

Variación de fenofases de *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan y Oliveira (Rhodophyta, Gigartinales), en condiciones de cultivo en laboratorio y terreno. Presencia de fases mezcladas

Variation of phenophases of *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan and Oliveira (Rhodophyta, Gigartinales), in laboratory and field culture conditions. Presence of mixed phases

ISABEL PRIETO¹, RENATO WESTERMEIER¹ y DIETER MULLER²

¹ Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia;
² Fakultät für Biologie, Universität Konstanz, Postfach 5560-D-7750.
Konstanz 1, Bundesrepublik Deutschland

RESUMEN

Se evaluó el estado reproductivo de *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan y Oliveira en poblaciones cultivadas submareales y en poblaciones intermareales naturales en Maullín, X Región, Chile. Paralelo a estas experiencias, se desarrolló y controló el ciclo de vida en laboratorio. Las algas investigadas proceden de Coquimbo, Concepción, Talcahuano, Niebla, Puerto Montt, Maullín y Chiloé.

En los cultivos submareales tanto fijos al fondo, como en cuerdas suspendidas, predominaron en la mayoría de las procedencias investigadas las fases vegetativa y tetraspórica. En los dos cultivos submareales se presentaron en forma esporádica talos cistocárpicos y, en el caso del cultivo suspendido, talos masculinos. En la población natural ubicada en el intermareal del estuario Cariquilda-Maullín se presentaron todas las fases del ciclo de vida. Se observaron, además, fases mezcladas en que en un mismo talo se encontraron tetrasporangios y cistocarpos. En el laboratorio los trozos de talos inicialmente vegetativos formaron, ya sea gametangios masculinos, femeninos o tetrasporangios. En talos tetraspóricos se observó la formación de ramificaciones portadoras de gametangios masculinos y cistocarpos. Por otro lado, el ciclo de vida se completó en, aproximadamente, seis meses, desde la obtención de tetrásporas hasta la formación de individuos tetraspóricos jóvenes.

Palabras claves: *Gracilaria*, cultivos, zona submareal, Chile.

ABSTRACT

Reproductive state of *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan and Oliveira was assessed in subtidal cultures and in natural intertidal populations in Maullín, Xth Región, Chile. Simultaneously to these experiments, the life cycle was controlled under laboratory conditions. The algae investigated come from Coquimbo, Concepción, Talcahuano, Niebla, Puerto Montt, Maullín and Chiloé.

In subtidal cultures, fixed to the bottom, as well as suspended twines, the vegetative and tetrasporic phases predominated in most of the populations investigated. In both of these cultures, cystocarpic thalli were present sporadically and in the suspended cultures, masculine too. In the natural intertidal population, each phase of the life cycle was present. Furthermore mixed phases were observed, where cystocarps were found along with tetrasporangia. Under laboratory conditions, initially vegetative thalli formed either male gametangia, cystocarps or tetrasporangia. In tetrasporic thalli branches were found developing male gametangia and/or cystocarps. The life cycle was obtained in six month approximately, from tetraspore liberation to the formation of young tetrasporic individuals.

Key words: *Gracilaria*, cultivation, subtidal zone, Chile.

INTRODUCCION

Estudios sobre la biología reproductiva de *Gracilaria chilensis* Bird, McLachlan y Oliveira (Bird *et al.* 1987), en Chile son esca-

sos. Si consideramos a *G. chilensis* como sinonimia de *Gracilaria verrucosa*, se registra que Romo & Alveal (1979) describen para la zona de Concepción la fase tetraspórica como la más abundante. Por otro lado, Westermeier *et al.* (1984), para la misma especie, en los estuarios Maullín y Quenuir citan a las fases tetraspórica y vegetativa como predominantes. En forma esporádica registran la fase cis-

* Trabajo presentado en el IV Simposio sobre Algas Marinas Chilenas (30 de agosto al 1 de septiembre, 1989. Coquimbo, Chile).

(Recibido el 1 de febrero de 1990.)

tocárpica. Para otros lugares geográficos, además de estas fases, han sido reportados gametofitos masculinos en *G. verrucosa* y *Gracilaria tikvahiae* por Trono y Azanza-Corrales (1981) y Penniman *et al.* (1986), respectivamente.

El objetivo de este estudio fue evaluar la variación de fenofases de *G. chilensis* en cultivos submareales y en un ambiente natural del intermareal rocoso del río Cariquilda, Maullín. El propósito fue determinar si bajo las diferentes condiciones de cultivo la respuesta de los talos para formar estructuras reproductivas era similar.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en el área experimental de cultivo de la Universidad Austral de Chile, ubicada en el estuario Cariquilda, Maullín ($41^{\circ}37'S$; $73^{\circ}35'W$), distante 80 km al sur de Puerto Montt (Fig. 1). En relación al control del desarrollo del ciclo de vida, éste se evaluó en las salas de cultivo de algas ubicadas en el Instituto de Botánica de la Universidad Austral de Chile, Valdivia.

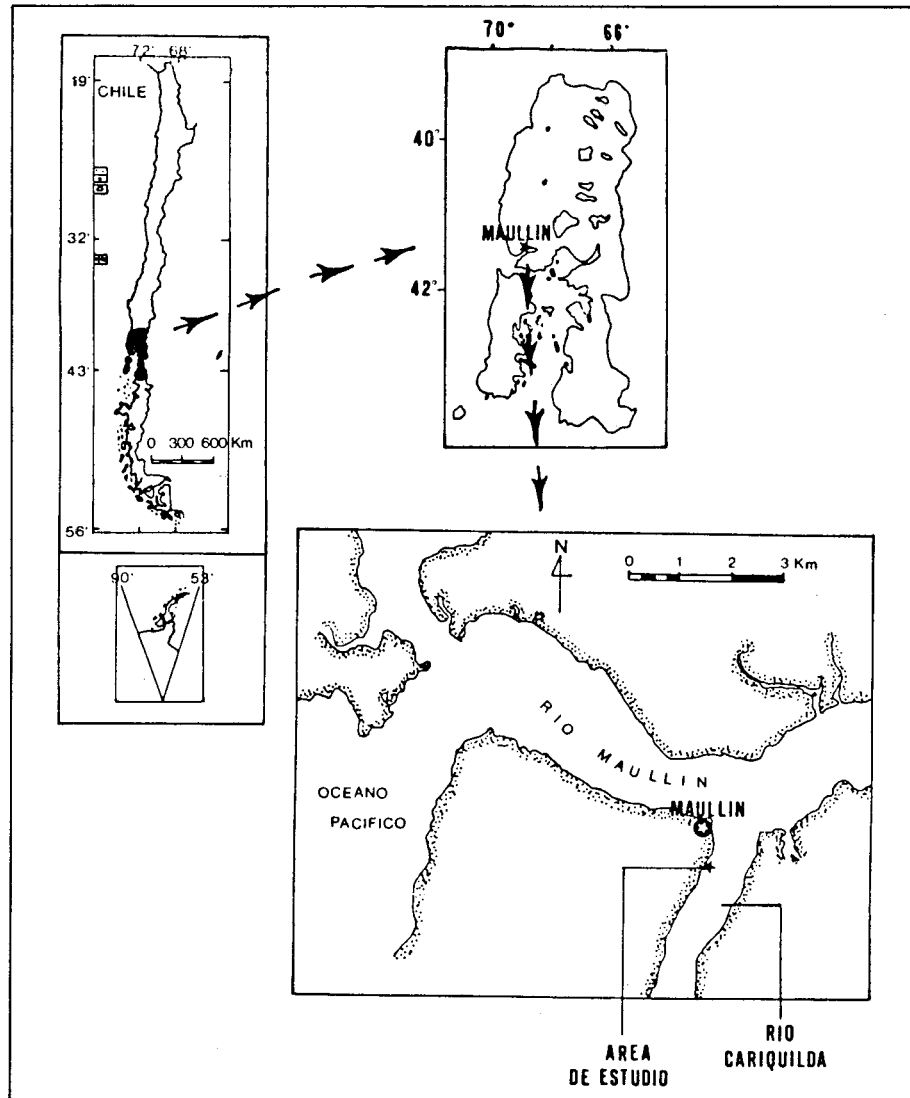


Fig. 1: Area de estudio en el río Cariquilda, Maullín, X Región, Chile.
Area of study in Cariquilda river, Maullín, Xth Región, Chile.

Metodología

Fenología

Para el estudio de las fenofases se obtuvieron muestras de cultivos submareales de las siguientes procedencias:

Sistema de cultivo	Procedencia
Cuerdas suspendidas	Coquimbo
Cuerdas suspendidas	Lenga-Talcahuano
Cuerdas suspendidas	Niebla
Cuerdas suspendidas	Chiloé-Quempillén
Cuerdas suspendidas	Maullín
Mangas de polietileno	Maullín

Además de éstas, se obtuvieron plantas de poblaciones naturales de la zona intermareal creciendo sobre sustrato rocoso.

La cuantificación se realizó con el 10% de la biomasa cosechada en 1 m² con 5 repeticiones, logrando con ello una equivalencia de las muestras analizadas en las diferentes condiciones experimentales. Aquí se contó el número total de talos y de ellos se tomó el 10% para los controles fenológicos. Así se diferenciaron con ayuda de cortes histológicos talos vegetativos, cistocárpicos, masculinos y tetraspóricos; el grosor de ellos fluctuó entre 20 y 24 μm , siendo montados en preparaciones semi-permanentes con Karo Syrup al 60% (Abbott & Hollenberg 1976). Estas preparaciones se encuentran depositadas en la sala de colección del herbario del Instituto de Botánica (VALD 1-200) de la Universidad Austral de Chile. Las observaciones se realizaron con ayuda de un estereomicroscopio Olympus y microscopio Zeiss con cámaras fotográficas.

Las muestras fueron lavadas con agua de mar estéril, y luego para el cultivo se utilizaron talos vegetativos, cistocárpicos y tetraspóricos de las diferentes procedencias. Las condiciones de cultivo fueron: Temperatura: $14 \pm 2^\circ\text{C}$.

Fotoperíodo: 16:8.

Densidad de flujo fotónico: $36 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Medio de cultivo: Provasoli (McLachlan 1973)

El medio de cultivo se renovó cada 10 días.

Talos procedentes de Concepción (Tubul), Niebla, Puerto Montt (Metri), Maullín

y Chiloé (Quempillén) vegetativos, y Niebla, cistocárpicos, se controlaron a:

Temperatura: $21 \pm 2^\circ\text{C}$

Foto período: 16:8

Densidad de flujo fotónico: $20-24 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

El medio se renovó cada 7 días.

En todos los sistemas experimentales las muestras fueron tomadas al azar.

RESULTADOS

Fenología

a) Cultivo de *Gracilaria* usando cuerdas suspendidas

La población de Quempillén mostró talos inmaduros o sin diferenciación de estructuras reproductivas en valores cercanos a 40-60%. El resto de la población fue predominantemente tetraspórica, siendo fértiles entre enero y mayo. Hacia julio la producción de tetrásporas cesó, la mayor parte de la población permaneció vegetativa. La representación de fases sexuales en esta población es mínima (2-4%) y los gametofitos fértiles, masculinos o femeninos, aparecen sólo ocasionalmente (Fig. 2).

La población de Niebla presentó los mayores porcentajes de talos fértiles (100% en octubre). Esta población se mostró predominantemente tetraspórica con valores entre 20-80%. La fase masculina se presentó entre octubre y diciembre con valores cercanos a 20-40%, mientras que la cistocárpica sólo en noviembre (Fig. 2).

La población de Maullín presentó talos vegetativos durante todo el año, excepto diciembre, con valores que fluctuaron entre 20-100%. En el resto de la población predominó la fase tetraspórica, con porcentajes cercanos al 80%. Las fases sexuales fértiles se encontraron hacia los meses de verano, no sobrepasando el 20% de incidencia (Fig. 2).

En las muestras procedentes de la población de Coquimbo se observaron talos sin diferenciación de estructuras reproductivas durante todo el año, en valores que fluctuaron entre 30 y 100%. En la población restante predominó la fase tetraspórica, 20-40%. La diferenciación de es-

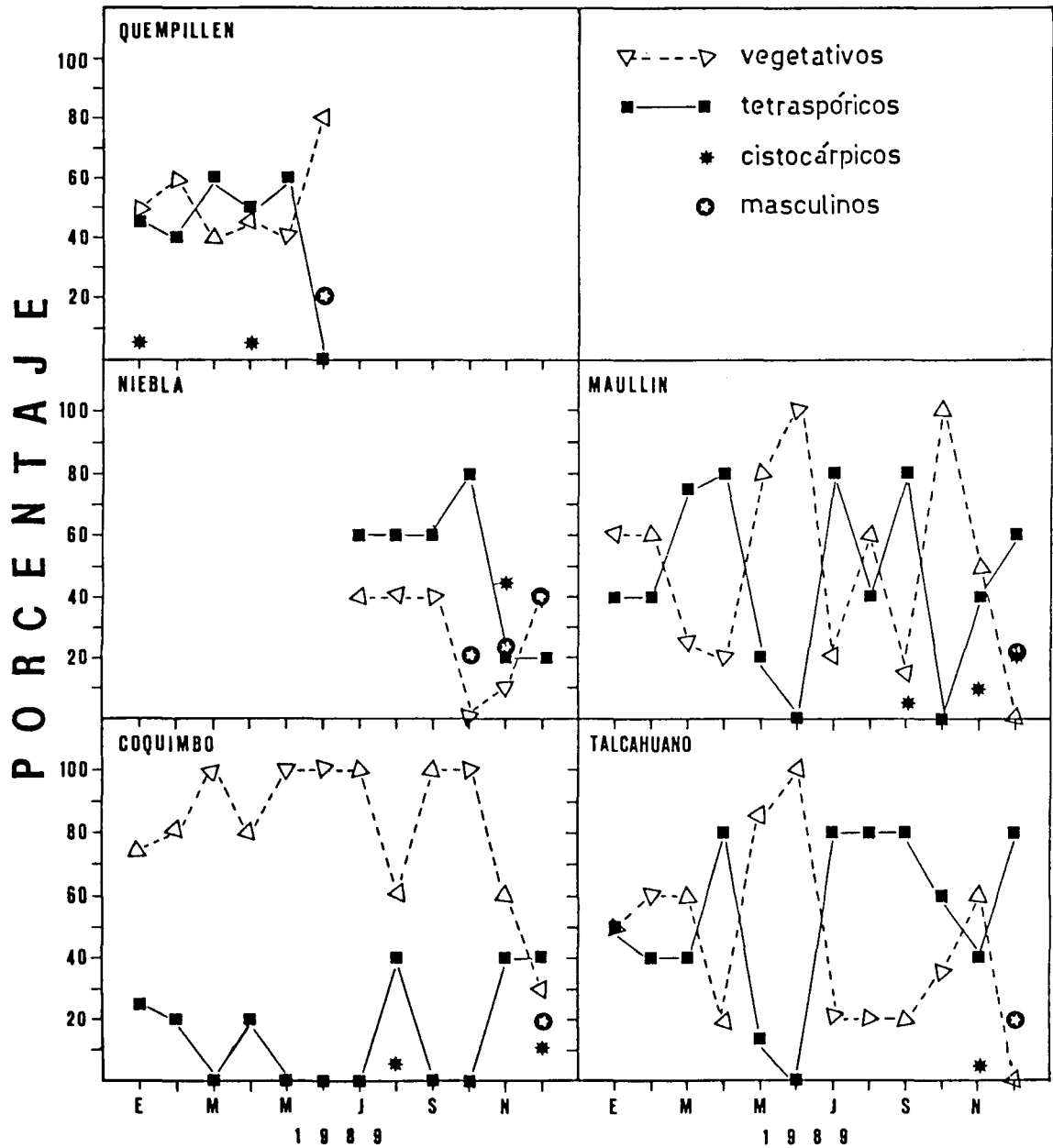


Fig. 2: Porcentajes de las diferentes fenofases del alga de distinta procedencia cultivada en cuerdas suspendidas.

Percentage of the different phenophases of the algae from distinct origins cultured in suspended twines.

estructuras sexuales masculinas y femeninas fue mínima, siendo inferior a 20% (Fig. 2).

En las algas procedentes de la población de Talcahuano se presentaron talos tetraspóricos durante la mayor parte del año, 10% como mínimo y 80% como máximo. En esta población se encontró diferenciación de estructuras sexuales masculinas y femeninas en los meses de noviembre y diciembre en bajos porcentajes.

Durante todo el año, excepto diciembre, se pudo observar parte de esta población vegetativa sin maduración de estructuras reproductivas (Fig. 2).

b) Cultivo de *Gracilaria* usando mangas de polietileno

La población cultivada sobre el fondo con mangas de polietileno presentó durante

todo el año talos vegetativos, sin maduración de estructuras reproductivas, alcanzando una representación de talos vegetativos que variaron de 10% en enero a un máximo cercano al 100% en abril, agosto y octubre. La fase tetraspórica es la fase reproductiva predominante, encontrándose ausente sólo en mayo. Sólo se observó la presencia de la fase sexual femenina en porcentajes mínimos (inferiores al 10%); la fase masculina estuvo ausente (Fig. 3).

c) Población intermareal

La presencia de las diferentes fases del ciclo de vida en las plantas del intermareal fue irregular en el tiempo (Fig. 4). Se encontraron las tres fases reproductivas. En febrero y marzo esta población se presentó vegetativa en valores cercanos a 40-50%. Hacia otoño estos valores disminuyeron, manteniéndose en porcentajes inferiores a 20% durante el resto del año. La presencia de tetrasporangios se mostró baja durante el primer semestre; sin embargo, desde julio en adelante se observó un incremento de éstos, llegando a un

máximo cercano a 80% en agosto. Las fases sexuales femeninas y masculinas se encontraron representadas durante todo el año, excepto en agosto, en que la segunda estuvo ausente. Los porcentajes en que se encontraban estas fases fluctuaron entre valores cercanos al 10-40% y 10-50%, respectivamente.

Con las condiciones de $14 \pm 2^{\circ}\text{C}$, $16:8$ fotoperíodo y $36 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, el ciclo de vida de *Gracilaria chilensis* se completó en alrededor de seis meses en las procedencias de Niebla, Maullín y Chiloé (Quemillén). El cultivo se inició con trozos tetraspóricos, produciéndose la liberación de esporas, por lo general al primer día, y germinando ellas en la primera semana. A las doce semanas en los gametofitos masculinos se observaron soros de espermatangios en la superficie del talo. Aproximadamente a los cinco meses de iniciado el cultivo se obtuvieron cistocarpos maduros, que liberaron carpósporas al medio. Una vez asentadas estas carpósporas, germinaron durante la primera semana, reiniciándose el ciclo de vida con la formación de tetrasporofitos. Con las pro-

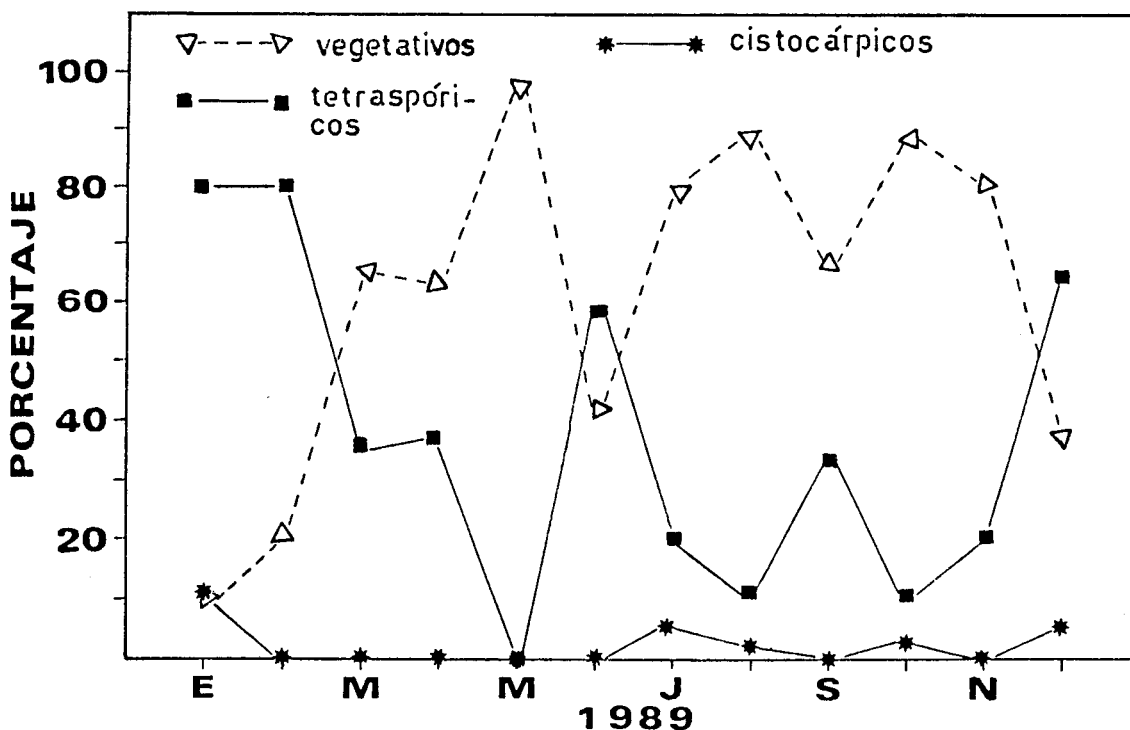


Fig. 3: Porcentaje de las diferentes fenofases del alga de Maullín, cultivada en mangas de polietileno. Percentage of the different phenophases of the algae from Maullín, cultured in polyethylene bags.

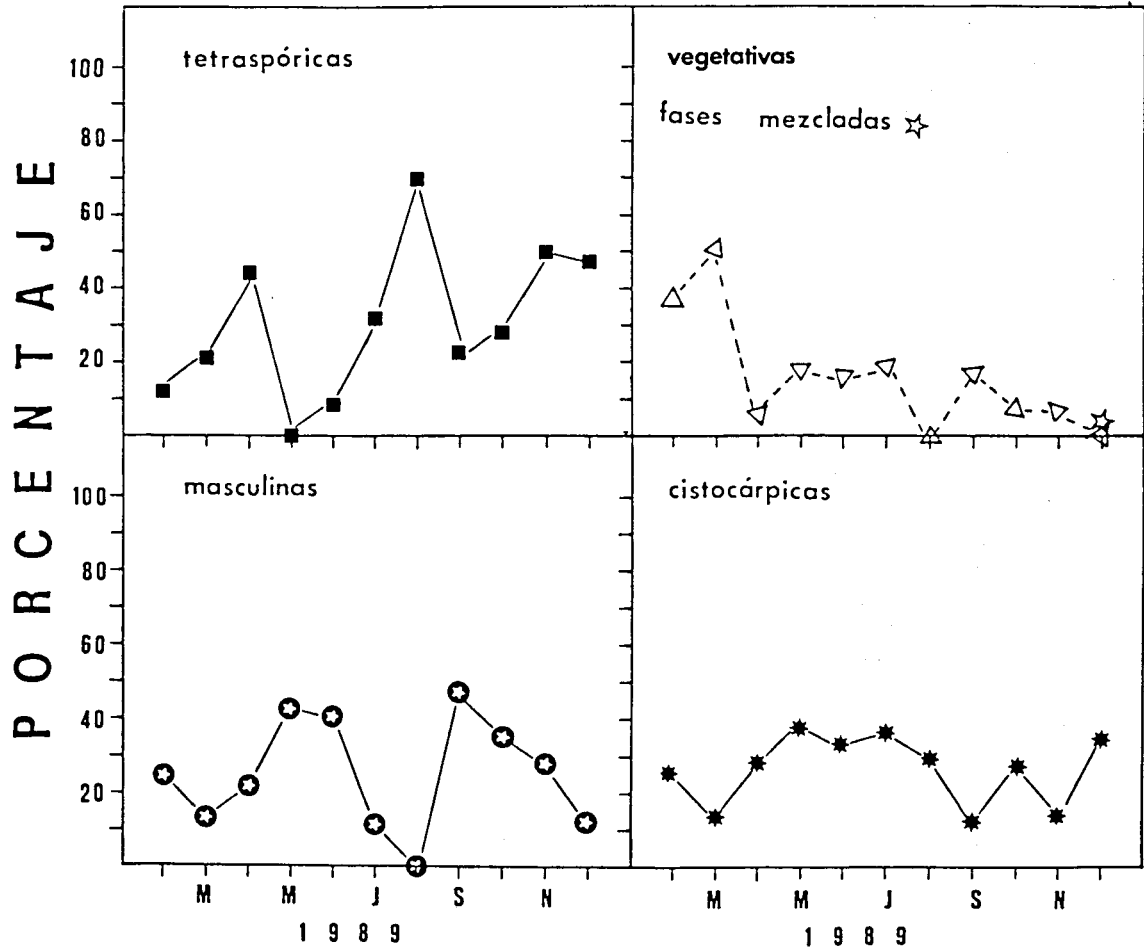


Fig. 4: Porcentaje de las diferentes fenofases de las plantas presentes en la zona intermareal.
Percentage of the different phenophases of the plants present in the intertidal zone.

cedencias de Coquimbo y Talcahuano (Lenga) no se desarrollaron etapas posteriores luego de la germinación de tetrásporas (Tabla 1).

TABLA 1

Formación de gametofitos masculinos y carposporofitos a partir de la germinación de tetrásporas cultivadas a $14 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ y a $36 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
Formation of male gametophytes and carposporophytes from germination of cultured tetraspores at $14 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ and $36 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Procedencia	Gametofitos ♂	Carposporofitos
Quempillén	+	+
Maullín	+	+
Niebla	+	+
Talcahuano	-	-
Coquimbo	-	-

En talos vegetativos de Maullín, Chiloé (Quempillén) y Niebla se formaron gametangios masculinos luego de 2 semanas, mientras que tetrasporangios se formaron en todas las procedencias (excepto Coquimbo) después de 3 meses. Aunque sólo se desarrollaron cistocarpos en talos procedentes de Niebla, éstos lo hicieron durante todo el período de estudio (Tabla 2).

En talos tetraspóricos procedentes de Chiloé (Quempillén), Niebla y Maullín se formaron, además, gametangios masculinos, obteniéndose individuos con ambas fases mezcladas (tetrasporofitos-gametofitos masculinos), luego de 10 semanas (Tabla 2).

Bajo condiciones de temperatura $21 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ de fotoperíodo y $20-24 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de densidad de flujo fotónico,

TABLA 2

Formación de las diferentes estructuras reproductivas en trozos inicialmente vegetativos cultivados a $14 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ y a $36 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
 Formation of the different reproductive structures in pieces originally vegetative cultured at $14 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ and $36 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Procedencia	Gametangio ♂	Cistocarpos	Tetrasporangio	Fases mezcladas
Quempillén	+	-	+	⊕ - ♂
Maullín	+	-	+	⊕ - ♂
Niebla	+	+	+	⊕ - ♂
Talcahuano	-	-	+	-
Coquimbo	-	-	-	-

se observó que los talos procedentes de Tubul (Concepción), Niebla Metri (Puerto Montt), Maullín y Chiloé (Quempillén), luego de formar tetrasporangios, desarrollaron ramificaciones con gametangios masculinos, y en algunos casos, como Niebla, Maullín y Metri, también cistocarpos, es decir las tres fases mezcladas en un mismo individuo (Figs. 5a, 5b, Tabla 3). Los talos utilizados corresponden a plantas vegetativas y, en el caso de Niebla, a talos cistocárpicos.

DISCUSION

El ciclo de vida en el alga cultivada en el submareal se caracterizó por la pre-

sencia de una o dos fases con una desproporcionada relación entre las distintas fenofases; así, la fase tetrasporofítica se presentó en porcentajes muy superiores sobre la fase gametofítica. Esta situación ha sido descrita también para otras algas rojas perennes, como es el caso de *Iridaea cordata* (Hansen & Doyle 1976) y *Gelidium cartilagineum* (Johnstone & Feeney 1944). Estos autores proponen que existiría una ventaja inherente de la fase diploide sobre la haploide (Hansen & Doyle 1976) o bien a una alta mortalidad de tetrásporas (Johnstone & Feeney 1944). Por otro lado, Matheson & Burns (1975) y Norall *et al.* (1981) postulan el requerimiento de un microhábitat específico para cada fase reproductiva. Así



Fig. 5a: Talo de *Gracilaria* con rama cistocárpica (1) y rama con tetrasporangios y gametangios masculinos (2).

Thallus of *Gracilaria* with cystocarpic branch (1) and branch with tetrasporangium and male gametangium (2).



Fig. 5b: Talo de *Gracilaria* portador de cistocarpo (1), tetrasporangios y gametangios masculinos (2).
 Thallus of *Gracilaria* bearing cystocarp (1), tetrasporangium and male gametangium (2).

TABLA 3

Formación de estructuras reproductivas en trozos de plantas inicialmente vegetativos de Quempillén (Chiloé), Maullín, Metri (Puerto Montt) y Tubul (Concepción) y cistocárpicas de Niebla. A $21 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ y $20-24 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Formation of reproductive structures fragments of initially vegetative plants from Quempillén (Chiloé), Maullín, Metri (Puerto Montt) and Tubul (Concepción) and cystocarpic plants from Niebla. A $21 \pm 2^\circ\text{C}$, $16:8$ y $20-24 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Procedencia	Tetrasporangio	Fases mezcladas
Quempillén	+	⊕ - ♂
Maullín	+	⊕ - ♂ - ♀
Niebla	+	⊕ - ♂ - ♀
Puerto Montt (Metri)	+	⊕ - ♂ - ♀
Tubul (Concepción)	+	⊕ - ♂
Cistocárpicas		
Estériles		

es como los resultados del cultivo suspendido y en los del fondo predominaron algas tetraspóricas y vegetativas, existiendo diferencias en cuanto a la proporción en que se encuentran las distintas fenofases en el tiempo. En ambos casos se observa la presencia de una baja proporción de talos cistocárpicas, y en el cultivo suspendido de las cuerdas, talos con espermatangios. Esta situación podría estar relacionada con las características del microhábitat como lo es la ubicación de los cultivos en la columna de agua, y como consecuencia el efecto de sombreado de los talos. Podría ser también un factor diferencial la intensidad de la corriente, temperatura y el efecto del sustrato. Otro factor que se debe considerar es el efecto causado por la cosecha del alga, ya que ésta en el cultivo suspendido es cosechada mensualmente, mientras que el alga cultivada en el fondo lo fue cada 3 meses. Otro factor sin duda importante de considerar en este comportamiento diferente de los cultivos suspendidos es la procedencia de las algas. Estos talos son de Coquimbo, Lengua-Talcahuano, Niebla, Maullín y Quempillén-Chiloé. No existen antecedentes en la literatura de cómo la fenología puede cambiar latitudinalmente, ni menos de cuáles son las posibles expli-

caciones de ello. Esto mismo es válido para un ambiente como el del río Cariquilda, que, a pesar de que las condiciones abióticas son iguales, el comportamiento de las algas es diferente.

En la población de *G. chilensis* del intermareal se encuentran bien representadas las 3 fases reproductivas. También aquí existen diferencias en el patrón de abundancia de cada una de ellas en el tiempo. En la mayoría de las especies perennes de las algas rojas, la fase esporofítica domina la gametangial (Hoyle 1978), ya que podría haber un desarrollo de tetrasporofitos a partir de tetrásporas por apomeiosis (Hansen & Doyle 1976). Sin embargo, en esta población esta situación se observó sólo en agosto y noviembre, ya que el resto del año las plantas gametofíticas tuvieron una mayor incidencia. Probablemente existe una alta producción de carpósporas. Sin embargo, las plantas tetraspóricas no sobreviven largo tiempo en esta zona, siendo al parecer las plantas masculinas y cistocárpicas las que mejor se adaptarían a las fluctuantes condiciones del medio causadas por las diferencias de marea. La relación 1:1 entre plantas masculinas y cistocárpicas sólo se encontró en febrero y marzo. El resto del año, por lo general, los gametofitos masculinos fue-

ron más abundantes. Esta situación podría estar relacionada con un crecimiento más rápido de plantas masculinas sobre las femeninas (Hoyle 1978) y, además, por la dificultad para reconocer las plantas femeninas en ausencia de cistocarpo. También la mayor proporción de una u otra fase reproductiva en los distintos meses podría deberse a que el desarrollo y maduración de las estructuras reproductivas se ha iniciado a distinto tiempo, lo que implica probablemente estudios de más largo plazo.

Al comparar las dos poblaciones estudiadas se puede decir que el crecimiento de la población submareal en el área experimental del río Cariquilda es, principalmente, por un proceso vegetativo. La presencia de plantas sexuales en el intermareal podría indicar que *Gracilaria* sólo utiliza sus plantas gametofíticas durante procesos de colonización de nuevas áreas de sustrato estable. También podría considerarse que en el intermareal las mayores

temperaturas y desecación, principalmente, causarían diferencias en la presión osmótica con la consiguiente liberación y germinación de esporas.

En la zona intermareal, además de las fases descritas, se encontraron plantas que presentaban fases mezcladas de tetrasporangios y cistocarpos, en bajo porcentaje.

En condiciones de laboratorio, *G. chilensis* presentó un ciclo de vida trifásico del tipo *Polyshiponia* (Ogata *et al.* 1972). Sin embargo, también se presentaron las anomalías descritas por Oliveira & Plastino (1984) en algas del mismo género, Plastino & Oliveira (1988) en *Gracilaria* sp. y Möller & Westermeier (1988) en *G. chilensis*, entre otros. La presencia de fases mezcladas también se observó en terreno, encontrándose tetrasporangios y cistocarpos en la misma planta, probablemente debido a la germinación de carpósporas sobre el tetrasporofito (Plastino & Oliveira, 1988).

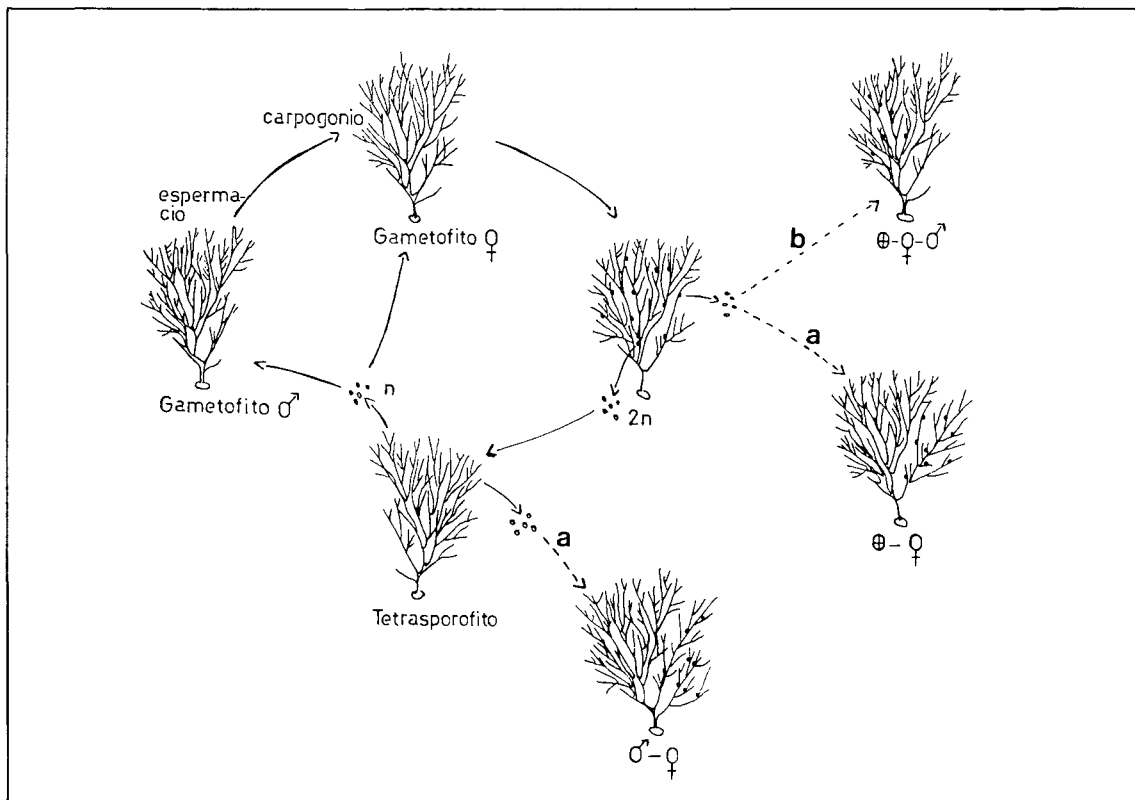


Fig. 6: Ciclo de vida de *Gracilaria chilensis* encontrado en terreno y laboratorio. Las líneas discontinuas representan las desviaciones del ciclo de vida normal, a terreno, b laboratorio.

Life cycle of *Gracilaria chilensis* found in the field and laboratory. The discontinuous lines represent deviation from the normal life cycle, a field, b laboratory.

Al comparar la formación de fases mezcladas en las dos condiciones de cultivo de laboratorio se observó que a 21°C se encontraron ramas portadoras de gametangios masculinos y en algunos casos se registró formación de cistocarpos en la misma planta; en cambio a 14°C se desarrollaron estructuras masculinas y tetraspóricas. Probablemente la mayor temperatura induciría la formación y maduración de las 3 estructuras reproductivas, mientras que a 14°C madurarían sólo las masculinas y tetraspóricas, o bien que los cistocarpos requieren de más tiempo en ser visibles en estas fases mezcladas. Se postula también un desarrollo directo del contenido tetrasporangial en una estructura masculina o femenina (Cabioch 1972). Van der Meer (1977) y Van der Meer & Todd (1977) hablan de una recombinación mitótica en alta frecuencia, lo que permitiría la formación de partes gametofíticas, pero diploides. Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo no dan suficiente evidencia para pensar que esta situación podría presentarse en este caso, ya que para ello se requiere de observaciones citológicas que permitan establecer la dotación cromosómica de cada una de las fenofases implicadas en una planta con fases mezcladas.

De acuerdo a los resultados obtenidos se resume el ciclo de vida de *Gracilaria* encontrado en este trabajo (Fig. 6), el cual es diferente al descrito por Ogata *et al.* (1972).

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado gracias al apoyo otorgado por la Fundación Volkswagen, a la DFG y GTZ y al DAAD de Alemania Federal, como también al proyecto de Repoblamiento y Capacitación de *Gracilaria* financiado por la Intendencia Regional de la X Región, y al proyecto DIDUACH S-89-28. Agradecemos a los revisores anónimos y al Dr. B. Santelices, por sus valiosas y oportunas sugerencias.

LITERATURA CITADA

- ABBOTT IA & J HOLLENBERG (1976) Marine Algae of California. Stanford University Press, Stanford CA, 827 pp.
- BIRD C, J McLACHLAN & E OLIVEIRA (1987) *Gracilaria chilensis* sp. nov. (Rhodophyta, Gigartinales), from Pacific. South America. Canadian Journal of Botany 64: 2928-2934.
- CABIOCH J (1972) Un nouveau cas d'anomalie du cycle des Gigartinales (Algues Floridées). CR Acad. Sc. Paris, ser D 275: 1979-1981.
- HANSEN JE & WT DOYLE (1976) Ecology and natural history of *Iridaea cordata* (Rhodophyta, Gigartineae): Populations structure. Journal Phycology 12: 273-278.
- HOYLE MD (1978) Reproductive phenology and growth rates in two species of *Gracilaria* from Hawaii. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 35: 273-283.
- JOHNSTONE GR & FL FEENEY (1944) Periodicity of *Gelidium cartilagineum*, a perennial red alga. American Journal of Botany 31: 25-29.
- MATHIESON AC & RL BURNS (1975) Ecological studies of economic red algae. V. Growth and reproduction of natural and harvested populations of *Chondrus crispus* Stackhouse in New Hampshire. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 17: 137-156.
- McLACHLAN J (1973) Growth media-marine. In: Handbook of phycological methods culture and growth measurement. (Stein, JR ed.), pp. 25-51. Cambridge Univ. Press, London.
- MOLLER P & R WESTERMEIER (1988) Cultivo de *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta, Gigartineae) en condiciones de laboratorio. Gayana Botánica 45: 305-308.
- NORALL T, A MATHIESON & L KILAR (1981) Reproductive ecology of four subtidal red algae. Journal Experimental Marine Biology and Ecology 54: 119-136.
- OGATA E, T MATHIESON & H NAKAMURA (1972) The life cycle of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyceae, Gigartinales) *in vitro*. Phycologia 11: 75-85.
- OLIVEIRA E & E PLASTINO (1984) The life history of some species of *Gracilaria* (Rhodophyta) from Brazil. Japanese Journal Phycology 32: 203-208.
- PENNIMAN CA, AC MATHIESON & CE PENNIMAN (1986) Reproductive phenology and growth of *Gracilaria tikvahiae* McLachlan (Gigartinales, Rhodophyta) in the Great Bay Estuary, New Hampshire. Botánica Marina 29: 147-154.
- PLASTINO E & E OLIVEIRA (1988) Deviation in the life history of *Gracilaria* sp. (Rhodophyta, Gigartinales), from Coquimbo, Chile, under different culture conditions. Hydrobiologia 164: 67-74.
- ROMO H & K ALVEAL (1979) Estudios poblaciones en la pradera de *Gracilaria verrucosa* (Hudson). Papenfuss de Isla de los Reyes. Bahía de Concepción. Ciencia y Tecnología del Mar, CONA 4: 15-26.
- TRONO CJ & R AZANZA-CORRALES (1981) The seasonal variation in the biomass and reproductive states of *Gracilaria* in Manila Bay. Xth International Seaweed Symposium 743-748.
- VAN DER MEER J (1977) Genetics of *Gracilaria* sp. (Rhodophyceae, Gigartinales) II. The life history and genetic implications of cytokinetic failure during tetraspore formation. Phycologia 16: 367-371.
- VAN DER MEER J & E TODD (1977) Genetics of *Gracilaria* sp. (Rhodophyceae, Gigartinales). IV. Mitotic recombination and its relationship to mixed phases in the life history. Canadian Journal Botany 55: 2810-2817.
- WESTERMEIER R, L STEUBING, P RIVERA & H WENZEL (1984) *Gracilaria verrucosa* (Hudson). Papenfuss en la X Región (Maullín y Quenuir, Provincia Llanquihue), Chile. Memorias Asociación Latinoamericana Acuicultura 5: 419-430.