

ULL

Universidad
de La Laguna



Facultad de Ciencias
Sección de Biología

Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal

Morfología vegetativa y reproductora de
Taonia atomaria (Dictyotales, Phaeophyceae)
en las islas Canarias

Vegetative and reproductive morphology of
Taonia atomaria (Dictyotales, Phaeophyceae)
in the Canary Islands

Trabajo Fin de Grado

Raquel Sánchez Almeida

Grado en Biología

Julio 2016

SOLICITUD DE DEFENSA Y EVALUACIÓN TRABAJO FIN DE GRADO Curso Académico: 2015/2016	ENTRADA Fecha: Núm:
--	-------------------------------

Datos Personales



Nº DNI o pasaporte:35478514w	Nombre y Apellidos:Raquel Sánchez Almeida
Teléfono:626275874	Dirección de correo electrónico:rachelschez@gmail.com

SOLICITA la defensa y evaluación del Trabajo Fin de Grado

TÍTULO

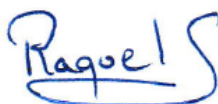
Morfología vegetativa y reproductora de <i>Taonia atomaria</i> (Dictyotales, Phaeophyceae) en las islas Canarias
--

Autorización para su depósito, defensa y evaluación

Dña. Marta Sansón Acedo	
Profesor/a del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal	
y D. Julio Afonso Carrillo	
Profesor/a del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal	
autorizan al solicitante a presentar la Memoria del Trabajo Fin de Grado	
Fdo.:  Marta Sansón Acedo	Fdo.:  Julio Afonso Carrillo

La Laguna, a 08 de Junio de 2016

Firma del interesado/a



SR/A. PRESIDENTE DE LA COMISIÓN DE GRADO DE LA FACULTAD DE BIOLOGÍA

Documentación a adjuntar:

- Un ejemplar en formato electrónico de la Memoria conforme a las normas de presentación establecidas en el Anexo I del Reglamento para la elaboración y defensa del TFG.
- Informe-evaluación de los tutores en sobre cerrado y firmado.

ÍNDICE

Introducción	1
Material y métodos	5
Resultados	9
Hábitat	12
Hábito	12
Morfología vegetativa	12
Morfología reproductora	15
Discusión	22
Conclusiones	24
Conclusions	25
Referencias	27

Resumen

En este estudio, se estudiaron numerosos talos del feófito *Taonia atomaria* con el fin de aportar una descripción detallada de su morfología vegetativa y reproductora. Se realizó una amplia revisión bibliográfica para reunir la información actualmente disponible del género y la especie. La mayor parte de los especímenes estudiados fueron recolectados de febrero a mayo de 2014 en varias localidades de las islas Canarias, y se examinó todo el material depositado en el herbario TFC. Se incluyen datos biométricos de los principales caracteres vegetativos y reproductores estudiados, así como fotografías y dibujos originales. Entre los especímenes fértiles examinados, se describen los caracteres diagnósticos tanto de los esporófitos como de los gametófitos masculinos y femeninos. La morfología de los especímenes de Canarias está de acuerdo con los estudios previos de *T. atomaria* en el océano Atlántico. Se incluye información adicional sobre el hábitat, distribución e importancia de *T. atomaria* en las comunidades de las costas rocosas de Canarias, y se discute la información sobre las seis especies actualmente aceptadas en el género. Las especies de *Taonia* presentan caracteres morfológicos muy similares, y son necesarios más estudios para aclarar definitivamente la taxonomía de este género.

Palabras clave: Dictyotales, Islas Canarias, morfología, *Taonia atomaria*, Phaeophyceae.

Abstract

In this study, numerous thalli of the phaeophycean *Taonia atomaria* have been studied to describe in detail its vegetative and reproductive morphology. A comprehensive literature revision was fulfilled to summarize the current information about the genus and species. Most of the studied specimens were collected from February to May 2014 in several localities of the Canary Islands, and all the available material deposited in TFC herbarium was examined. An extensive biometric study of the main vegetative and reproductive characters as well as original photographs and drawings are included to support the descriptions. Among fertile specimens, the diagnostic characters of sporophytes, male and female gametophytes are described. The morphology of Canarian specimens agrees with previous studies of *T. atomaria* in the Atlantic Ocean. Additional information about the habitat, distribution and significance of *T. atomaria* in rocky coastal communities of the Canary Islands is included. Data about the six species of *Taonia* currently accepted are discussed. These species are morphologically very similar, and more studies are necessary to finally clarify the taxonomy of this genus.

Key words: Dictyotales, Canary Islands, morphology, *Taonia atomaria*, Phaeophyceae

Introducción

Las algas pardas (Reino Chromista, Filo Ochrophyta, Clase Phaeophyceae) son un conjunto de organismos marinos interesantes desde el punto de vista ecológico y económico (Chapman & Chapman, 1980), en el que se incluyen especies estructurantes o ingenieras de algunos ecosistemas, especialmente en hábitats someros rocosos de regiones templadas y frías, donde dominan los macrófitos de los órdenes Laminariales y Fucales, entre los que se encuentran los grandes macrófitos comúnmente conocidos como quelpos (Dayton, 1985; Schiel & Foster, 1986). Actualmente, se aceptan algo más de 2000 especies en esta clase, reunidas en 18 órdenes (Silberfeld et al., 2014), destacando Ectocarpales (768 especies), Fucales (590 especies), Dictyotales (276 especies) y Laminariales (148 especies), que en conjunto agrupan más del 85% de las feofíceas (Guiry & Guiry, 2016).

El orden Dictyotales agrupa algas pardas caracterizadas por presentar talos erectos o postrados, aplanados, dicótomamente ramificados o flabelados, frecuentemente desflecados, con sistema de fijación rizoidal, crecimiento apical por una sola célula o por una fila de células marginales, organización parenquimatoso, pelos de feofíceas dispuestos en grupos o líneas concéntricas, y células con feoplastos discoides sin pirenoides (Womersley, 1987; De Clerck et al., 2006). Presentan un ciclo de vida diplohaplófasico isomórfico con gametófitos monoicos o dioicos (poco frecuentes e incluso desconocidos para algunos géneros) con reproducción oogámica y esporófitos dominantes en las poblaciones naturales (Gaillard, 1972; Womersley, 1987; Phillips, 1988; De Clerck et al., 2006; Bittner et al., 2008).

Los representantes de Dictyotales se encuentran distribuidos por todos los océanos, pero destacan en las aguas tropicales y subtropicales, donde especies de los géneros *Dictyota* Lamouroux, *Lobophora* J. Agardh, *Padina* Adanson, *Styopodium* Kützing o *Zonaria* C. Agardh pueden llegar a ser elementos característicos o dominantes del fitobentos (Ballesteros, 1993; Díaz-Pulido & Garzón-Ferreira, 2002; De Clerck et al., 2006; Bittner et al., 2008; Sansón et al., 2009; Sangil et al., 2011). Actualmente, en este orden se acepta una única familia (Dictyotaceae) con 21 géneros (Silberfeld et al., 2014), de los cuales 10 se encuentran presentes en Canarias, con un total de 28 especies (Prud'homme van Reine, 1998; Afonso-Carrillo & Sansón, 1999; Haroun et al., 2002; Gil-Rodríguez et al., 2003; Tronholm et al., 2013; Sarabia Hierro, 2014; Álvarez Canali, 2015).

El género *Taonia* J. Agardh (1848) se caracteriza por sus talos erectos, de acintados a flabelados, fuertemente lacerados, fijos al sustrato por un disco de naturaleza rizoidal. El crecimiento se realiza por una hilera de células situadas en los márgenes del talo. La superficie de los talos muestra bandas transversales muy patentes, que se corresponden con filamentos hialinos denominados pelos de feofíceas, que surgen en ambas caras del talo (**Fig. 1**). La estructura es parenquimatosa generalmente con una capa de pequeñas células corticales con abundantes feoplastos y 2-6 capas de grandes células medulares de contenido hialino, dispuestas en filas regulares o irregulares. Los esporófitos forman esporangios distribuidos de forma difusa por todo el talo, reunidos en soros irregulares o formando bandas concéntricas adyacentes a las líneas de pelos, sin indusio ni paráfisis, originando cuatro esporas. Los gametófitos masculinos presentan anteridios pedicelados reunidos en soros irregulares, dispersos en ambas superficies del talo y delimitados por 1-2 hileras de células estériles. Los gametófitos femeninos presentan oogonios en solitario o, más a menudo, reunidos en pequeños grupos, más pequeños que los esporangios (Hamel, 1939).

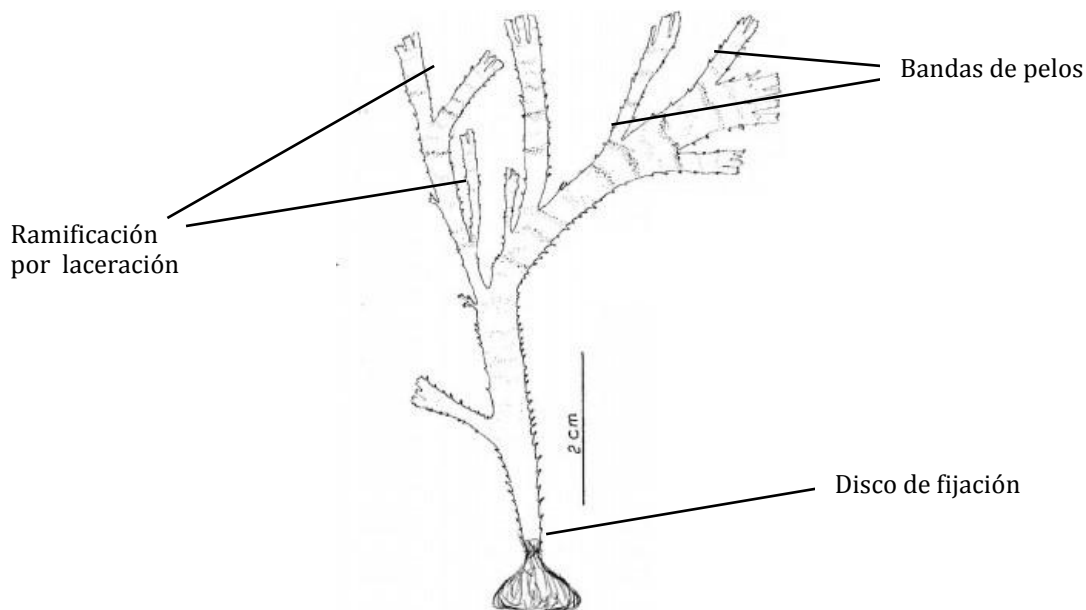


Figura 1. Aspecto general de un ejemplar de *Taonia*, en el que se pueden distinguir los caracteres morfológicos que lo caracterizan.

En la actualidad, *Taonia* está representado por 6 especies: *T. abbottiana* Littler & Littler (2004), *T. atomaria* (Woodward) J. Agardh (1848), *T. australasica* J. Agardh (1894), *T. lacheana* Cormaci, G. Furnari & Pizzuto (Cormaci et al., 1994), *T. lennebackerae* J. Agardh (1894) y *T. pseudociliata* (Lamouroux) Nizamuddin & Godeh (1993). Estas especies se

encuentran repartidas por aguas templadas, cálidas y tropicales de todos los océanos siendo *T. atomaria* la especie tipo del género. Se trata de la especie que ha sido más ampliamente documentada, conocida en el Mediterráneo y las costas atlánticas próximas (Guiry & Guiry, 2016) (**Fig. 2**).

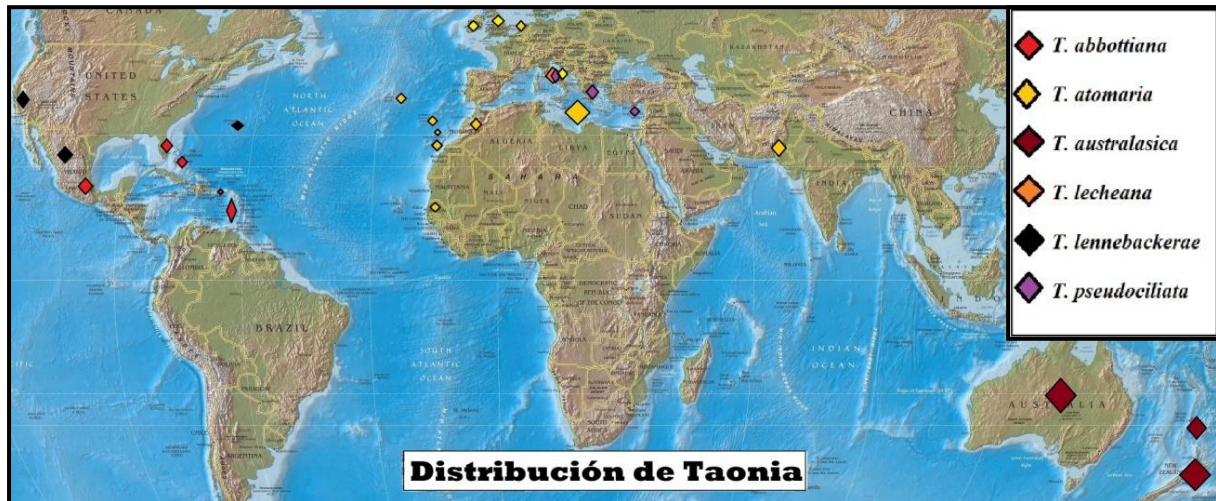


Figura 2. Distribución mundial del género *Taonia*. Basado en información disponible en la base de datos AlgaeBase (Guiry & Guiry, 2016).

Las especies de *Taonia* viven siempre sumergidas, creciendo en charcos del eulitoral hasta más de 50 m de profundidad, sobre rocas o fragmentos de corales en fondos de arena o en sustratos sólidos (Littler & Littler, 2004).

Las especies han sido caracterizadas principalmente por su hábitat y su morfología, siendo el hábito, el grosor del talo, la forma del margen, la estructura del córtex y de la médula, la disposición y el número de células pie en los esporangios, los caracteres más importantes con valor diagnóstico (**Tabla 1**).

Tabla 1. Principales características morfológicas utilizadas para la identificación de las especies del género *Taonia*. Basado en Littler & Littler (2004).

Características	Variación
Hábito	
Aspecto general	Flabelado, pseudodicótomo
Grosor (basal) máximo del talo	De 110 a 400 μm
Margen del talo	Entero, dentado
Estratos	
celulares	
Número de estratos	De 4 a 8
Diferenciación córtex-médula	Diferentes, similares
Esporangios	
Disposición	Externos, parcialmente hundidos
Número de células pie	De 0 a 3

Como ocurre con muchos otros representantes de Dictyotaceae, las especies de *Taonia* han resultado ser macroalgas con un gran interés debido a la elevada diversidad de metabolitos secundarios que producen, entre ellos algunos terpenoides bioactivos de gran complejidad estructural (Ishitsuka et al., 1990; De Rosa et al., 1994; Abatis et al., 2005; Tziveleka et al., 2005; De Paula et al., 2011). Estos compuestos no solo proporcionan una gran ventaja ecológica al ser fuertemente ictiotóxicas, disminuyendo la presión de los herbívoros sobre ellas y favoreciendo su supervivencia en los ecosistemas litorales (De Paula et al., 2011), sino que también se convierten en una herramienta útil y complementaria desde el punto de vista taxonómico, ya que permiten la diferenciación entre algunas especies.

En Canarias, el género *Taonia* sólo está representado por una única especie, *Taonia atomaria*, que ha sido observada creciendo en el eulitoral y sublitoral somero de diferentes localidades de todas las islas (Haroun et al., 2002; Gil-Rodríguez et al., 2003). El presente estudio fue diseñado con el objetivo de actualizar la información sobre el género y en particular de la especie *Taonia atomaria*, realizando un estudio detallado de su morfología tanto vegetativa como reproductora de los ejemplares de Canarias. Se trata de un estudio inicial, que sirve de base para poder afrontar en un futuro la caracterización de la variación morfológica y la fenología reproductora a lo largo de un ciclo anual.

Material y métodos

El estudio de la morfología vegetativa y reproductora de *Taonia atomaria* se realizó utilizando material procedente de diferentes localidades de las islas Canarias, entre las que se incluyen Puerto de la Cruz, Punta del Hidalgo y Garachico.

Las características climáticas y oceanográficas de las islas Canarias permiten realizar recolecciones en estos ambientes marinos durante todo el año. Sin embargo, como el Trabajo Fin de Grado (TFG) es una asignatura del segundo cuatrimestre del Grado en Biología, el estudio de campo así como las campañas de recolección del material fueron diseñados para realizarse principalmente de febrero a mayo. Las recolecciones consistieron en muestreos selectivos realizados en plataformas rocosas sometidas a la oscilación de mareas, principalmente en charcos del eulitoral inferior y en el sublitoral somero (0-3 m de profundidad). Además, se estudiaron los pliegos de herbario y el material conservado en medio líquido (formalina al 4% en agua de mar) depositados en TFC (Herbario Tenerife Ciencias, Facultad de Ciencias, ULL).

Los especímenes seleccionados para su recolección se desprendieron del sustrato desde la base para incluir el sistema de fijación, se introdujeron en bolsas plásticas con agua de mar y se trasladaron al laboratorio en oscuridad. En el laboratorio, el material se separó cuidadosamente en bandejas plásticas, con la ayuda de pinzas y agujas enmangadas. Todos los especímenes se estudiaron primero en fresco y posteriormente se fijaron y conservaron en pequeños botes en una solución de formalina al 4-10% en agua de mar, siguiendo la metodología habitual para el estudio de macroalgas (Tsuda & Abbott, 1985; Afonso-Carrillo & Sansón, 1999). El material fijado y correctamente etiquetado se guardó en un lugar fresco y oscuro para evitar su decoloración. Se tomaron fotografías de ejemplares en fresco y de pliegos de herbario, con una cámara CASIO EXILIM EX – N20.

En el laboratorio, parte del material fue preparado para su conservación como pliegos de herbario. Para ello se extendieron los talos sobre cartulinas blancas con la información básica anotada a lápiz, usando bandejas plásticas con agua para su extensión y colocando los ejemplares en una posición natural que permitiese la observación de todas sus características. Una vez preparado, el material se cubrió con una tela, se colocó entre papeles absorbentes, apilando estas estructuras entre cartones, y se llevó a una prensa de secado. El resto del material se encuentra almacenado en medio líquido (formalina). Todos los especímenes examinados durante este estudio están depositados en el herbario TFC.

Las características del hábito y los aspectos morfológicos superficiales de los talos se estudiaron con la ayuda de un estereomicroscopio Leica EZ4 (Leica Microsystems®), sumergiendo los especímenes en placas de Petri con agua de mar. A continuación, se seleccionaron fragmentos de los talos, tanto de la porción distal o marginal como de la zona basal. Se realizaron numerosas preparaciones microscópicas de los fragmentos seleccionados, montados con unas gotas del agua de mar formolada en la que se conservan las muestras.

Se examinaron visiones superficiales de la porción terminal de los talos para obtener información sobre la forma de crecimiento, la morfología de las células vegetativas, la disposición de los pelos de feofíceas y, si los talos estaban fértiles, la disposición y morfología de las estructuras reproductoras. Además, se realizaron numerosas secciones longitudinales y transversales de las estructuras vegetativas y reproductoras, que se llevaron a cabo bajo el estereomicroscopio utilizando una hojilla de afeitarse. Para ello, se mantuvo cada fragmento seleccionado sobre un portaobjetos con el dedo índice, y se realizaron sucesivos cortes utilizando el dedo u otro portaobjetos como guía. Las secciones obtenidas se fueron depositando en una gota de agua de mar formolada sobre el mismo portaobjetos, que por último se cubrió con un cubreobjetos. Para el estudio de los pliegos de herbario se seleccionaron fragmentos pequeños que se rehidrataron en portaobjetos durante varios minutos en agua destilada. Una vez rehidratados se procedió de igual manera que con el material fresco descrito previamente. Todo el material estudiado está recogido en la **Tabla 2**.

Debido a que los talos una vez fijados conservan su coloración, estas preparaciones temporales se examinaron sin necesidad de realizar tinción. El análisis de la estructura, morfología celular y las micrografías se realizaron en un microscopio Leica DM500 (Leica Microsystems®) y las mediciones en un microscopio Zeiss (Carl Zeiss Microscopy, Germany) equipado con un micrométrico Nikon adaptado a un ocular. Los dibujos se realizaron en un microscopio Zeiss equipado con una cámara clara de tubo. Fotografías, micrografías y dibujos fueron tratados y agrupados en láminas.

Tabla 2. Material estudiado. Se incluyen el número de pliego, fecha y localidad, indicando entre paréntesis la isla: P, La Palma; H, El Hierro; G, La Gomera; T, Tenerife; C, Gran Canaria; L, Lanzarote e islotes; F, Fuerteventura y Lobos). Los números TFC Phyc subrayados se corresponden con material conservado en líquido durante el presente estudio. El material en BCM se consultó on-line.

Número de Herbario	Fecha	Localidad
BCM 48	19/04/1991	Caleta Baja, Gáldar (C)

BCM 1464	06/02/1997	Punta Gaviota, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 1819	10/03/2012	Punta Gaviota, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 4018	31/01/1998	Punta Gaviota, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 4019	09/02/1997	Punta Gaviota, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 4048	28/03/1998	Las Bajas, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 4918	11/05/2000	Taliarte, Telde (C)
TFC Phyc 5322	06/09/1984	Las Canteras (C)
BCM 6094	03/03/2003	San Felipe, Moya (C)
BCM 6611	25/05/2004	Baja del Marrajo, Bañaderos, Arucas (C)
BCM 6706	28/03/2005	Punta del Corral, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 6812	26/04/2005	Punta Gaviota, Pozo Izquierdo, Santa Lucía (C)
BCM 7057	03/06/2008	El Rincón (C)
BCM 7300	30/03/2010	Playa del Cardón, Juncalillo del Sur, San Bartolomé de Tirajana (C)
BCM 7338	26/05/2010	Morrete de las Salinas, Juncalillo del Sur, San Bartolomé de Tirajana (C)
BCM 7356	29/05/2010	Playa del Corral Espino, Juncalillo del Sur, San Bartolomé de Tirajana (C)
BCM 7446	27/02/2011	Sardina del Norte, Gáldar (C)
TFC Phyc 10379	19/02/1991	Arinaga (C)
TFC Phyc 2400	02/05/1980	Gran Tarajal (F)
TFC Phyc 2456	04/05/1980	Puerto de Ajuy (F)
TFC Phyc 168	24/06/1983	Órzola (L)
TFC Phyc 908	24/06/1983	Órzola (L)
TFC Phyc 915	20/04/1984	Órzola (L)
TFC Phyc 2290	08/03/1980	Las Caletas (L)
TFC Phyc 2297	10/03/1980	Punta Pechiguerras (L)
TFC Phyc 2301	08/03/1980	Las Caletas (L)
TFC Phyc 8652	04/05/1992	Arrecife (L)
TFC Phyc 11788	12/09/2002	Montaña Clara (L)
TFC Phyc 662	04/1970	Playa de las Burras (P)
TFC Phyc 3034	15/06/1983	Fajana de Barlovento (P)
TFC Phyc 3081	14/06/1983	Cueva de la Punta del Blanco (P)
BCM 6074	26/09/2002	Punta del Moro, Tijarafe (P)
TFC Phyc 11358	14/08/2002	Costa de Miranda (P)
TFC Phyc 11359	15/04/2002	Punta Banco (P)
TFC Phyc 11477	25/04/2003	Poris de Tigalate (P)

TFC Phyc 197	22/01/1983	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 210	22/01/1983	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 217	22/01/1983	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 221	22/01/1983	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 303	12/03/1974	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 430	1969	Candelaria (T)
TFC Phyc 457	08/1980	Bajamar (T)
TFC Phyc 750	01/01/1972	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 770	07/1979	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 1041	04/1974	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 2209	26/06/1979	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 2028	14/01/1979	El Socorro, Güímar (T)
TFC Phyc 2238	26/06/1979	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 2265	07/1979	Las Caletillas (T)
TFC Phyc 4081	01/02/1982	Caleta Cho Regina, Güímar (T)
TFC Phyc 4085	01/02/1983	Caleta Cho Regina, Güímar (T)
TFC Phyc 6947	21/01/1991	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 6964	24/04/1991	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 7739	14/05/1991	El Médano (T)
TFC Phyc 7766	18/04/1991	El Médano (T)
TFC Phyc 9449	13/06/1994	San Marcos (T)
TFC Phyc 9460	13/06/1994	San Marcos (T)
TFC Phyc 9617	13/06/1994	San Marcos (T)
TFC Phyc 14789	04/04/1989	Punta del Hidalgo (T)
TFC Phyc 14790	04/04/1989	Punta del Hidalgo (T)
<u>TFC Phyc 15152</u>	21/12/2005	Punta del Hidalgo (T)
<u>TFC Phyc 15153</u>	21/12/2005	Punta del Hidalgo (T)
<u>TFC Phyc 15154</u>	21/12/2005	Punta del Hidalgo (T)
<u>TFC Phyc 15155</u>	14/04/2014	Garachico (T)
<u>TFC Phyc 15156</u>	14/04/2014	Garachico (T)

Para el análisis morfométrico se realizaron al menos 10 mediciones en diferentes ejemplares aportándose el valor medio \pm desviación estándar, o su rango de variación en algunos casos. Se tomaron las siguientes medidas, que incluyen siempre la pared celular:

- Longitud de células corticales, en sección longitudinal realizada en la zona media-apical del talo.
- Ancho y alto de células corticales, en sección transversal realizada en la zona media-apical de la lámina.
- Longitud de células medulares, en sección media-apical del talo.
- Ancho y alto de células medulares, en sección transversal realizada en la zona media-apical del talo.
- Longitud y ancho de esporangios, en sección longitudinal del talo donde se encontraron esporangios maduros.
- Alto de los esporangios, en sección transversal del talo donde se encontraron esporangios maduros.
- Longitud y ancho de gametangios femeninos (oogonios), en sección longitudinal del talo donde se encontraron gametangios maduros.
- Alto de los gametangios femeninos (oogonios), en sección transversal del talo donde se encontraron gametangios maduros.
- Largo de los soros de los gametangios masculinos (anteridios), en sección longitudinal del talo donde se encontraron soros maduros.

Resultados

***Taonia atomaria* (Woodward) J.Agardh 1848**

Basiónimo: *Ulva atomaria* Woodward 1797

Sinónimos: *Ulva atomaria* Woodward 1797
Dictyota atomaria (Woodward) Greville 1830
Taonia atomaria var. *divaricata* Holmes & Batters
Padina atomaria (Woodward) Montagne
Dictyota ciliata Lamouroux 1809
Dictyota atomaria var. *bertolonii* Meneghini 1841

Localidad tipo: Yarmouth, Norfolk, England (Silva et al., 1996).

Distribución mundial: La especie se distribuye principalmente en Europa y el norte de África (desde las islas Británicas a Senegal), el Mar Mediterráneo y los archipiélagos atlánticos



Figura 4. Distribución de *Tatonia.atomaria* en Canarias (según los especímenes examinados en este estudio). a: Gran Canaria; b: Fuerteventura; c: Lanzarote; d: Tenerife; e: La Palma.

Hábitat: Crece principalmente sobre sustratos rocosos en charcos del eulitoral, y en el sublitoral hasta los 20 metros de profundidad. Tanto en lugares resguardados como en zonas muy expuestas al oleaje.

Hábito: Talo erecto, aplanado, flabelado y altamente ramificado (**Fig. 5**), de color marrón-amarillento por ambas caras, con borde irregular, lacerado o desflecado, que presenta bandas de pelos de feofíceas a intervalos más o menos regulares. Los rizoides ramificados forman un disco de fijación, presentando un aspecto enmarañado.

Morfología vegetativa: En el ápice de los talos se puede diferenciar la zona de crecimiento, que se diferencia por presentar una pigmentación más oscura que las células corticales y medulares, además de un tener todas sus células de igual tamaño y disposición (**Fig. 6**).

Además, en los bordes del talo se originan a distancias irregulares pequeñas protuberancias filiformes, con dos o más bifurcaciones, que se inician con un pequeño bulto altamente pigmentado, quedando este color aislado en la punta del ápice cuando la protuberancia está desarrollada (**Fig. 6**).

Se observan bandas de pelos feofíceos a intervalos más o menos regulares, que inician su crecimiento de forma discontinua, generándose, en un mismo plano horizontal, distintos puntos de inicio que después se unen formando la banda (**Figs 6 y 7**).

En sección, se observan de 2-4, mayoritariamente 3, estratos de células medulares y un estrato de células corticales a cada lado de los medulares, presentando las corticales un color ligeramente oscuro frente al aspecto traslúcido de las medulares. Las células corticales son células prácticamente cuadradas, de $17,8 \pm 3,6 \mu\text{m}$ de largo, $17,9 \pm 3,7 \mu\text{m}$ de ancho y de $22,2 \pm 2,9 \mu\text{m}$ de altura, mientras que las medulares son células rectangulares, de $52,0 \pm 9,7 \mu\text{m}$ de longitud, de $19,2 \pm 4,3 \mu\text{m}$ de ancho y $22,5 \pm 4,9 \mu\text{m}$ de altura, que se disponen de forma paralela al eje longitudinal del talo (**Fig. 7**).

Los rizoides están formados por filamentos ramificados constituidos por una sola fila de células rectangulares (**Fig. 6**), de $18,8 \pm 4,9 \mu\text{m}$ de ancho y $124,5 \pm 12,6 \mu\text{m}$ de largo, que forman una maraña en la base del talo un disco de fijación basal.

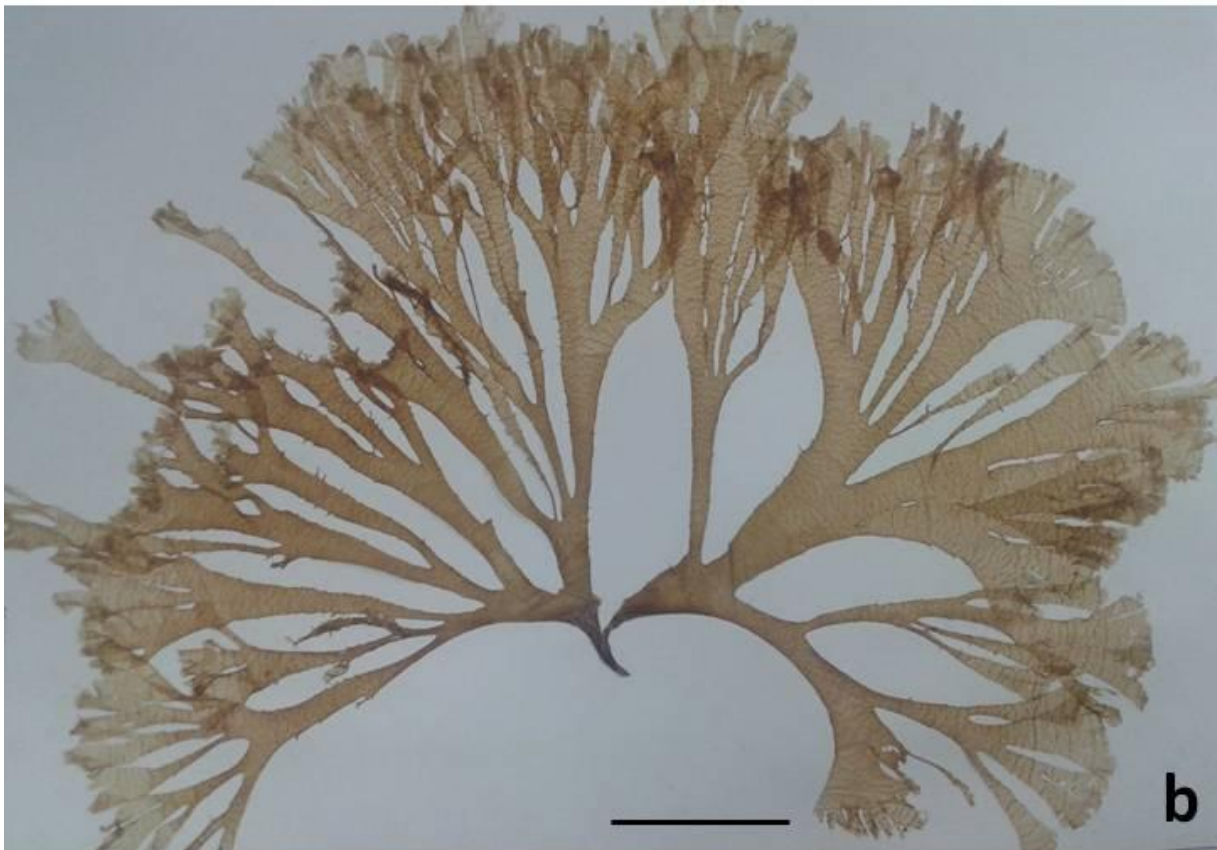
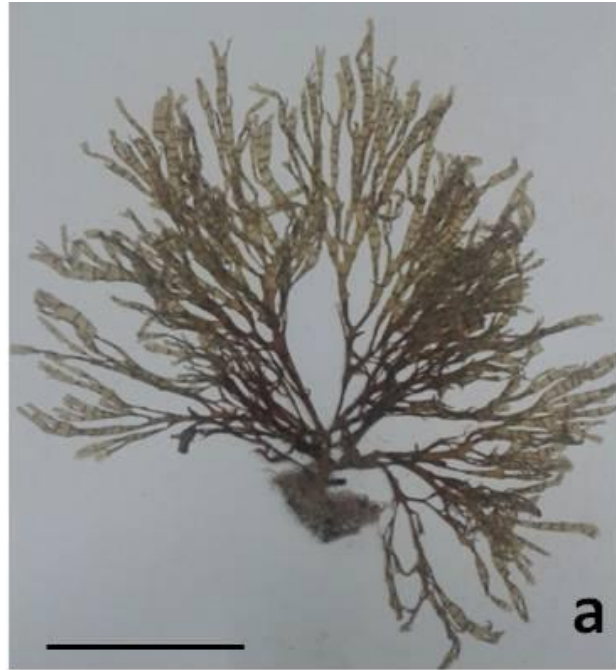


Figura 5. *Taonia atomaria*. a: TFC Phyc 6947. Esporófito en el que se observa el hábito más común de la especie, de unos 15 cm de longitud y estrecho. Además, en este espécimen se distinguen los esporangios (flechas) asociados a las bandas de pelos, observados como bandas oscuras transversales al eje longitudinal del talo. Escala = 4 cm; b: TFC Phyc 915. Gametófito femenino en el que el hábito varía respecto al hábito común, destacando su gran tamaño y la anchura de las laceraciones. Escala = 6 cm.

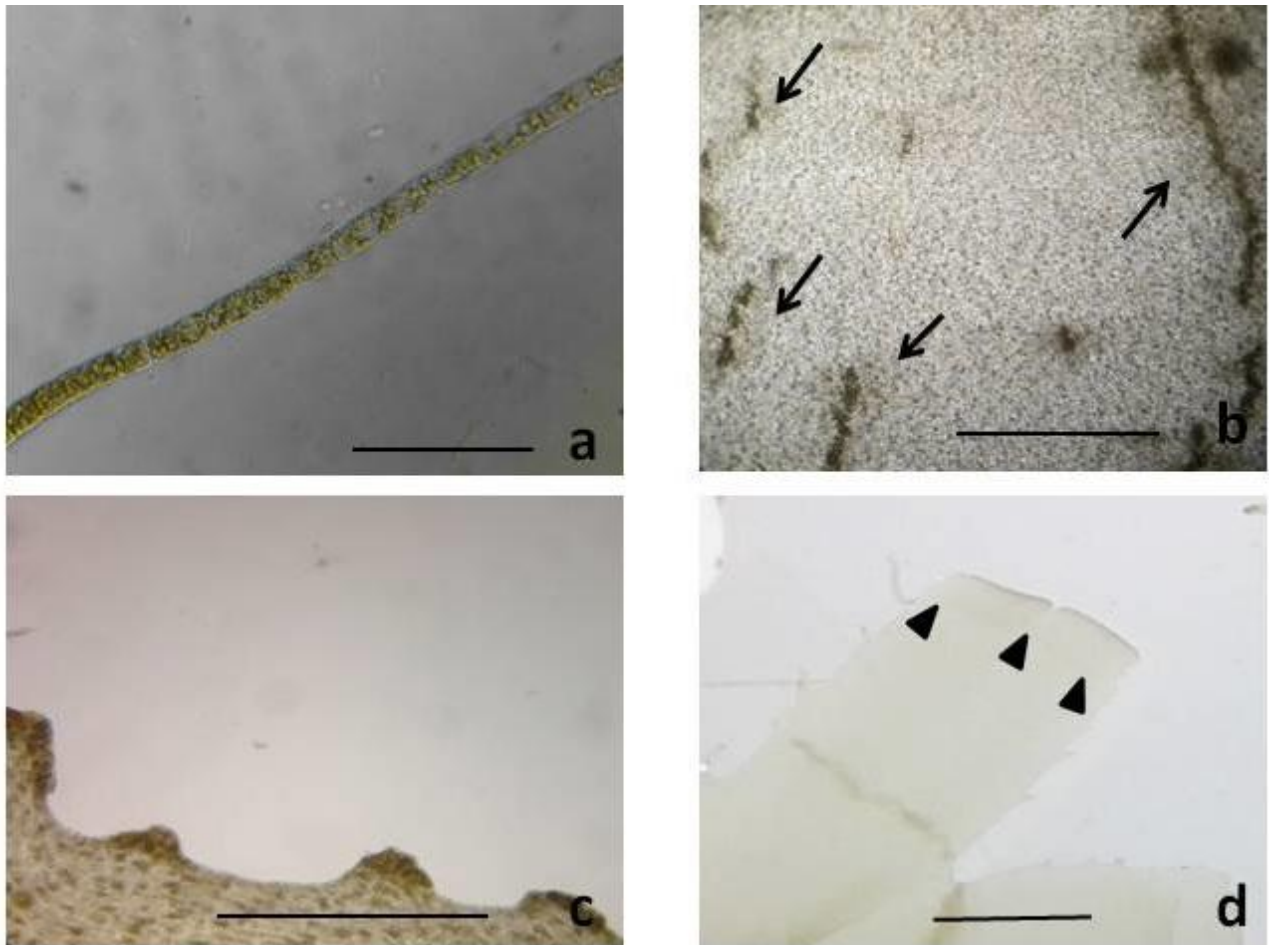


Figura 6. Morfología vegetativa de *Taonia atomaria*. a. Visión superficial de un rizoide. Escala = 250 µm.; b. Visión superficial de bandas de pelos en formación (flechas). Escala = 3,5 cm; c. Visión superficial de las protuberancias laterales. Escala = 500 µm; d. Visión superficial de la zona apical de crecimiento (puntas de flecha). Escala = 750 µm.

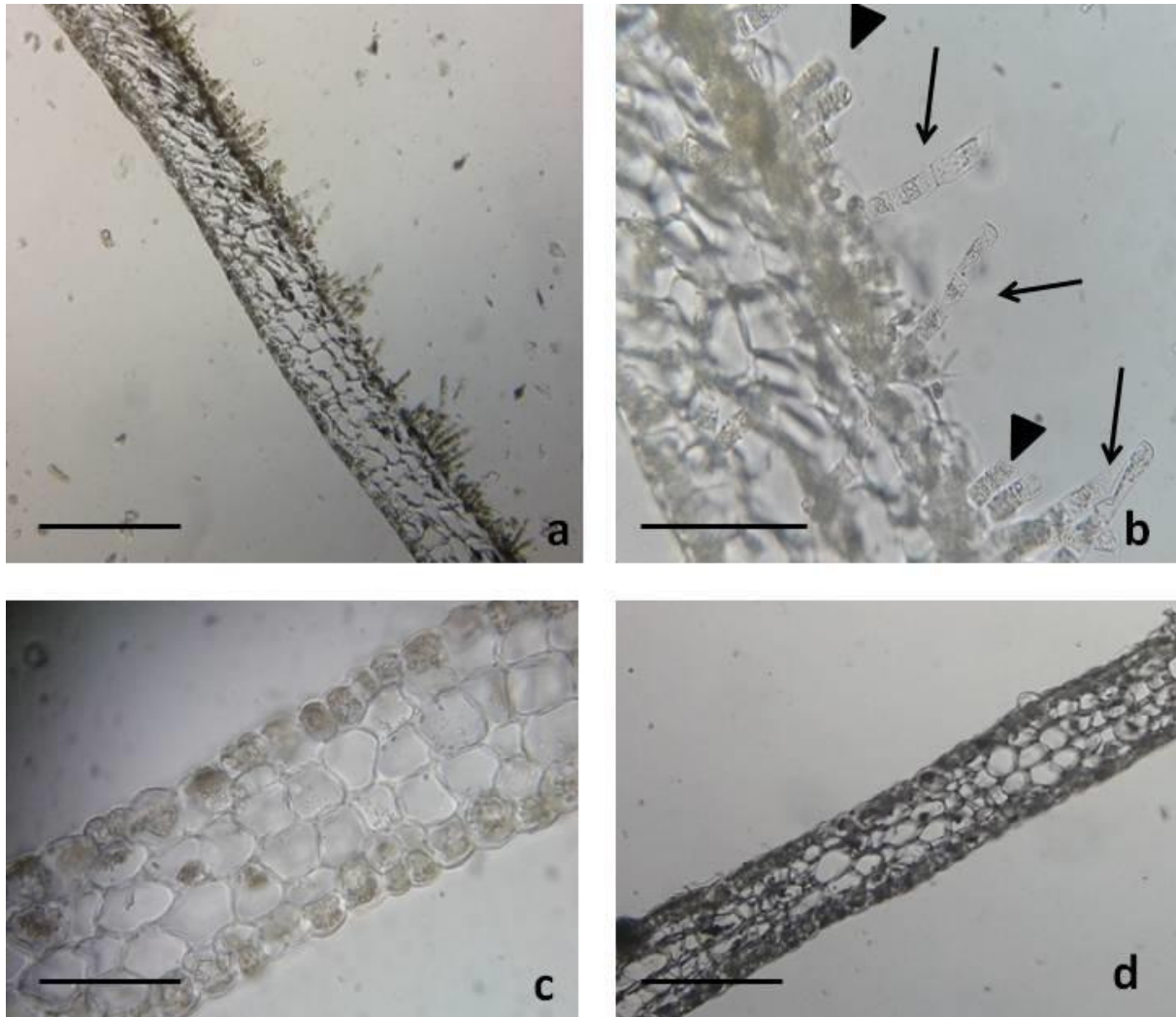


Figura 7. Morfología vegetativa de *Taonia atomaria*. a. Corte transversal de las bandas de pelos de feofíceas. Escala = 300 μm b.; Detalle de pelos feofíceos (flechas) y sus meristemas basales (puntas de flecha). Escala = 100 μm c. y d. Secciones transversales en las que se diferencian las células del córtex (más oscuras) y las de la médula. Escalas = 100 μm y 300 μm , respectivamente.

Morfología reproductora: Durante el estudio, se pudieron estudiar las tres estructuras reproductoras: esporangios, gametangios masculinos y gametangios femeninos.

Esporangios: en visión superficial, se observan como estructuras más o menos ovaladas, pudiendo variar de células con forma ovoide, cuando están completamente desarrollados, a células alargadas o con forma de gota cuando aún no lo están. Están altamente pigmentados, pardo oscuros, y con un tamaño medio mucho mayor que las células adyacentes, de $81,5 \pm 10,1$ μm de longitud, de $51,8 \pm 8,9$ μm de ancho y $57,2 \pm 10,6$ μm de alto. Se distribuyen por ambas caras del talo y a lo largo del mismo, sin formar ningún tipo de agrupamiento, siendo

marcadamente mayor su concentración a los lados de las bandas de pelos. Ocasionalmente se observaron esporangios maduros ya divididos con cuatro esporas (tetrásporas) (**Figs 8 y 10**).

En sección, se observa que tienen una pared muy gruesa y que se originan entre las células del córtex, llegando a sobresalir considerablemente sobre la superficie, dispuestos de forma paralela al eje longitudinal del talo (**Figs 8 y 10**).

Gametangios femeninos: los oogonios son morfológicamente muy similares a los esporangios. Superficialmente se reconocen como estructuras muy pigmentadas, pardo oscuras, de $43,6 \pm 5,7 \mu\text{m}$ de longitud, de $30,9 \pm 4,7 \mu\text{m}$ de ancho y $41,1 \pm 4,1 \mu\text{m}$ de altura. Tienen forma cuadrada con los vértices redondeados o casi circulares. Están distribuidos por toda la superficie del talo y por ambas caras del mismo, siendo mucho mayor su concentración a los lados de las bandas de pelos, formando pequeños grupos cuya distribución es irregular (**Figs 9 y 10**).

En sección, se puede apreciar que, a diferencia de los esporangios, su pared no está engrosada y es similar a la de las células adyacentes (**Figs 9 y 10**).

Gametangios masculinos: en visión superficial, los anteridios se presentan agrupados en soros con forma irregular y de color blanquecino que están presentes en ambas caras del talo, sin una disposición regular. Los soros están rodeados, generalmente, por células estériles redondeadas, mucho más pigmentadas y con una pared celular mucho más gruesa que las células adyacentes. En visión superficial, cada anteridio aparece dividido en cuatro lóculos de $16,8 \pm 2,8 \mu\text{m}$ de ancho, de forma más o menos cuadrada y tamaño similar (**Figs 9 y 10**).

En sección, los soros de anteridios son hemisféricos y sobresalen ligeramente de la superficie. Cada anteridio está constituido por dos columnas con un número de lóculos variable según el desarrollo del soro. No obstante, no ha sido posible medir su altura, ni el número de lóculos presentes en cada anteridio, debido a la superposición de las células en los cortes (**Figs 9 y 10**).

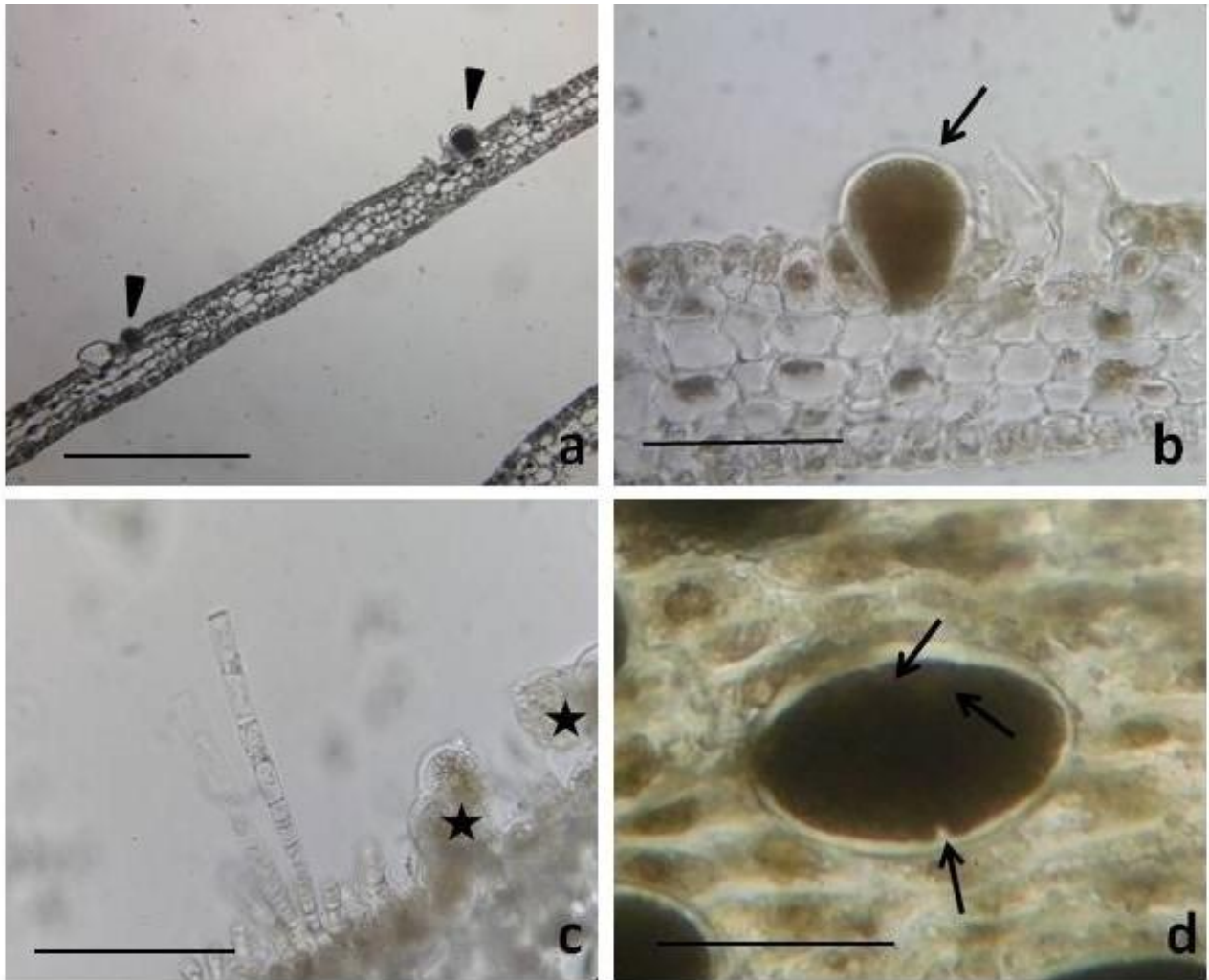


Figura 8. *Taonia atomaria*. a. Corte transversal con esporangios (puntas de flecha). Escala = 500 μm ; b. Sección transversal en la que se observa un esporangio y su característica gruesa pared (flecha). Escala = 100 μm ; c. Detalle de esporangios (estrellas) asociados a las bandas de pelos de feofíceas. Escala = 100 μm ; d. Visión superficial de un esporangio maduro, en el que se observa su pared y las líneas de división (flechas). Escala = 50 μm .

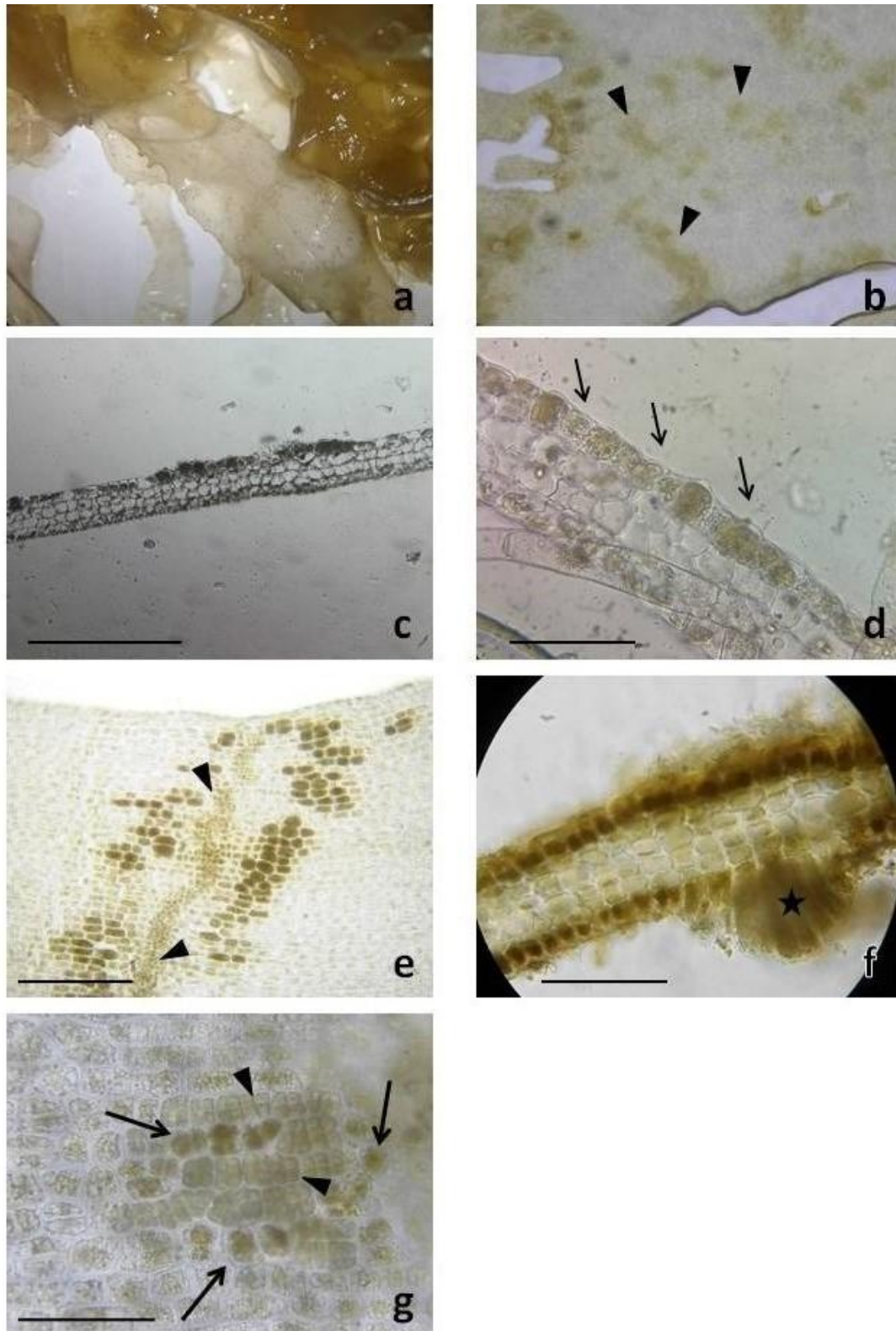


Figura 9. Gametangios de *Taonia atomaria*. a. Visión superficial de los oogonios; b. Visión superficial de los anteridios (puntas de flecha); c. Sección transversal de un grupo de oogonios. Escala = 500 μm ; d. Sección transversal de los oogonios, en la que se puede ver su pared y su forma prácticamente cuadrada (flechas). Escala = 200 μm ; e. Oogonios a los laterales de una banda de pelos (puntas de flecha). Escala = 300 μm ; f. Sección transversal de un soro de anterios (★). Escala = 300 μm ; g. Visión superficial de un soro con anteridios (puntas de flecha) y células estériles (flechas). Escala = 100 μm .

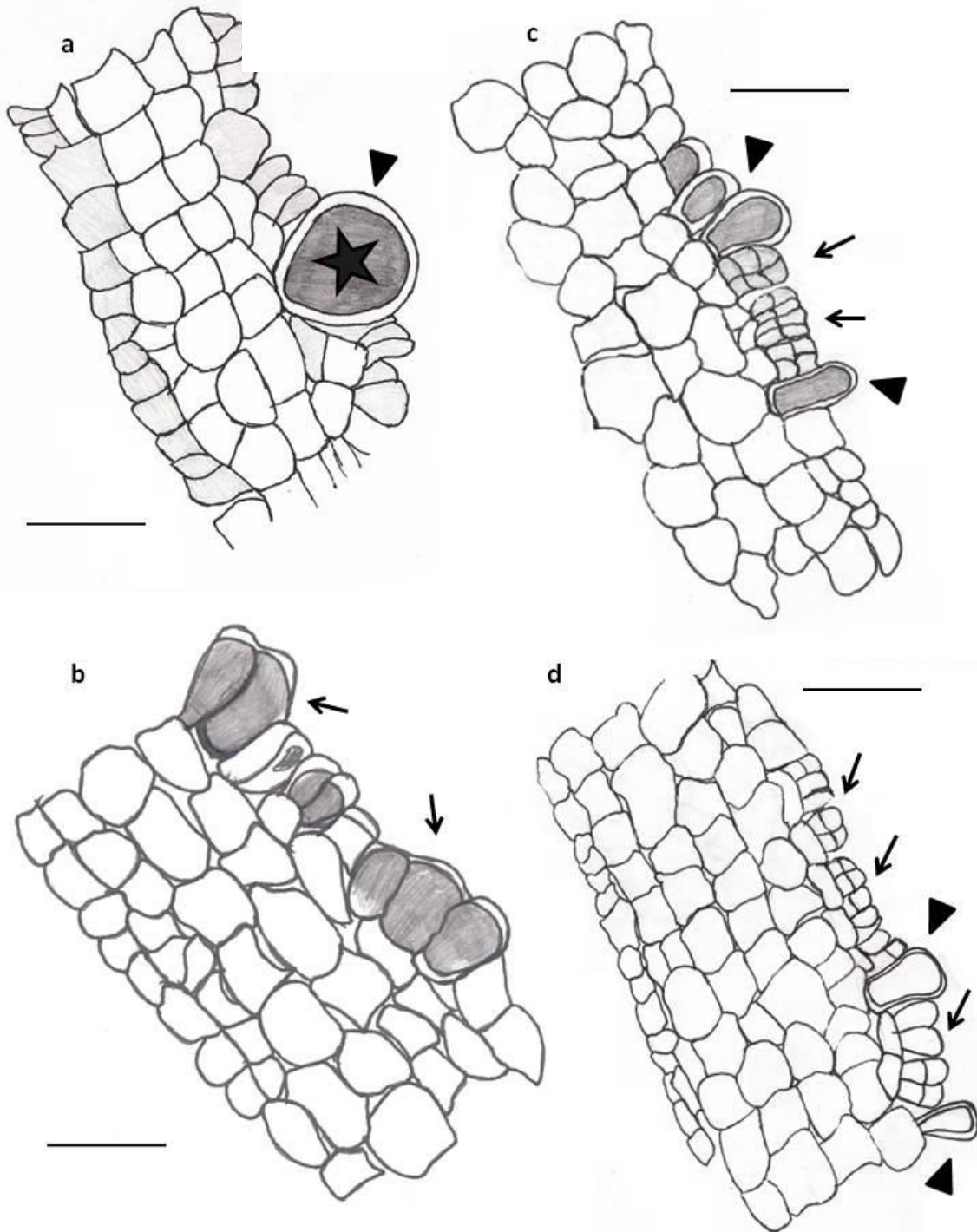


Figura 10. Estructuras reproductoras de *Taonia atomaria* en sección transversal. a: Esporangio maduro (★) con su desarrollada pared (flecha), a cuyos lados se observan las células del córtex en color oscuro. Escala = 100 μm ; b: Gametangios femeninos u oogonios (flechas) formando pequeños grupos, característica, entre otras, que los diferencia de los esporangios. Escala = 50 μm ; c y d: Anteridios (flechas) y células estériles (puntas de flecha). Escala = 50 μm .

El material examinado permite asegurar que las tres fases del ciclo de vida de *Taonia atomaria* (esporófitos, gametófitos femeninos y gametófitos masculinos) están presentes a lo largo del año, a excepción de los meses de otoño (octubre, noviembre y diciembre), en los que la especie no ha sido identificada. Asimismo, se detectó que los talos no fértiles son menos abundantes que los talos fértiles, y que entre estos últimos la proporción de esporófitos es considerablemente mayor que la de gametófitos. La proporción entre los gametófitos femeninos y masculinos fue similar, aunque se observó un ligero desfase temporal entre los mismos, adelantándose temporalmente los gametófitos masculinos (**Fig. 11**).

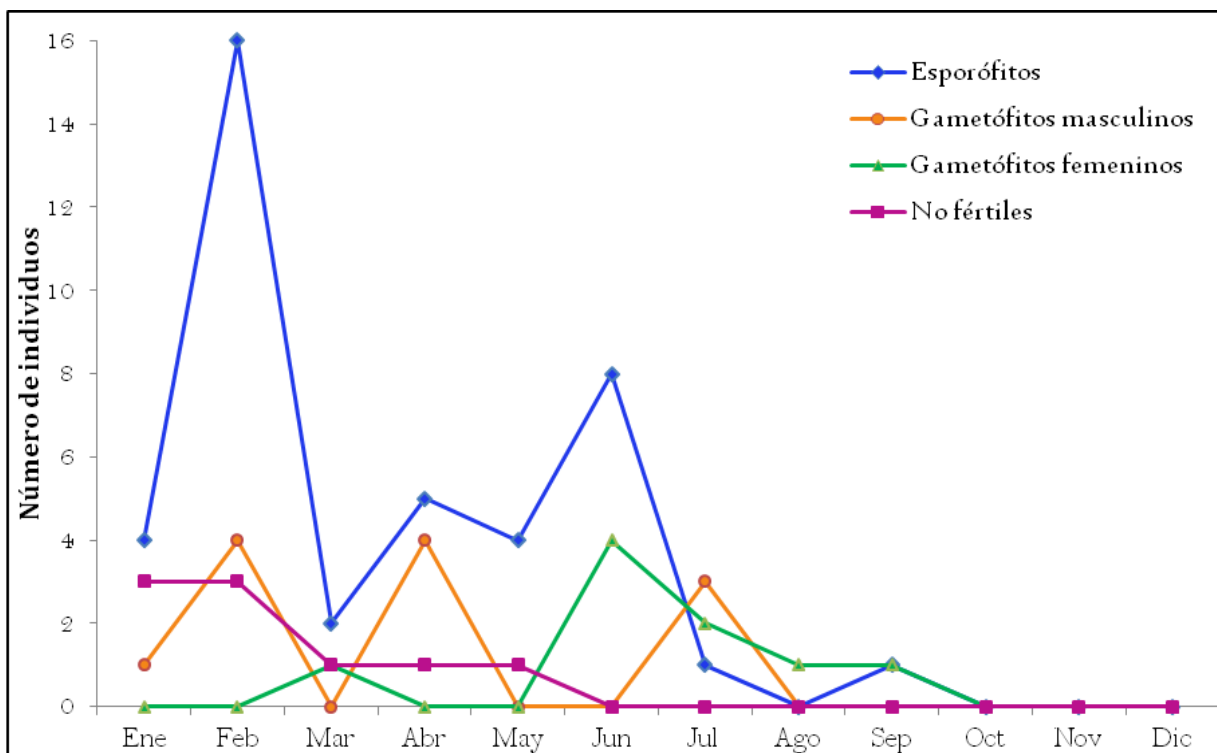


Figura 11. *Taonia atomaria*. Gráfica donde se compara el número de talos no fértiles, de gametófitos y de esporófitos a lo largo del año.

Por otro lado, un análisis de la longitud media de los especímenes canarios depositados en TFC y BCM muestra un ligero descenso del tamaño de los talos durante los últimos cuarenta años (**Fig. 12**). Esta reducción del tamaño parece más notable en las últimas décadas, que coincide con el incremento de las temperaturas medias anuales de las aguas superficiales del archipiélago canario que se ha detectado en los últimos años (**Fig. 13**).

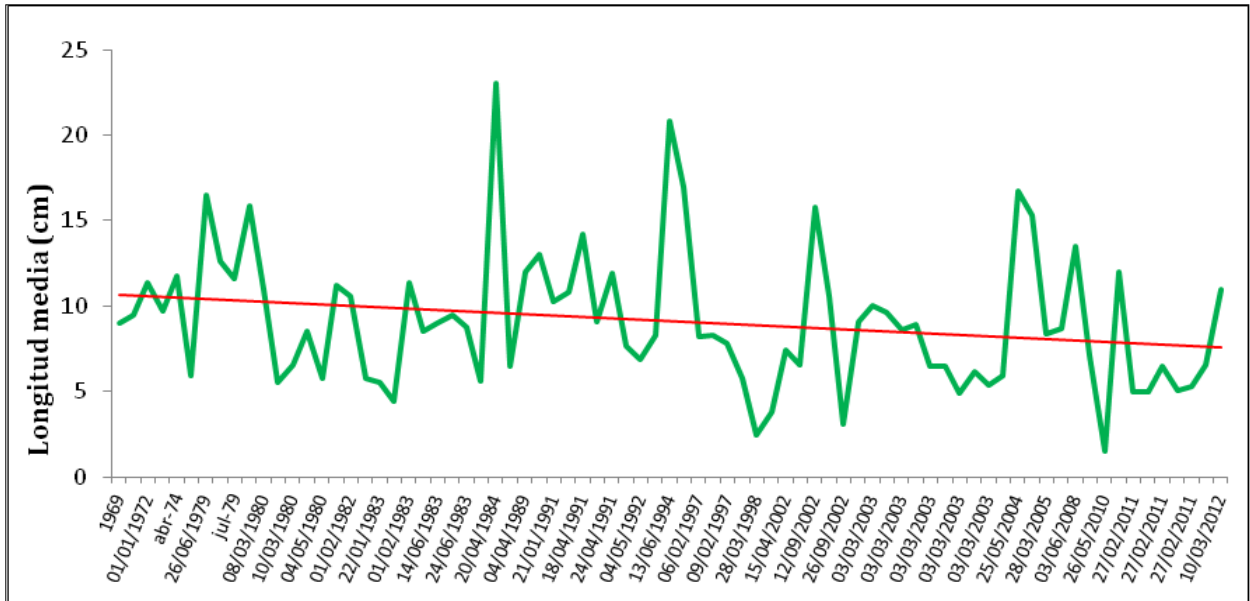


Figura 12. Longitud media de los talos de *Taonia atomaria* de Canarias entre los años 1969 y 2012, basado en el estudio de especímenes depositados en TFC y BCM. La línea roja representa la línea de tendencia lineal de los datos.

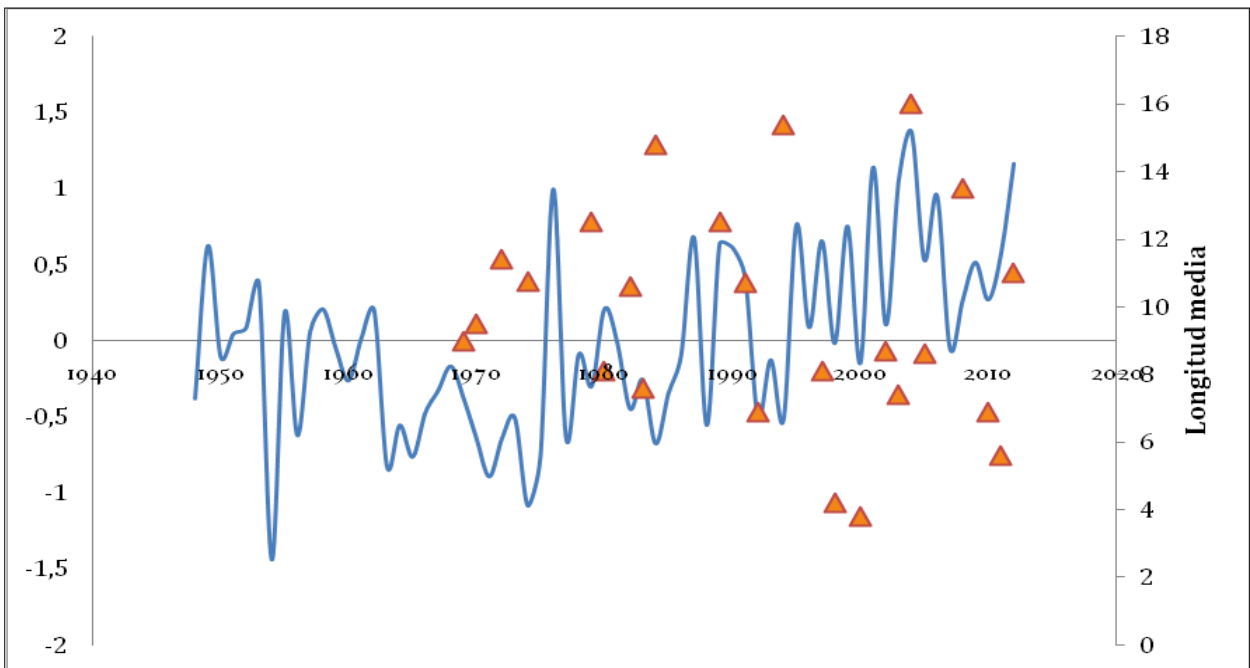


Figura 13. Longitud media de los talos de *Taonia atomaria* (triángulos) en relación a la temperatura del agua de mar en el momento de su recolección. La línea azul representa las anomalías en la temperatura superficial del mar en Canarias, como diferencias positivas o negativas entre la temperatura superficial marina media de cada año y la temperatura promedio del conjunto completo de datos (1948-2012).

Discusión

El estudio de los individuos de *Taonia atomaria* de las islas Canarias nos ha permitido caracterizar en detalle la morfología vegetativa y reproductora de esta especie así como analizar su fenología y los cambios en su hábito en los últimos años.

En la actualidad, *Taonia* incluye seis especies, de las cuales *Taonia atomaria* es la que presenta una distribución más amplia, siendo la especie característica en las costas del Atlántico oriental (Guiry & Guiry, 2016). El hábitat y la morfología del talo han sido las principales características utilizadas para separar estas especies (Nizamuddin & Godeh, 1993; Littler & Littler, 2004). En relación a la morfología, los caracteres diagnósticos más utilizados son el hábito, el grosor del talo, la forma del margen, la estructura del córtex y de la médula, la disposición y el número de células pie en los esporangios, características que permiten compararlas y diferenciarlas, como se recoge en la **Tabla 3**.

Las seis especies son parecidas en hábito puesto que tienen talos flabelados o pseudodicótomos, divididos en numerosos segmentos, en los que se disponen bandas de pelos de feofíceas, además de presentar todos márgenes enteros, siendo la excepción a esta última característica *T. pseudociliata*, que presenta márgenes dentados. Cabe destacar que una de las características más importantes de *T. atomaria* respecto a las demás especies del género es la ausencia de células pie en los esporangios, por lo que éstos resultan parcialmente hundidos en el córtex. Otras especies como *T. lacheana*, *T. lennebackerae* y *T. pseudociliata* exhiben también esporangios parcialmente hundidos, pero sin embargo, presentan células pie. por otra parte, *T. atomaria* presenta un grosor prácticamente fijo en la base del talo, valor que puede variar en las demás especies, entre las que destaca en considerable tamaño de *T. lacheana*. Respecto a las diferencias morfológicas entre las células del córtex y las células de la médula, y con el número de estratos de la médula, *T. atomaria* es similar a *T. australasica*, por lo que es necesario utilizar otros caracteres para poder diferenciar ambas especies. *T. atomaria* presenta la distribución más amplia, encontrándose por todo el Mediterráneo, y el Atlántico Oriental, mientras que en el otro extremo destaca *T. lacheana*, cuya distribución está restringida a la localidad tipo, la isla Lachea (Cormaci et al., 1994) (**Tabla 3**).

De algunas de las especies de *Taonia* no se dispone de estudios morfológicos recientes, por lo que actualmente existe una importante dificultad a la hora de discutir las características distintivas entre ellas. Por ello, para establecer claramente las fronteras entre las especies se necesitan nuevos estudios morfológicos, así como estudios moleculares que

permitan apoyar y validar las evidencias morfológicas. Estudios recientes realizados en otras Dictyotales, como *Lobophora*, han resaltado la existencia de una elevada diversidad críptica, que ha permitido el reconocimiento de nuevas especies (Viera et al., 2014).

Aunque las características morfológicas de los individuos de *Taonia atomaria* estudiados concuerdan con las descripciones previas de la especie realizadas en diferentes localidades (Børgesen, 1926; Hamel, 1939; Rodríguez-Prieto et al., 2013), sin embargo merece destacarse la plasticidad en el hábito de los talos canarios. Por lo general, los individuos se caracterizan por presentar talos acintados, de hasta 15 cm de longitud, estrechos, con algunas proliferaciones marginales, a veces con las láminas espiraladas. Sin embargo, en algunas localidades de las islas, principalmente creciendo en comunidades sublitorales, se han recolectado especímenes más desarrollados, con talos de gran longitud, hasta 23 cm de alto, acintados y anchos, planos, mostrando proliferaciones frecuentes y regulares en los márgenes de las láminas (**Fig. 12**). Son necesarios estudios adicionales para confirmar si se trata de variaciones morfológicas de la misma entidad taxonómica, o de especies diferentes.

En relación con la fenología reproductora, los especímenes de *Taonia atomaria* estudiados siguen un patrón similar a lo descrito para otras Dictyotales, mostrando todas las fases del ciclo de vida a lo largo del año. La ausencia en este estudio de individuos durante octubre-diciembre podría ser debida a una época desfavorable para el desarrollo de la especie o a la falta de muestreos intensivos durante estos meses. La abundancia de talos fértiles, especialmente esporófitos, a lo largo del año también es un patrón común con otras Dictyotales (Montañés et al., 2006; Tronholm et al., 2008). La proporción y distribución temporal de los gametófitos generalmente ha sido considerada como muy reducida (Phillips, 1988). Montañés et al. (2006) mostraron que en poblaciones de *Zonaria tournefortii* de Tenerife, el máximo porcentaje de gametófitos (3,2% de la población) se alcanzaba en otoño. En *Dictyota dichotoma*, Tronholm et al. (2008) encontraron también una dominancia de esporófitos, pero en algunas estaciones del año los gametófitos podían constituir hasta el 30% de las poblaciones. En las muestras examinadas en este estudio el número de gametófitos fue reducido, aunque en primavera aumentó relativamente su proporción. Los gametófitos masculinos y femeninos mostraron una aparición particular, con picos de abundancia alternados en el tiempo. Este desfase puede ser debido a una diferencia en el tiempo de formación y maduración de los anteridios y oogonios.

Por último, la estimación de la longitud de los talos realizada a partir de material depositado en los herbarios TFC y BCM indican una ligera reducción del tamaño de los individuos en las últimas décadas, coincidiendo con el incremento en la temperatura del agua de mar en unos 2 °C en las islas (Brito, 2008). *Taonia atomaria* podría estar mostrando una disminución de la longitud de los talos similar a la que ha sido documentada para otros feófitos y rodófitos de Canarias (Sansón et al., 2013), aunque hacen falta más estudios para concluir la tendencia de esta especie en relación a los cambios ambientales que han afectado a los organismos marinos en las últimas décadas.

Conclusiones

- El género *Taonia* se presenta distribuido principalmente en el hemisferio norte, a excepción de una especie, concentrándose en las costas americanas y europeas y siendo la especie tipo, *Taonia atomaria*, la más ampliamente distribuida.
- Aunque las características morfológicas de los individuos de *Taonia atomaria* estudiados concuerdan con descripciones previas de la especie realizadas en diferentes localidades, merece destacarse la plasticidad en el hábito de los talos canarios, que pueden superar veinte centímetros de longitud.
- Hacen falta estudios moleculares para confirmar si las variaciones morfológicas observadas en algunos de los especímenes estudiados podrían corresponderse con la existencia de más de un taxón de este género en la flora marina de las islas Canarias.
- Los soros anteridiales presentan la morfología característica descrita para los representantes del orden Dictyotales, diferenciándose bien del resto de estructuras reproductoras. Sin embargo, los esporangios y los oogonios presentan una morfología y disposición similar, por lo que su distinción requiere un estudio más minucioso.
- *Taonia atomaria* presenta estructuras reproductoras a lo largo de todo el año, excepto de octubre a diciembre, dominando los esporófitos frente a los gametófitos. Esta dominancia de los talos asexuales coincide con lo descrito previamente en otras especies del orden Dictyotales.
- La longitud media de los talos de *Taonia atomaria* parece haber disminuido en las últimas décadas. Aunque se necesitan estudios adicionales, existe una coincidencia entre esta disminución y el aumento de la temperatura superficial del agua del mar en Canarias.

Conclusions

- The genus *Taonia* is principally distributed in the north hemisphere, with the exception of a species, focusing on the American and European continents and being the type species, *Taonia atomaria*, the most widely distributed.
- Although the morphological characteristics of individuals studied of *Taonia atomaria* agree with previous descriptions of the species made in different localities, however it deserves to be mentioned the plasticity in the habit of canary thalli, which can exceed twenty centimeters long.
- Molecular studies are needed to confirm if the morphological changes observed in some specimens studied could correspond with the existence of more than taxa of this genus in the marine flora of the Canary Islands.
- The sporangial sori present the characteristic morphology described for the representatives of the order Dictyotales, well differentiated from the rest of reproductive structures. Nevertheless, sporangia and oogonia have a similar morphology and distribution, so its distinction requires a more detailed study.
- *T. atomaria* presents reproductive structures throughout the whole year, except from October to December, dominating the sporophytes against the gametophytes. This dominance of asexual thalli coincides with the described things previously in other species of the order Dictyotales.
- The average length of the thalli of *T. atomaria* has decreased over the past decades. Although additional studies are needed, there is a coincidence between this decrease and the increase in the surface temperature of the seawater in the Canary Islands.

Tabla 3: Comparación de las características morfológicas y anatómicas de las especies de *Taonia* (adaptado de Littler & Littler, 2004).

Especies	Hábito	Esporangios	Márgenes	Grosor (basal) máximo del talo (μm)	Diferenciación córtex-médula	Número de células del pie esporangial	Número de estratos medulares	Distribución
<i>T. abbotiana</i> D.S. Littler & Littler	Flabelado	Externos	Enteros	180-210	Diferentes	2	2-4 ¹	Atlántico Tropical Occidental
<i>T. atomaria</i> (Woodward) J.Agardh	Flabelado	Parcialmente hundidos	Enteros	150	Similares	0	2-4 (-6) ¹	Europa, Mediterráneo, oeste de África y Pakistán
<i>T. australasica</i> J.Agardh	Flabelado	Externos	Enteros	110-160	Similares	3	2-4 ¹	Australia y Nueva Zelanda
<i>T.lacheana</i> Cormaci, G.Furnari & Pizzuto	Pseudodicótomo	Parcialmente hundidos	Enteros	350-400	Diferentes	1	3-4(5) ²	Mediterráneo
<i>T. lennebackerae</i> Farlow ex J.Agardh	Flabelado	Parcialmente hundidos	Enteros	130-180	Diferentes	1	4(-5) ¹	Pacífico Occidental (Norte y centro América)
<i>T. pseudociliata</i> (J.V. Lamouroux) Nizamuddin & Godeh	Pseudodicótomo	Parcialmente hundidos	Dentados	150-240	Diferentes	1	(3-) 4-6(-8) ¹	Mediterráneo

¹ Nizamuddin & Godeh (1993)

² Cormaci et al. (1994)

Referencias

- Abatis, D., C. Vagias, D. Galanakis, J.N. Norris, D. Moreau, C. Roussakis & V. Roussis. 2005. Atomarianones A and B: two cytotoxic meroditerpenes from the brown alga *Taonia atomaria*. *Tetrahedron Letters* 46: 8525-8529.
- Afonso-Carrillo, J. & M. Sansón. 1999. *Algas, hongos y fanerógamas marinas de las islas Canarias: Clave analítica*. La Laguna: SPULL. 254 pp.
- Agardh, J.G. 1848. *Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur*. Volumen Primum. Algas fucoideas complectens. Lundae [Lund]: C.W.K. Gleerup. 363 pp.
- Agardh, J.G. 1894. *Analecta algologica, observationes de speciebus algarum minus cognitae earumque dispositione*. Continuatio I. *Lunds Universitets Års-Skrift, Andra Afdelningen, Kongl. Fysiografiska Sällskapet i Lund Handlingar* 29: 1-144.
- Álvarez Canali, D. 2015. Morfología vegetativa y reproductora de *Stypopodium zonale* (Dictyotales, Phaeophyceae) en las Islas Canarias. Trabajo Fin de Grado, Universidad de La Laguna. 30 pp.
- Ballesteros, E. 1993. Algunas observaciones sobre las comunidades de algas profundas en Lanzarote y Fuerteventura (Islas Canarias). *Vieraea* 22: 17-27.
- Bittner, L., C.E. Payri, A. Couloux, C. Cruaud, B. de Reviers & F. Rousseau. 2008. Molecular phylogeny of the Dictyotales and their position within the Phaeophyceae, based on nuclear, plastid and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 211-226.
- Chapman, V.J. & D.J. Chapman. 1980. *Seaweeds and their uses*. London: Chapman and Hall. 334pp.
- Cormaci, M., G. Furnari & F. Pizzuto. 1994. *Taonia lacheana* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyta) from the Mediterranean Sea. *Nordic Journal of Botany* 14: 663-666.
- Dayton, P.K. 1985. Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*: 215-245.
- De Clerck, O., F. Leliaert, H. Verbruggen, C.E. Lane, J.C. De Paula, D.A. Payo & E. Coppejans. 2006. A revised classification of the Dictyoteae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on rbcL and 26S ribosomal DNA sequence analyses. *Journal of Phycology* 42: 1271-1288.
- De Paula, J.C., M.A. Vallim & V.L. Teixeira. 2011. What are and where are the bioactive terpenoids metabolites from Dictyotaceae (Phaeophyceae). *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 21: 216-228.
- De Rosa, S., A. De Giulio, C. Iodice & N. Zavodink. 1994. Sesquiterpenes from the brown alga *Taonia atomaria*. *Phytochemistry* 37: 1327-1330.
- Díaz-Pulido, G. & J. Garzón-Ferreira. 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina* 45: 284-292.
- Gaillard, J. 1972. Quelques remarques sur le cycle reproducteur des Dictyotales et sur ses variations. *Bulletin de la Société Botanique de France* 119: 145-150.
- Gil-Rodríguez, M.C., R. Haroun, A. Ojeda, E. Bercibar, P. Domínguez & B. Herrera. 2003. Protoctista. En L. Moro, J.L. Martín, M.J. Garrido & I. Izquierdo (Eds.), *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales)*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 248 pp.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2016. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>. Consultado el 04 de junio de 2016.

- Haroun, R.J., M.C. Gil-Rodríguez, J. Castro & W.F. Prud'homme van Reine. 2002. A checklist of the marine plants from the Canary Islands (Central Eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* 45: 139-169.
- Ishitsuka, M.O., T. Kusumi, A. Ichikawa & H. Kakisawa. 1990. Bicyclic diterpenes from two species of brown algae of the Dictyotaceae. *Phytochemistry* 29: 2605-2610.
- Littler, D.S. & M.M. Littler. 2004. *Taonia abbotiana* sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae) from the tropical western Atlantic. *Cryptogamie, Algologie* 25: 419-427.
- Nizamuddin, M. & M. Godeh. 1993. Observations on *Taonia atomaria* f. *ciliata* (Lamour.) Nizamuddin. *Pakistan Journal of Botany* 25: 199-207.
- Phillips, J.A. 1988. Reproduction in southern Australian species of the Dictyotales (Phaeophyta). *Botanica Marina* 31: 437-446.
- Prud'homme van Reine, W.F. 1998. Seaweeds and biogeography in the Macaronesian region. *Boletim Do Museu Municipal do Funchal* 5: 307-331.
- Rodríguez-Prieto, C., E. Ballesteros, F. Boisset & J. Afonso-Carrillo 2013. *Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo Occidental*. Ed. Omega. Barcelona. pp. 656.
- Sangil, C., M. Sansón & J. Afonso-Carrillo. 2011. Spatial variation patterns of subtidal seaweed assemblages along a subtropical oceanic archipelago: Thermal gradient vs herbivore pressure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94: 322-333.
- Sansón, M., J. Reyes & E. Muñoz. 2009. Evolución del paisaje litoral y de la biodiversidad marina en Playa de San Marcos (Tenerife, islas Canarias): desde los años 60 hasta la actualidad. *Vieraea* 37: 41-63.
- Sarabia Hierro, A. 2014. Morfología vegetativa y reproductora de *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) en las Islas Canarias. Trabajo Fin de Grado, Universidad de La Laguna. 30 pp.
- Schiel, D.R. & M.S. Foster. 1986. The structure of subtidal algal stands in temperate waters. En H. Barnes (Ed.), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* (Vol. 24). Aberdeen: Aberdeen University Press. pp. 256-307.
- Silberfeld, T., F. Rousseau & B. de Reviere. 2014. An updated classification of brown algae (Ochrophyta, Phaeophyceae). *Cryptogamie, Algologie* 35: 117-156.
- Silva, P.C., P.W. Basson & R.L. Moe. 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. *University of California Publications in Botany* 79: 1-1259.
- Tronholm, A., J. Afonso-Carrillo, M. Sansón, F. Leliaert, C. Fernández-García & O. De Clerck. 2013. Taxonomy of the *Dictyota ciliolata-crenulata* complex (Dictyotales, Phaeophyceae). *Phycologia* 52: 171-181.
- Tsuda, R.T. & I.A. Abbott. 1985. Collecting, handling, preservation and logistics. En M.M. Littler & D.S. Littler (Eds.), *Handbook of Phycological Methods. Ecological Field Methods: Macroalgae*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. pp. 67-86.
- Tziveleka, L.A., D. Abatis, K. Paulus, R. Bauer, C. Vagias & V. Roussis. 2005. Marine polyprenylated hydroquinones, quinones, and chromenols with inhibitory effects on leukotriene formation. *Chemistry & Biodiversity* 2: 901-909.
- Womersley, H.B.S. 1987. *The marine benthic flora of Southern Australia*. Pt. II, Adelaide: South Australian Government Printing Division. 481 pp.