

Algas marinas Bentónicas.

3

ALEXIS MIGUEL BELLORÍN ROMERO

*Departamento
de Biología
Escuela de Ciencias
Núcleo de Sucre*

UNIVERSIDAD
DE ORIENTE

- ¹ La biodiversidad es una noción que muchas veces sólo relacionamos con insectos, mamíferos, aves, «plantas superiores» y otros organismos (así como ambientes) esencialmente terrestres. Las algas, en general menos familiares, son omitidas o, con frecuencia, marginalmente consideradas en síntesis sobre biodiversidad regional y global.
- ² Hay varias razones para tal descuido, siendo las principales las siguientes: 1) las enormes dificultades para identificar especies en muchos casos y, lo que es más importante, para aplicar algún concepto de especie (morfológico, biológico, filogenético, etc.) en un contexto razonablemente claro, amplio y comparable (MANHART y McCOURT 1992), 2) la sostenida disminución del número de ficólogos bien entrenados en taxonomía y sistemática (NORTON *et al.* 1996), 3) la escasa valorización que se les da en países que históricamente no han tenido una cultura de aprovechamiento de las algas (como es precisamente el caso de Venezuela), donde son vistas generalmente como rarezas de botánicos y naturalistas, sin sospechar la enorme importancia biológica y aún económica que pueden tener; entre otras.
- ³ Al menos esta última tendencia se pudiera cambiar fácilmente si el público conociera la importancia de las algas en la naturaleza y en la sociedad. Bastará mencionar algunos hechos para tener idea de la magnitud de esa importancia: 1) las algas, incluso las eucariotes, han existido desde hace unos 3.500 a 2.100 millones de años en el planeta (HAN y RUNNEGAR 1992, SCHOPF 1993) y lo moldearon inexorablemente (KASTING 1993, ALLÈGRE y SCHNEIDER 1994), permitiendo la evolución de los demás grupos de organismos que nos son hoy conocidos, como los invertebrados, vertebrados y las plantas terrestres (que aparecieron hace «apenas» unos 700 a 400 millones de años); 2) las algas que forman el fitoplancton marino dan razón de una abrumadora mayor parte de la producción primaria en los mares y océanos (que cubren un 71 por ciento de la superficie total del planeta), calculada en un 40 a 50 por ciento de la producción primaria global (BOLIN *et al.* 1977); 3) las poblaciones de cocolitofóridos, y tal vez los lechos de algas rojas calcáreas depositados en las plataformas continentales, pueden tener relevancia en la economía global del carbono y en la regulación del efecto invernadero (HOLIGAN y HARBOUR 1995, OLIVEIRA 1997), 4) las algas son indispensables para la consolidación y salud de los arrecifes coralinos (LITTLER y LITTLER 1984, BROWN y OGDEN 1993), el segundo ecosistema más diverso del planeta (REAKA-KUDLA 1997), 5) el negocio mundial relacionado con algas y productos obtenidos de las algas (básicamente alimentos y geles) mueve sumas tan altas como unos 3.500 millones de US\$ al año, y, de hecho, el producto marino más valioso es un alga (el comercio de «nori» o *Porphyra* spp. en lejano oriente, que mueve 1.800 millones de US\$ al año; JENSEN 1993). Debe quedar claro, entonces, que las algas son un grupo importante de conocer y preservar.
- ⁴ Por lo general, existe la idea intuitiva de que las «algas» son las plantas acuáticas, lo cual obviamente no es del todo correcto. También se asocia «algas» con la idea de plantas o, en un lenguaje menos coloquial, organismos fotosintetizadores, simples o «talosos» (esto es, sin tejidos verdaderos); pero lo cierto es que algunas algas (por ejemplo las llamadas kelps) presentan tejidos conductores equivalentes, en cierta medida, al floema de las plantas terrestres vasculares. Un concepto más formal de las

algas, como el de «plantas con estructuras formadoras de gametos o esporas unicelulares o, si son pluricelulares, todas las células forman gametos o esporas (es decir, no existen células estériles protectoras en los gametangios o esporangios)», tampoco es estrictamente correcto, puesto que, *Chara* spp., por ejemplo, a quienes todos consideraríamos como algas, poseen gametangios con células estériles protectoras.

- ⁵ No hay un juego de características diagnósticas que permitan separar exactamente, en el *continuum* formado por los seres vivos, a los organismos que tradicionalmente hemos llamado algas, como tampoco los hay para delimitar exactamente «plantas», «hongos» o «animales» (RAGAN 1998). Así, aunque el término «algas» es tan artificial como el de «plantas perennes» o «invertebrados», se continúa utilizando por tradición y, tal vez, algo de comodidad, y en ese sentido se usa en este capítulo.
- ⁶ Las siguientes Divisiones generalmente son incluidas en los censos más actuales de las algas (por ejemplo HOEK *et al.* 1995): Cyanophyta (= Cyanobacteria), Prochlorophyta, Glaucophyta, Rhodophyta, Heterokontophyta (incluyendo Chrysophyceae, Xanthophyceae, Bacillariophyceae, Phaeophyceae, entre otras), Haptophyta (= Primnesiophyta), Cryptophyta, Dinophyta (= Pyrrophyta), Euglenophyta, Chloroarcharnophyta y Chlorophyta. Todas esas divisiones probablemente sólo tienen en común el hecho de agrupar a organismos esencialmente fotosintetizadores, con fotosíntesis aerobia (con clorofila a, más otras clorofilas y otros tipos de pigmentos).
- ⁷ En este capítulo, se presenta un inventario actualizado de las algas marinas bentónicas [Cyanophyta (= Cyanobacteria), Rhodophyta, Heterokontophyta (incluyendo Xanthophyceae y Phaeophyceae) y Chlorophyta] reportadas para Venezuela, enmarcado en las tendencias conceptuales modernas acerca de la filogenia de este grupo de organismos (*ver* CAJA 1, PÁG. 101). Sobre la base de ese inventario y del contexto evolutivo, se comenta cómo debe ser ponderada la importancia de las algas en la biodiversidad existente en Venezuela, y se indican las lagunas de conocimiento al respecto.

Diversidad taxonómica

- ⁸ La ficología marina venezolana, orientada hacia la taxonomía, fue especialmente activa a partir de mediados de este siglo, sobre todo con la creación del Instituto Oceanográfico de Venezuela (Universidad de Oriente), hasta finales de los años ochenta, cuando empezó a ser sustituida por estudios aplicados con vistas a la explotación de macroalgas. Un hecho fundamental en este campo fue la publicación del «Catálogo de algas y angiospermas marinas bentónicas de Venezuela» de Ganesan (1989), en el cual se agrupó por primera vez toda la información dispersa en publicaciones extranjeras y nacionales a lo largo de más de un siglo de colectas, así como la mayor parte de los datos contenidos en Trabajos de Grado realizados en la Universidad de Oriente. En ese catálogo se inventarió un total de 515 especies y taxa infraespecíficos de las siguientes Clases de algas: Cyanophyceae (34), Rhodophyceae (275), Xanthophyceae (3), Phaeophyceae (77) y Chlorophyceae (126). Otras Clases de algas, que presentes en el bentos marino (por ejemplo Bacillariophyceae), no fueron incluidas por la inexistencia de publicaciones al respecto.
- ⁹ Casi diez años después de la publicación de ese catálogo, se añadieron, a la flora marina venezolana, diez especies y una variedad, todas de Rhodophyta, pero han ocurrido numerosos cambios conceptuales, así como de nomenclatura y sistemática (*ver* SILVA *et al.* 1996, WYNNE 1998). La TABLA 1 presenta una sinopsis actualizada de los taxa de algas

marinas citados para Venezuela sobre la base de la sistemática y nomenclatura moderna, donde se consideran 203 géneros, 484 especies y 33 taxa infraespecíficos de algas marinas bentónicas, distribuidas de la siguiente forma: Cyanophyta, 34 especies; Rhodophyta, 268 especies y 9 taxa infraespecíficos; Heterokontophyta, 71 especies y 7 taxa infraespecíficos, y Chlorophyta, 111 especies y 17 taxa infraespecíficos. A despecho de una Flora detallada o manuales y claves que ayuden a identificar esas especies, las siguientes obras, con los cambios en la nomenclatura y sistemáticos a que haya lugar, pueden ser útiles: Taylor (1960), Rodríguez (1972), Lemus (1974, 1979, 1984), Schnetter (1976, 1978), Aponte (1985), Schneider y Searles (1991), Littler y Littler (1997), entre otras.

TABLA 1. Diversidad de algas en el medio marino bentónico de Venezuela
(s : subespecie; v: variedad, y f: forma).

<i>división</i>	<i>orden</i>	<i>familias</i>	<i>géneros</i>	<i>especies (+ taxa infraespecíficos)</i>	<i>especies y taxa infraespecíficos endémicos</i>	
Cyanophyta	Chroococcales	4	11	14	10 ?	
	Oscillatoriales	3	7	16	6 ?	
	Nostocales	3	3	4	-	
Rhodophyta	Porphyridiales	1	2	2	-	
	Erythropeltidales	1	3	4	-	
	Bangiales	1	1	1 (+1 v)	-	
	Acrochaëtiales	1	2	8	-	
	Nemaliales	2	9	17	-	
	Galidiales	2	4	14 (+2 v)	-	
	Gracilariales	2	4	25	4	
	Bonnemaisoniales	1	1	1	-	
	Hildenbrandiales	1	1	1	-	
	Corallinales	2	11	21	2 ?	
	Gigartinales	11	14	26	-	
	Plocamiales	1	1	2	-	
	Halymeniales	2	4	14 (+1 s)	1 s	
	Rhodymeniales	3	9	21	4 ?	
	Ceramiales	4	47	111 (+1 s, 3 v, 1 f)	2 ?	
	Heterokontophyta	Vaucheriales	1	1	3	-
		Ectocarpales	1	7	13	-
Chordariales		3	4	4	-	
Sporochnales		1	1	1	-	
Dictyosiphonales		1	1	1	-	
Scytosiphonales		2	4	5	-	
Sphacelariales		1	1	4	-	
Dictyotales		1	6	25 (+1 v)	-	
Fucales		1	2	15 (+6 v)	-	
Chlorophyta		Ulvales	5	8	18 (+2 s)	-
	Phæophilales	1	1	1	-	
	Cladophorales	5	15	38	-	
	Bryopsidales	4	13	47 (+11 v, 4 f)	1 ?	
	Dasycladales	2	5	7	-	
TOTAL		74	203	484 (+33 t.i)	30 ?	

- ¹⁰ La predominancia de Rhodophyta y la baja relación de especies por género (aproximadamente 2,4) no es una sorpresa para un país del trópico. Un hecho que sí es curioso es que, a pesar de haber sido añadidas diez especies y una variedad después de la publicación de Ganesan (1989), nuestro número total de especies sólo es mayor que el de aquel catálogo por dos unidades (517 *versus* 515), debido a los numerosos casos de sinonimia demostrados desde entonces. Esto puede dar una idea de lo circunstanciales que pueden ser las conclusiones sobre diversidad extraídas a partir de la sistemática de un grupo taxonómicamente complejo.
- ¹¹ En todo caso, para el océano Atlántico americano tropical y subtropical (desde Carolina del Norte hasta Brasil) se han descrito aproximadamente 1.232 especies (sin incluir taxa infraespecíficos, WYNNÉ 1998), sólo de las Clases Rhodophyceae (760), Phaeophyceae (168) y Chlorophyceae (304); de forma que aproximadamente un 36 por ciento de ese total ha sido descrito para Venezuela; un número razonable, si se considera la extensión de la costa venezolana (unos 3.720 km) y la diversidad de ecosistemas marinos que ella comprende (por ejemplo costas rocosas diversas, arrecifes coralinos, praderas de *Thalassia*, formaciones de manglar, etc.).
- ¹² Sin embargo, ese número aún debe estar por debajo de la cantidad real de especies de algas marinas bentónicas (sin considerar Bacillariophyceae) que ocurren en las costas del país, por varias razones: 1) una parte significativa de los 116 registros inciertos que reporta Ganesan (1989), que no son considerados en estos cálculos, seguramente se sumarían a la flora si se determinara con precisión su *status*; 2) gran parte de los estudios florísticos realizados en el país fueron hechos sobre la base de colecciones episódicas, y muchas algas tropicales precisamente se caracterizan por ser efímeras; 3) algunas regiones importantes (por ejemplo, la costa norte de la Península de Paria) son virtualmente inexploradas; 4) casi toda la costa de Venezuela está enmarcada en el Mar Caribe, la región más rica en especies de algas del Atlántico (BOLTON 1994, NORTON *et al.* 1996) y, aparentemente, el centro de dispersión principal de la flora atlántica marina (OLIVEIRA 1977); entre otras causas.
- ¹³ Las algas marinas bentónicas aportan a la diversidad biológica presente en Venezuela un componente significativo por su diversidad filética: 4 Divisiones o Phyla, 5 Clases, 32 Órdenes, 74 familias y 203 géneros. Esos números, todavía no expresan una buena medida de la diversidad filogenética de las algas, ya que ellas representan al grupo filogenéticamente más diverso, toda vez que están repartidas entre casi todos los linajes de procariotes y eucariotes. La diversidad filogenética contenida en este grupo de organismos es mayor, por ejemplo, que aquella contenida en los eumetazoa, el linaje que va de Porifera a Chordata, aunque su número de especies es obviamente menor.
- ¹⁴ Así, la diversidad de las algas debe ser valorada, sobre todo, desde este punto de vista, lo cual conlleva a considerar en una forma más justa el acervo genético, funcional, metabólico, etc., contenido en este arreglo polifilético y artificial de organismos. Esto no quiere decir que deba desdeñarse su contribución a las estimaciones del número global o regional de especies; puesto que el número total de especies de algas reconocidas actualmente (unas 45.000) es considerado sólo como una aproximación incompleta al número real y, según las estimaciones conservadoras, este número debería aumentar hasta unas 155.000 especies (de acuerdo a estimaciones no conservadoras, solamente las Bacillariophyceae podrían llegar a 10 millones de especies; NORTON *et al.* 1996).

- ¹⁵ El número de especies y taxa infraespecíficos aparentemente endémicos representa un 5,8 por ciento del total descrito para el país, un porcentaje coherente con el hecho de que la flora marina de Venezuela forma parte de una unidad fitogeográfica mayor, el Mar Caribe (HOEK 1975), la cual presenta básicamente una continuidad hacia el norte (hasta Carolina del Norte; SCHNEIDER y SEARLES 1991) y hacia el sur (hasta Espíritu Santo, Brasil; OLIVEIRA 1977). Esta estimación debe manejarse con cautela, dado el desconocimiento de la diversidad en estos ecosistemas.

POTENCIALIDADES

- ¹⁶ Las algas bentónicas han sido aprovechadas durante siglos por algunos pueblos, principalmente del lejano oriente, y en la actualidad son la base de un gran negocio global, dirigido principalmente hacia dos vertientes, 1) el aprovechamiento de especies comestibles y 2) la extracción de geles o ficoloides, los cuales son insustituibles en las sociedades actuales (JENSEN 1993).
- ¹⁷ Venezuela no se caracteriza precisamente por sus costumbres culinarias relacionadas con las algas, aunque existen especies potencialmente valiosas, quizás, desde ese punto de vista: *Porphyra spiralis* var. *amplifolia*, *Gayralia oxysperma* (antigua *Monostroma oxyspermum*), *Caulerpa racemosa*, *Gracilaria domingensis*, entre muchas otras, las cuales podrían ser exportadas a los centros de consumo. Que se tenga noticia, en el Caribe sólo son consumidas algas (un grupo de varias *Gracilaria* llamadas «seamoss») en las islas de Santa Lucía, Jamaica y otras Antillas Menores, donde son consideradas como afrodisíacos (SMITH 1998). Una alternativa creciente en los países occidentales es el uso de algas y comprimidos a base de algas en dietas, apoyado en sus altos valores proteínicos, vitamínicos y de antioxidantes, y sus bajos contenidos de grasas.
- ¹⁸ Particularmente promisorias en Venezuela son las algas productoras de geles, entre las que se encuentran, entre otras, muchas especies locales de los géneros *Gelidium*, *Gracilaria*, *Gracilariopsis*, *Hypnea*, *Pterocladia*, *Sargassum*, etc. En este sentido, se han realizado desde los años ochenta varios tipos de estudios y cultivos pilotos, especialmente con especies de *Gracilaria* (LEMUS y APONTE 1987, APONTE y LEMUS 1989). Así mismo, ya han habido empresas comerciales exportadoras de materia prima (RACCA *et al.* 1993). Venezuela tiene las ventajas competitivas de su posición estratégica cerca de los mercados norteamericanos y europeos, y de sus condiciones oceanográficas, aunque todavía no se ha desarrollado un paquete tecnológico-social totalmente satisfactorio. Esta es una actividad creciente en Latino América, y en Chile se han obtenido excelentes resultados (OLIVEIRA y ALVEAL 1990).
- ¹⁹ Otras posibilidades de aprovechamiento de las algas son las extracciones de sustancias bioactivas y, virtualmente, todas las especies probadas en ese sentido producen diferentes tipos de antibióticos (PESANDO 1990). Algas tan comunes como *Caulerpa* spp., *Codium* spp., *Sargassum* spp., entre otras, producen varios tipos de compuestos con actividad antitumoral efectivos contra diferentes tipos de cánceres (*ver* revisión en GÜVEN *et al.* 1990). En Venezuela aún no han sido estudiadas algas marinas bentónicas con ese enfoque, pero no es arriesgado asegurar que ellas nos depararán estimulantes sorpresas cuando sean revisadas. La ficología aplicada en Venezuela, con las más de 500 especies de algas marinas bentónicas presentes en el país, tiene un vasto y casi inexplorado campo de trabajo.

Prioridades de investigación

²⁰ Para Venezuela han sido reportados 203 géneros y 484 especies (más 33 taxa infraespecíficos) de algas marinas bentónicas, sin considerar diatomeas, números que podrían ser aumentados si se emprendiera un programa taxonómico interinstitucional bien organizado, con objetivos a mediano plazo, en el que se hicieran colecciones sostenidas en el tiempo y en el espacio, y se abarcaran los grupos descuidados, como cianobacterias y diatomeas. Las algas, así como otros organismos poco familiares, usualmente son olvidadas, pero ellas pueden dar una mejor idea de la biodiversidad existente en un lugar determinado, toda vez que representan linajes evolutivamente muy distintos y su acervo genético ha existido desde los primeros tiempos de la vida en el planeta. Considerando el potencial, ya evidenciado, de estos organismos es una tarea perentoria realizar investigaciones que permitan su explotación y uso sustentable.

Agradecimientos

²¹ A los Drs. E.C. de Oliveira y M.C. de Oliveira por la lectura crítica del manuscrito. A través de una beca del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICIT), el autor se encuentra realizando doctorado en São Paulo (Brasil).

Origen de los Eucariotas

Una manera de comprender mejor la diversa colección de organismos existentes es a través de la teoría endosimbiótica, la cual busca explicar el origen de los eucariotas. Esta teoría propone que las mitocondrias y los cloroplastos se originaron a partir de procariotes (bacterias y cianobacterias, respectivamente) que fueron atrapados en vacuolas fagocíticas por una célula eucariote primitiva, en la que no fueron degradados y se adaptaron a vivir como simbiotes (MARGULIS 1970). En el caso de las algas, según varios aspectos citológicos revelados por microscopía electrónica y las inferencias filogenéticas generadas a partir de comparaciones de secuencias homólogas de nucleótidos y aminoácidos en algunas proteínas y genes claves, aparentemente varios linajes de «proto-eucariotes» atraparon y «domesticaron» a cianobacterias e, incluso, más tarde a otras algas eucariotes, en lo que se ha llamado eventos endosimbióticos primarios y secundarios, respectivamente (GIBBS 1993).

Aparecieron, así, algas eucariotes con cloroplastos de dos membranas (Glaucophyta, Rhodophyta y Chlorophyta, incluyendo a las plantas terrestres), luego de la domesticación de cianobacterias.

Posteriormente aparecieron algas eucariotes con cloroplastos de tres o cuatro membranas. Los estudios del gen ribosomal contenido en el nucleomorfo muestran que éste es evolutivamente distinto del núcleo de la célula hospedera y está relacionado, al contrario, con algunas Rhodophyta (DOUGLAS *et al.* 1991), lo cual, sumado al hecho de que las Cryptophyta presentan ficobiliproteínas, apoya fuertemente la hipótesis de que sus cloroplastos se originaron a partir de una Rhodophyta domesticada.

Un caso similar se observa en las Chloroarchaeophyta, que también contienen cloroplastos de cuatro membranas con un nucleomorfo (LUDWIG y GIBBS 1989), aunque en este caso, por las comparaciones de secuencias de nucleótidos y el tipo de pigmentos (clorofila a y b), el alga eucariote domesticada fue aparentemente una Chlorophyta (BHATTACHARYA y MEDLIN 1998).

Así, divergieron: 1. el linaje de las algas con cloroplastos de dos membranas (incluyendo a las plantas terrestres), del cual se separaron las Cryptophyta antes de la captura de la cianobacteria. 2. El linaje de «animales verdaderos» (coanoflagelados y eumetazoos) y de los hongos «verdaderos» (Zygo-, Asco- y Basidiomycetes; WAINRIGHT *et al.* 1993), todos los cuales conservaron esencialmente la naturaleza heterótrofa de los eucariotes ancestrales. 3. El linaje de las Haptophyta. 4. El linaje de los ciliados, Apicomplexa y dinoflagelados, llamado grupo de los alveolados por las estructuras membranales esféricas en la base del flagelo que todos presentan (GADAJHAR *et al.* 1991, SOGIN y HINKLE 1997). Y finalmente, 5. el linaje de las Heterokontophyta (incluyendo diatomeas, algas pardas, crisofíceas, etc.) y de los hongos heterokontos (con dos flagelos de distinto tipo, uno con mastigonemas tubulares a ambos lados y otro liso), llamado linaje de los estramenópilos (LEIPE *et al.* 1994). Estos dos últimos linajes son realmente sorprendentes y, tal vez, esclarecedores. Por ejemplo, los Apicomplexa (*Plasmodium*, *Toxoplasma*, etc.) pueden considerarse como las «algas» más extrañas, puesto que contienen plástidos vestigiales no funcionales (KÖHLER *et al.* 1997). Así mismo, la antigua designación de «ficomicetos» a los hongos Oomycetes, Labyrinthulomycetes, aparentemente no estaba tan errada.

En síntesis, el análisis de diferentes hipótesis evolutivas lleva, básicamente, a la conclusión de que las asociaciones simbióticas, entre organismos fotosintetizadores y heterótrofos, fueron mucho más frecuentes y significativas para la historia de la vida en el planeta de lo que se había pensado. Las «algas» (incluyendo las plantas terrestres) representan, en última instancia, asociaciones simbióticas exitosas entre un organismo fotosintetizador y otro heterótrofo (como los líquenes, los corales formadores de arrecifes, *Tridacna* y muchos otros «animales»), sólo que en su caso el endosimbionte fue acoplado a la arquitectura celular y modificado hasta un nivel tal, en el cual ya es no es reconocido sino como un «cloroplasto».

REFERENCIAS

- ALLÈGRE, C. J. y SCHNEIDER, S.H. 1994. The evolution of the Earth. *Sci. Amer.* 271:44-51.
- APONTE, M. 1985. *Evaluación taxonómica de las algas marinas de la costa noreste de la Isla de Margarita, Venezuela*. Tesis de Post-Grado. Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente.
- APONTE, M. y LEMUS, A.J. 1989. Comparative study of the agar obtained from three species of *Gracilaria* feasible for culture in Venezuela, en *Proceedings of the Workshop on Cultivation of Seaweed in Latin America*. (eds. E.C. Oliveira y N. Kautsky), pp: 117-119. International Foundation for Science. S. Sebastião, Brazil.
- BHATTACHARYA, D. y MEDLIN, L. 1998. Algal phylogeny and the origin of land plants. *Plant. Physiol.* 116:9-15.
- BOLIN, B., DEGENS, E.T., DUVIGNEAU, D.P. y KEMP, S. 1977. The global biogeochemical carbon cycle, en *The global carbon cycle*. (eds. B. Bolin, E.T. Degens, S. Kemp, y P. Ketner), pp: 1-53. Wiley & Sons. NY, USA.
- BOLTON, J. J. 1994. Global seaweed diversity: patterns and anomalies. *Bot. Mar.*, 36:241-245.
- BROWN, B. E. y OGDEN, J. C. 1993. Coral bleaching. *Sci. Amer.* 268:64-70.
- DOUGLAS, S.E., MURPHY, C.A., SPENCER, D.V. y GRAY, M.W. 1991. Cryptomonad algae are evolutionary chimeras of two phylogenetically distinct unicellular eukaryotes. *Nature* 350:148-151.
- GADAJHAR, A.A., MARQUARDT, W.C., HALL, R., GUNDERSON, J., CARMONA, E.V.A. y SOGIN, M.L. 1991. Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptocodinium cohnii* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates and ciliates. *Mol. Biochem. Parasitol.* 45:147-154.
- GANESAN, E.K. 1989. *A catalog of benthic marine algae and seagrasses of Venezuela*. Fondo Editorial CONICIT. Caracas, Venezuela.
- GIBBS, S.P. 1993. The evolution of the algal chloroplast, en *Origins of plastids, symbiogenesis, prochlorophytes and the origins of chloroplasts* (ed. R.A. Lewin), pp: 107-121. Chapman and Hall. NY, USA.
- GÜVEN, K.C., GÜVENER, B. y GÜLER, E. 1990. Pharmacological activities of marine algae, en *Introduction to applied phycology* (ed. I. Akatsuka), pp: 67-92. SPB Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands.
- HAN, T.M. y RUNNEGAR, B. 1992. Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old Negaunee iron-formation, Michigan. *Science* 257:232-235.
- HOEK, C. VAN DEN. 1975. Phytogeographic provinces along the coasts of the northern Atlantic Ocean. *Phycologia* 14:317-330.
- HOEK, C. VAN DEN, MANN, D.G. y JAHNS, H.M. 1995. *Algae*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- HOLLIGAN, P.M. y HARBOUR, D.S. 1995. A review of Coccolithophores by Winter & Seisser. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 190:293-294.
- JENSEN, A. 1993. Present and future needs for algae and algal products. *Hydrobiologia* 260 / 261:15-23.
- KASTING, J. F. 1993. Earth's early atmosphere. *Science* 259:920-926.
- KÖHLER, S., DELWICHE, C.F., DENNY, P.W., TILNEY, L.G., WEBSTER, P., WILSON, R.J.M., PALMER, J.D. y ROOS, D.S. 1997. A plastid of probable green algal origin in apicomplexan parasites. *Science* 275:1485-1489.
- LEIPE, D.D., WAINRIGHT, J.H., GUNDERSON, J.H., PORTER, D., PATTERSON, D.J., VALOIS, F., HIMMERICH, S. y SOGIN, M.L. 1994. The stramenopiles from a molecular perspective: 16S-like rRNA sequences from *Labyrinthuloides minuta* and *Cafeteria roenbergensis*. *Phycologia* 33:369-377.
- LEMUS, A.J. 1974. Estudio taxonómico de las familias Ectocarpaceae, Sphacelariaceae y Dictyotaceae (Phaeophyta) de las costas occidentales del estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente* 13:23-46.
- LEMUS, A.J. 1979. Las algas marinas del Golfo de Paria, Venezuela I. Chlorophyta y Phaeophyta. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente* 18:17-36.
- LEMUS, A.J. 1984. Las algas marinas del Golfo de Paria, Venezuela II. Rhodophyta. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente* 23:55-112.

- LEMUS, A.J. y APONTE, M. 1987. Estudios de biomasa y regeneración de algunos bancos naturales de agarofitas en el oriente de Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente* 26:37-44.
- LITTLER, D.S. y LITTLER, M.M. 1997. An illustrated marine flora of the Pelican Cays, Belize. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 9:1-149.
- LITTLER, M. y LITTLER, D.S. 1984. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algæ, en *Progress in phycological research*, vol. 3. (eds. F.E. Round y D.J. Chapman), pp: 323-364. Biopress Ltd., Bristol, UK.
- LUDWIG, M. y GIBBS, S.P. 1989. Evidence that the nucleomorph of Chloroarchaon reptans (Chloroarchaonophyceæ) are vestigial nuclei: morphology, division and DNA-DAPI fluorescence. *J. Phycol.* 25:385-394.
- MANHART, J.R. y MCCOURT, R.M. 1992. Molecular data and species concepts in algæ. *J. Phycol.* 28:730-737.
- MARGULIS, L. 1970. *Origin of eukaryotic cell*. Yale University Press. New Haven & London.
- NORTON, T.A., MELKONIAN, M. y ANDERSEN, R. 1996. Algal biodiversity. *Phycologia* 35:308-326.
- OLIVEIRA, E.C. DE. 1977. *Algas marinas bentônicas do Brasil*. Trabajo de Grado de Libre Docencia, Universidade de São Paulo.
- OLIVEIRA, E.C. DE. 1997. Is there a relation among the global warming, the missing carbon, and the calcareous algæ? *An. Acad. Bras. Ci.* 68(1): 17-21.
- OLIVEIRA, E.C. DE y ALVEAL, K. 1990. The mariculture of Gracilaria (Rhodophyta) for the production of agar, en *Introduction to applied phycology*. (ed. I. Akatsuka), pp: 553-564. spb Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands.
- PESANDO, D. 1990. Antibacterial and antifungal activities of marine algæ, en *Introduction to applied phycology*. (ed. I. Akatsuka), pp: 3-26. spb Academic Publishing bv. The Hague, The Netherlands.
- RACCA, A., HURTADO, R., DAWES, C., BALLADARES, C. y RUBIO, J. 1993. Desarrollo del cultivo de Gracilarias en la Península de Araya (Venezuela), en *Situación actual de la industria de macroalgas productoras de ficocoloides en América Latina y el Caribe. Proyecto AQUILA II, Documento de Camp.* Núm. 13. (ed. J. Zertuche), pp: 33-38. FAO. Roma, Italia.
- RAGAN, M.A. 1998. On the delineation and higher-level classification of algæ. *Eur. J. Phycol.* 33:1-15.
- REAKA-KUDLA, M.L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forest, en *Biodiversity II* (eds. M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson y E.O. Wilson), pp: 83-108. Joseph Henry Press. Washington, DC., USA.
- RODRÍGUEZ DE RÍOS, N. 1972. Contribución al estudio sistemático de las algas macroscópicas de la costa de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 7:219-324.
- SCHNEIDER, C.W. y SEARLES, R.B. 1991. *Seaweeds of the southeastern United States*. Duke University Press. Durham, USA.
- SCHNETTER, R. 1976. Marine algen der Karibischen Küsten von Kolumbien. I. Phæophyceæ. *Bibl. Phycol.* 24:1-125.
- SCHNETTER, R. 1978. Marine algen der Karibischen Küsten von Kolumbien. II. Chlorophyceæ. *Bibl. Phycol.* 42:1-199.
- SCHOPF, J.W. 1993. Microfossils of the early Archaean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260:640-646.
- SILVA, P.C., BASSON, P.W. y MOE, R.L. 1996. Catalogue of the benthic marine algæ of the Indian Ocean. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 79:1-1259.
- SMITH, A.H. 1998. The seaweeds resources of the Caribbean, en *Seaweed resources of the world* (eds. A.T. Critchley y M. Ohno), pp: 324-330. Japan International Cooperation Agency. Yokosuka, Japan.
- SOGIN, M.L. y HINKLE, G. 1997. Common measures for studies of biodiversity: molecular phylogeny in eukaryotic microbial world, en *Biodiversity II* (eds. M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson y E.O. Wilson), pp: 109-122. Joseph Henry Press. Washington, DC., USA.
- TAYLOR, W.R. 1960. *Marine algæ of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. The University of Michigan Press. Ann Arbor, Michigan, USA.
- WAINRIGHT, P.O., HINKLE, G., SOGIN, M.L. y STICKEL, S.K. 1993. The monophyletic origins of the metazoa: an unexpected evolutionary link with fungi. *Science* 160:340-343.
- WYNNE, M.J. 1998. A checklist of benthic marine algæ of the tropical and subtropical western Atlantic: first revision. *Nova Hedwigia* 116:1-155.