Bot., 19**: 735-745

Bailey, J.C. 1999. Phylogenetic positions of *Lithophyllum incrustans* and *Titanoderma pustulatum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on 18S rRNA gene sequence analyses, with a revised classifications of the Lithophylloideae. **Phycologia, 38**: 208-216.

Bailey, J. C.; Chapman, R. L. 1998. A phylogenetic study of the Corallinales (Rhodophyta based on nuclear small-subunit rRNA gene sequences. **J. Phycol**., **34**: 692-705.

Bjork, M.; Mohammed, S. N.; Bjoerklund, M.; Semesi, A. 1995. Coralline algae, important coral-reef builders threatened by pollution. **Ambio, 24**: 502-505.

Blunden, G.; Campbell, S. A.; Smith, J. R.; Guiry, M. D.; Hession, C. C.; Griffin, R. L. 1997. Chemical and physical characterization on calcified red algal deposits know as mäerl. **J. App. Phycol., 9**: 11-17.

Cabioch, J. 1988. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae- a reappraison. **Helgol. Meeresunter., 42**: 493-509.

Cabioch, J.; Mendoza, M. L. 1998. *Mesophyllum alternans* (Foslie) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta), a mediterraneo-atlantic species, and new considerations on the *Lithothamnion philippii* Foslie complex. **Phycologia, 37**: 208-221.

Chamberlain, Y. M. 1983. Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. **Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.),** Bot., **11**: 291-463.

Chamberlain, Y. M. 1985. The typifiation of *Melobesia membranacea* (Esper) Lamouroux (Rhodophyta, Corallinaceae). **Taxon, 34**: 673-677.

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 sonderi* Hauck. **Br. Phycol. J., 27**: 185-201.

Chamberlain, Y. M. 1993. Observations on the crustose coralline red *alga Spongites yendoi* (Foslie) comb. nov. in South Africa and its relationship to *S. decipiens* (Foslie) comb. nov. and *Lithophyllum natalense* Foslie. **Phycologia, 32**: 100-115.

Chamberlain, Y. M. 1996. Lithophylloid Corallinaceae (Rhodophyta) of the genera *Lithophyllum* and *Titanoderma* from southern Africa. **Phycologia, 35**: 204-221.

Chamberlain, Y. M.; Irvine, L. M.; Walker, R. 1991. A redescription of *Lithophyllum orbiculatum* (Rhodophyta, Corallinales) in the British Isles and a reassessment of generic delimitation in the Lithophylloideae. **Br. Phycol. J.**, **26**: 149-167.

Craigie, J. S. 1990. Cell walls. *In:* Cole, K.M. & Sheath, R.G. (eds). **Biology of the red algae**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 221-257.

Dawson, E. Y. 1960. New records of marine algae from Pacific Mexico and Central America. **Pacific Naturalist**, 1: 31-52.

Dickie, G. 1874. Enumeration of algae collected at Fernando de Noronha. **J. Linn. Soc**. (Bot.), **14**: 363-365.

Dickie, G. 1875a. Enumeration of algae collected at St. Paul's rocks by H.N. Mosely, M.A. naturalist, to H.M.S. "Challenger". **J. Linn. Soc**. (Bot.), **14**: 355-359.

Dickie, G. 1875b. Enumeration of algae collected from Bahia, collected by H.N. Mosely, M.A. naturalist, to H.M.S. "Challenger". **J. Linn. Soc**. (Bot.), **14**: 377.

Düwel, L.; Wegeberg, S. 1996. The typification and status of *Leptophytum* (Corallinaceae, Rhodophyta). **Phycologia**, **35**: 470-483.

Fabricius, K.; De'ath, G. 2001. Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reel. **Coral Reef**, **19**: 303-309.

Figueiredo, M. A. de O. 1997. Colonization and growth of crustose coralline algae in Abrolhos, Brazil. **Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., 1:** 689-693.

Foslie, M. 1900. Revised systematical survey of the Melobesieae. **Kongelige Norske Vindensk. Selskabs Skrifter, 5**: 1-22.

Foslie, M. 1901. New Melobesieae. K. **Norske Vindensk. Kongelige Norske Vindenskabers Selskabs Skrifter, 6**: 2-24.

Foslie, M. 1929. **Contributions to a Monograph of the Lithothamnia**. Kongelige Norske Vindenskabers Selskabs Skrifter Museet, Trondhjen, 60 pp. (a autoria deste trabalho por vezes é atribuída a Printz, H.)

Funk, G. 1927. Die Algenvegetation des Golfes von Neapal. **Publ. Staz. zool. Napoli, 7**:1-507

Garrabou, J.; Ballesteros, E. 2000. Growth of *Mesophyllum alternans* and *Lithophyllum frondosum* (Corallinales, Rhodophyta) in the northwestern Mediterranean. **Eur. J. Phycol., 35**: 1-10.

Gherardi, D. M. 1995. A windward coralline algal ridge on Rocas Atoll, Atlantic Ocean. **Coral Reefs, 14**: 34.

Harvey, W. H. 1847. Corallineae. **Phycol. Britannica, 1**: 1-124.

Harvey, A. S.; 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.

Horta, P. A. 2000. **Macroalgas do infralitoral do sul e sudeste do Brasil: Taxonomia e Biogeografia.** Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 301pp.

Hylander, C. J. 1928. Gathe algae of Connecticut. **Bull. Conn. Geol. nat. Hist. Surv., 42**: 1-245

Irvine, L. M.; Chamberlain, Y. M. 1994. **Seaweeds of the British Isles. vol. I. Rhodophyta Part 2B Corallinales, Hildenbrandiales**. HMSO, London, 276 pp.

Johansen, H. W. 1976. Current status of generic concepts in coralline algae. **Phycologia, 15**: 221

Johansen, H. W. 1981. **Coralline Algae, a first synthesis**. CRC Press, Boca Raton, Florida, 239 pp.

Johnston, G. 1842. **A history of British sponges and Lithophytes**. W. H. Lizars, Edinburgh, 264 pp.

Keats, D. W.; Chamberlain, Y. M. 1993. *Sporolithon ptychoides* Heydrich and *S. episporum* (Howe) Dawson: two crustose coralline red algae (Corallinales, Sporolithaceae) in South Africa. **S. Afr. J. Bot, 59**: 541-550.

Keats, D. W.; Chamberlain, Y. M. 1994. Three species of *Hydrolithon* (Rhodophyta, Corallinales): *Hydrolithon onkoides* (Heydrich) Penrose et Woelkerling, *Hydrolithon superficiale* sp. nov., and *H. samöense* (Foslie) comb. nov. from South Africa. **S. Afr. J. Bot., 60**: 8-21.

Keats, D. W.; Steneck, R. S.; Townsend, R. A.; Borowitzka, M. A. 1996. *Lithothamnion prolifer* Foslie: A common non-geniculate coralline alga (Rhodophyta: Corallinaceae) from the tropical and subtropical Indo-Pacific. **Bot. Mar., 39**: 187-200.

Kikuchi, R. K. P.; Leão, Z. 1997. Rocas (southwestern equatorial Atlantic, Brasil): an atoll built primarily by coralline algae. **Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., 1**: 731-736.

Kylin, H. 1928. Entwicklungsgeschichtliche Florideenstudien. **Acta Univ. Lund. N.F. Avd, 2** (24): 1-127.

Kylin, H. 1956. **Die Gattungen der Rhodophyceen**. CWK Gleerups, Lund. 673 pp.

Lebednik, P. A. 1977. Postfertlization development in *Clathromorphum, Melobesia*, and *Mesophyllum* with comments

on the evolution of the the Corallinaceae and Cryptonemiales (Rhodophyta). **Phycologia, 16**: 379-406.

Lemoine, M. 1909: Essai de classification des Mélobésiées basée sur la structure anatomique. **Bull. Soc. Bot. Fr., 57**: 323-331.

Lemoine, M. 1917. Les Mélobésiées de Antilles danoises recoletées por M. Børgesen. **Bull. Mus. Nat. Hist. (Paris), 2**: 1-4.

Leukart, P. 1994. Field and laboratory studies on depth dependence, seasonality and light requeriment of growth in the species of crustose coralline algae (Corallinales, Rhodophyta). **Phycologia, 33**: 281-290.

Littler, M. M. 1972. The crustose Corallinaceae. **Oceang. Mar. Biol. Ann. Rev., 10**: 311-347.

Littler, M. M.; Littler, D. S.; Blair, S. M.; Norris, J. N. 1985. Deepest known plant life discoverd on an uncharted seamount. **Science, 227**: 57-59.

Mabesone, J. M.; Coutinho, P. N. 1970. Littoral and shallow marine geology of northern and northeastern Brazil. **Trab. Oceang. Univ. Fed. Pernambuco, 12**: 1-214.

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

Mendoza, M. L., Monila, S.; Ventura, P. 1996. Flora Critogámica de Tierra del Fuego- Rhodophyta: Corallinales. **Bol. Fac. Cs. Nat. y Museo, 8**: 5-71.

Milliman, J. D.; Amaral, C. A. B. 1974. Economic potential of Brazilian continental margin sediments. **An. Cong. Brasil. Geo., 28**: 335-344.

Moebius, M. 1889. Bearbeitung der von H. Shenk in Brasilien gesammelten Algen. **Hedwigia, 28**: 309-347.

Moebius, M. 1890. Algae brasiliensis a cl. Dr. Glaziou collectae. **Notarisia, 5**: 1065-1090 + 1 pl.

Moura, C. W. do N.; Kraus, J.E.; Cordeiro-Marinho, M. 1997. Metodologia para obtenção de cortes histológicos com historresina e coloração com azul de toluidina O para algas coralináceas (Rhodophyta, Corallinales). **Hoehnea**, **24**: 17-27.

Oliveira, E. C. 1981. A exploração de algas marinhas no Brasil: situação atual e perspectivas futuras. **Phycol. Lat.-America, 1**: 5-17.

Oliveira, E. C. 1996. Is there a relation among the global warming the missing carbon and the calcareous algae? **An. Acad. Brasil. Ciênc., 68**(supl. 1): 18-21.

Oliveira, E. C. 1997. Letters. **Science, 277**: 1991.

Oliveira Filho, E. C. 1977. **Algas marinhas bentônicas do Brasil**. Tese de Livredocência, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 406 pp.

Penrose, D.; Chamberlain, Y. M. 1993. *Hydrolithon farinosum* (Lamouroux) comb. nov.: implications for generic concepts in the Mastophoroideae (Corallinaceae, Rhodophyta). **Phycologia, 32**: 295-303.

Penrose, D.; Woelkerling, W. J. 1992. A reappraisal of *Hydrolithon* and its relationship to *Spongites* (Corallinaceae, Rhodophyta). **Phycologia, 31**: 81-88.

Philippi, R. 1837. Beweis dass die Nulliporen Pflanzen sind. **Arch. Naturgesch., 3**: 387-393.

Piccone, A. 1886. Nota sulle raccolte algologiche fatte durante il viaggio di circumnaviagazione della "Vettor Pisani". **Notarisia, 3**: 150-151.

Ray, J. 1724. **Synopsis Methodica Stirpium Britannicarum**. III. G. & J. Innys (eds), London, 482 pp.

Riosmena-Rodriguez, R. 1993. Una Propuesta de tecnica histológica para el estudio de algas coralinas (Corallinales: Rhodophyta). **Revista Inv. Cient.**, **4**: 65-73.

Riosmena-Rodriguez, R.; Woelkerling, W. J.; Foster, M. 1999. Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, Mexico. **Phycologia, 38**: 401-417.

Silva, P. C.; Johansen, H. W. 1986. A reappraisal of the order Corallinaceae (Rhodophyceae). **Br. Phycol. J., 21**: 245-254.

Steneck, R. S.; Testa, V. 1997. Are calcareous algae important to reefs today on in the past? Symposium summary. **Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., 1**: 685-688.

Suneson, S. 1937. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. **Acta Univ. lund. N.F. Avd. 2, 33**: 1-101.

Suneson, S. 1943. The structure, life history and taxonomy of the Swedish Corallinaceae. **Acta Univ. lund. N.F. Avd 2, 39**: 1-66.

Taylor, W. R. 1931. A synopsis of the marine algae of Brazil. **Revue Algologique, 5**: 279-313.

Taylor,W. R. 1960. **Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas**. University of Michigan Press, Michigan, 870 pp.

Testa, V. 1997. Crustose Corallines, macroalgae, herbivores and sediments: Complex interactions along productivity gradients. **Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., 1**: 737-742

Tournefort, J. P. 1719. Corallarium Institution Rei Herbarbariae. **Histoire Plantae, 1**: 570-571.

Towsend, R. A.; Borowitzka, M. A. 2001. *Heydrichia homalopasta* sp nov. (Sporolithaceae, Rhodophyta) from Australia. **Bot. Mar., 44**: 237-244.

Hoek, C. van den; Mann, D. G.; Jahans, H. M. 1995. **Algae: an introduction to Phycology**. Cambridge University Press, Cambridge, 623 pp.

Verheij, E. 1993. The genus *Sporolithon* (Sporolithaceae, fam. nov., Corallinales, Rhodophyta) from the Spermond Archipelago, Indonesia. **Phycologia, 32**: 184-196.

Verheij, E. 1994. Nongeniculate Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta) from the Spermonde Archipelago, SW Sulawesi, Indonesia. **Blumea, 39**: 95-137.

Woelkerling, W. J. 1988. **The Coralline red algae: An analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate corallinaceae**. Oxford University Press, Oxford, 268 pp.

Woelkerling, W. J. 1993. Type collections of Corallinales (Rhodophyta) in the Foslie Herbarium (TRH). **Gunneria, 67**: 1-289

Woelkerling, W. J. 1996. The order Corallinales. *In*: Womersley, H.B.S. (ed). **The Marine Benthic Flora of Sothern Australia, Part IIIB**. Graphic Print Group, Adelaide, p. 146-323.

Woelkerling, W. J.; Campbell, S. J. 1992. An account of southern Australian spicies of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). **Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Bot.), 22**: 1-107.

Woelkerling, W. J.; Irvine, L. M. 1988. General characteristics of nongeniculate Corallinaceae. *In*: **The Coralline Red Algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae** (by W.J. Woelkerling). British museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford. p. 4-28.

Yamaguishi-Tomita, N. 1976. **Contribuição ao conhecimento do gênero Sporolithon (Corallinaceae, Cryptonemiales) no Brasil.** Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil, 138pp.