

## Evidencias morfológicas y reproductivas para una circunscripción nueva del género *Trematocarpus* (Rhodophyta, Sarcodiaceae)

### Morphological and reproductive evidence for a new circumscription of the genus *Trematocarpus* (Rhodophyta, Sarcodiaceae)

Edna Barrientos<sup>1,2</sup>  
Krisler Alveal<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Universidad de Concepción  
Casilla 160 C  
Concepción, Chile  
\*E-mail: kalveal@udec.cl

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias  
Universidad Católica de la Santísima Concepción  
Alonso de Ribera 2850  
Concepción, Chile

Recibido en marzo de 2003; aceptado en enero de 2005

#### Resumen

Se propone una circunscripción actualizada del género *Trematocarpus* aportando nuevos antecedentes basados en estudios morfológicos y reproductivos del ejemplar tipo de *Trematocarpus dichotomus*, estudios efectuados en material *T. dichotomus*, de *T. acicularis* y de *T. concinnus* provenientes de Perú, Chile, Nueva Zelanda y Australia. Se agrega información bibliográfica de *T. pygmaeus*, *T. fragilis*, *T. flabellatus*, *T. papenfussi* y *T. affinis*. La diagnosis original posibilitaba la inclusión sólo de especies de talo cilíndrico, de no más de 5 cm de altura con tetrasporangios zonados y cistocarpos sobresalientes, descripción basada en ejemplares de *T. dichotomus* y de *T. virgatus*. Esta última especie resultó ser *Sarcodiotheca gaudichaudii* con lo cual la descripción tuvo mezcla de características de especies de dos géneros diferentes, aspecto clarificado parcialmente por Schmitz (1989) quien lectotipificó el género basado en las características de *T. dichotomus* de Perú. El presente estudio completa y corrige la diagnosis original relacionada con talla máxima de hasta 30 cm, talos de sección cilíndricos, subcilíndricos o aplastados de los representantes, nacimiento localizado de los órganos de reproducción gamética y esporica en la superficie cóncava o convexa en talos aplastados y en toda la superficie, en las especies de sección cilíndrica y subcilíndrica, sistema de adhesión mediante un disco con o sin proyecciones estoloníferas. Se aporta nueva información sobre el nacimiento y desarrollo de la rama carpogonial a partir de una célula intercalar diferenciada de la corteza, la cual desarrolla un filamento carpogonial de tres o cuatro células, mediante divisiones sucesivas y procesos de post-fertilización con fusión procarpial, fusión de células gonimoblásticas y generación externa de cistocarpos. Se indica además que las especies son dioicas. Esta descripción margina a especies de los géneros *Sarcodiotheca*, *Agardhiella* y *Eucheuma* que presentan características morfológicas y reproductivas próximas a *Trematocarpus* y a la vez incorpora correctamente a las 8 especies del género.

**Palabras clave:** Rhodophyta, Sarcodiaceae, circunscripción género *Trematocarpus*.

#### Abstract

An updated circumscription is proposed for the genus *Trematocarpus*, including new data based on morphological and reproductive studies of the type species *Trematocarpus dichotomus*. The material studied included *T. dichotomus*, *T. acicularis* and *T. concinnus* from Peru, Chile, New Zealand and Australia. Bibliographic information on *T. pygmaeus*, *T. fragilis*, *T. flabellatus*, *T. papenfussi* and *T. affinis* is also given. The initial diagnosis permitted the inclusion solely of species having cylindrical thalli, height no greater than 5 cm, zoned tetrasporangia and protruding cystocarps, and was based on descriptions of individuals of *T. dichotomus* and *T. virgatus*. The latter species, mis-identified, proved to be *Sarcodiotheca gaudichaudii*, and thus the description of the genus was based on characteristics of two species from two different genera, later partially clarified by Schmitz (1989) who lectotypified the genus based on the characteristics of *T. dichotomus* from Peru. The present study completes and corrects the original diagnosis, extending maximum sizes to 30 cm, thalli cylindrical, subcylindrical or flattened in cross-section, localized origin of gametic and sporific reproductive organs on the concave or convex surface in flattened thalli, and over the entire surface of cylindrical or subcylindrical thalli, and adhesion by a disc with or without stoloniferous projections. New

information is presented on the appearance and development of the carpogonial branch from a differentiated intercalary cell in the cortex, which develops a carpogonial filament of three or four cells through successive divisions. Processes of post-fertilization show procarpal fusion, fusion of gonimoblastic cells and external generation of cystocarps. It is also noted that the species are dioic. This description sets apart the genera *Sarcodiotheca*, *Agardhiella* and *Euclima*, which have morphological and reproductive characteristics similar to *Trematocarpus*, and correctly incorporates the eight currently recognized species of the genus.

*Key words:* Rhodophyta: Sarcodiaceae, genus *Trematocarpus*, circumscription.

## Introducción

El género *Trematocarpus* fue creado por Kützting (1843) basado en ejemplares de *T. dichotomus* provenientes de Perú, los cuales desafortunadamente estaban mezclados con ejemplares de *T. virgatus* Kützting, especie que posteriormente fue asignada a *Agardhiella tenera* (J.Ag.) Schmitz. A esta especie Kützting (1868) agregó *T. elongatus* (Kützting) del Océano Pacífico, que posteriormente Simons (1983) asimiló a *T. fragilis* (Ag.) DeToni incluyéndola finalmente en *T. fragilis* var. *divaricatus*.

Schmitz (1889) lectotipificó al género *Trematocarpus* con *T. dichotomus* procedente de Perú. Posteriormente, DeToni (1900) reconoce la existencia de otras tres especies de *Trematocarpus* de Sudáfrica, *T. flabellatus* (J.Ag.) DeToni, *T. affinis* (J.Ag.) DeToni y *T. fragilis* (J.Ag.) DeToni. Howe (1914) hace una buena descripción de *T. dichotomus*, la especie tipo, señalando por primera vez que ésta presenta sección cilíndrica en el estipe pero que tiene fundamentalmente talos aplastados de cerca de 11 cm de alto, 8–9 veces furcados, médula laxamente filamentosa con células periféricas de 5–10 µm de diámetro y gametangios sólo en la cara convexa del talo, con tetrasporangios zonados y cistocarpos marginales, pero no hace mención de la ubicación exclusiva de los órganos de reproducción en la cara convexa del talo, ni menciona estructura interna del cistocarpo. Howe (1914) clarificó también la situación de *T. virgatus* de Perú señalando que se trata de ejemplares pequeños de la especie *A. tenera* (J.Ag.) Schmitz.

*Trematocarpus pygmaeus* (Yendo) está presente en las costas de Japón, tiene frondas que forman tufos, cespitosos de 1.5–2 cm de largo, con estipes cilíndricos, levemente aplanados hacia los segmentos superiores. El estudio de Okamura (1927) no incluye en la descripción de *T. pygmaeus*, la ubicación de tetrasporangios, espermatangios o procarpos, pero señala que el carposporofito tiene una estructura celular no reticulada diferente a la que tienen la especie tipo y *T. acicularis* (J.Ag.) Kylin de Nueva Zelanda. A estas especies debe agregarse *T. concinnus* (Turner) DeToni de Australia. Searles (1972) describió para las costas de Carolina del Norte (EUA) la especie *T. papenfussi*, de 22 cm de alto, ejes delgados y cilíndricos, dicotómicamente divididos, pseudoparenquimatosos y células medulares alargadas. Este autor sin embargo no encontró gametangios, tetrasporangios ni cistocarpos, de tal manera que solamente la incluye tentativamente en el género *Trematocarpus*. Searles (1968) se refiere a especies descritas originalmente como *Dicurella* (Harvey), las que posteriormente el mismo Searles (1969) incluye en el género

## Introduction

The genus *Trematocarpus* was created by Kützting (1843) based on Peruvian specimens of *T. dichotomus*. The material then studied was unfortunately intermixed with specimens of *T. virgatus* Kützting, a species later assigned to *Agardhiella tenera* (J.Ag.) Schmitz. To this species Kützting (1868) added *T. elongatus* from the Pacific Ocean, a species which Simons (1983) later assimilated into *T. fragilis* (Ag.) DeToni, finally including it in *T. fragilis* var. *divaricatus*.

Schmitz (1889) lectotyped the genus *Trematocarpus* using *T. dichotomus* from Peru. DeToni (1900) recognized the existence of another three species of *Trematocarpus* in South Africa: *T. flabellatus* (J.Ag.) DeToni, *T. affinis* (J.Ag.) DeToni, and *T. fragilis* (J.Ag.) DeToni. Howe (1914) provided a good description of *T. dichotomus*, and for the first time the type species was described as having a stipe cylindrical in cross-section, but basically with flattened thalli of about 11 cm in height, 8–9 branchings, filamentous medulla with peripheral cells 5–10 mm in diameter, and gametangia only on the convex surface of the thallus, with zoned tetrasporangia and marginal cystocarps. There was no mention, however, of the exclusive location of the reproductive organs on the convex surface of the thallus of the type species, nor was there mention of the internal structure of the cystocarp. Howe (1914) also clarified the situation of *T. virgatus* from Peru, indicating that these were small specimens of *A. tenera* (J.Ag.) Schmitz.

*Trematocarpus pygmaeus* (Yendo) occurs on the Japanese coast and has fronds in the form of fuzzy tufts 1.5–2 cm in length, with cylindrical stipes slightly flattened towards the upper segments. The study by Okamura (1927) did not include the description of *T. pygmaeus*, nor the location of the tetrasporangia, spermatangia or procarps, but suggested that the carposporophyte had a non-reticulate cellular structure different from the type species and *T. acicularis* (J.Ag.) Kylin from New Zealand. *Trematocarpus concinnus* (Turner) DeToni from Australia should be added to these species. Searles (1972) described *T. papenfussi* from North Carolina (USA), which was 22 cm in height with thin cylindrical axes, dichotomously divided, pseudoparenchymatous and with elongated medullary cells. This author, however, did not find gametangia, tetrasporangia or cystocarps, so it was only tentatively included in the genus *Trematocarpus*. Searles (1968) referred to three species originally described as *Dicurella* (Harvey), which he later (Searles, 1969) included in the genus *Trematocarpus*. These species are *T. fragilis* (C.Ag.) DeToni, *T. concinnus* (Turner) DeToni, and *T. scutellatus* (Hering) Searles. Searles (1968,

*Trematocarpus*. Dichas especies son: *T. fragilis* (C.Ag.) DeToni, *T. concinnus* (Turner) DeToni y *T. scutellatus* (Hering) Searles. Searles (1968, 1969) entrega información del hábito de las especies, estructura interna de los talos, ubicación y forma de los tetrasporangios, aspectos del carposporofito y cistocarpos e información parcial de los procesos de prefertilización de *T. fragilis* y *T. scutellatus*.

Finalmente Simons (1983) hace un estudio de representantes sudafricanos, aunque solamente presenta información del hábito de las especies, de la estructura interna y la sección transversal de los talos, pero no sustenta sus aportes con descripción de estructuras, de procesos reproductivos, ni del carposporofito, información clave para incluir o excluir especies en este género. Searles propone el establecimiento de *T. fragilis* (Ag.) DeToni var. *divaricatus* Simons, *T. fragilis*, var. *fragilis* Simons, *T. flabellatus* (J.Ag.) DeToni y *T. affinis* (J.Ag.) DeToni para las costas sudafricanas.

Ninguno de los trabajos mencionados actualiza la descripción del género ni describe de manera completa los procesos reproductivos, ni la estructura del carposporofito a excepción de Searles (1968, 1969). Los autores no informaron ni de la estructura, ni la ubicación preferencial de los órganos de reproducción en especies de sección cilíndrica, semicilíndrica o de organización dorsoventral. Este trabajo aporta nueva información morfológica, estructural, procesos de pre y post-fertilización de especies del género, teniendo como objetivo lograr una caracterización más completa de *Trematocarpus* para circunscribirlo adecuadamente y con ello establecer diferencias claras con géneros afines como *Agardhiella*, *Sarcodiotheca*, *Eucheuma*.

## Materiales y métodos

Los especímenes de *T. dichotomus* utilizados en este estudio provienen de Isla Vieja y Caleta Chala, Perú (fig. 1a) esta es la localidad tipo, especímenes de *T. acicularis* de Nueva Zelanda (fig. 1b) aportados por la Dra. W. Nelson, *T. dichotomus* iso-tipo 941.98-268 obtenido del Herbario de Leiden, Holanda (fig. 2a), *T. acicularis* del Museo de Wellington, Nueva Zelanda (fig. 2b), *T. dichotomus* de Concepción, Chile (fig. 3a), *T. dichotomus* de la Universidad Federico Villarreal de Perú (fig. 3b) y *T. concinnus* (ejemplar N° 364) (Fig. 3c) del

1969) gave information on the habitats of these species, internal structure of their thalli, location and form of the tetrasporangia, aspects of the carposporophyte and cystocarps, and partial information on the pre-fertilization processes in *T. fragilis* and *T. scutellatus*.

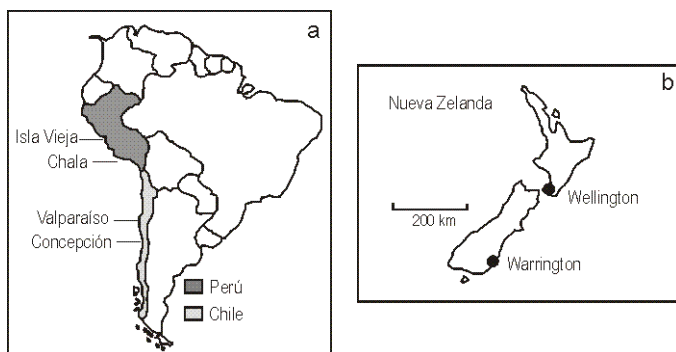
Finally, Simons (1983) made a study of the South African representatives, but only presented information on the habits of these species, their internal structure and transverse sections of their thalli. He did not support his data with descriptions of reproductive structures or processes, nor of the carposporophyte, which is key information for including or excluding species in this genus. Searles proposed the establishment of *T. fragilis* (Ag.) DeToni var. *divaricatus* Simons, *T. fragilis* var. *fragilis* Simons, *T. flabellatus* (J.Ag.) DeToni and *T. affinis* (J.Ag.) DeToni for the South African coast.

None of the studies mentioned above updates the description of the genus or gives a complete description of the reproductive processes, nor are data given on the structure of the carposporophyte, except for Searles (1968, 1969). Neither is information given of the structure nor of the preferential location of the reproductive organs in species with cylindrical or semi-cylindrical section thalli, or in dorsoventral organization. The present study provides new morphological and structural information, as well as data on pre- and post-fertilization processes of species in the genus with the objective of reaching a more complete characterization of *Trematocarpus* for its adequate circumscription, and with this to establish clear differences separating it from *Agardhiella*, *Sarcodiotheca* and *Eucheuma*.

## Materials and methods

The specimens of *T. dichotomus* used in this study originated from Isla Vieja and Caleta Chala, Peru (fig. 1a) which is the type locality, specimens the *T. acicularis* from New Zealand (fig. 1b) (provide by Dr. W. Nelson), *T. dichotomus* iso-type 941.98-268 was obtained from the Leiden Herbarium in the Netherlands (fig. 2a), *T. acicularis* from Wellington Museum (fig. 2b), *T. dichotomus* from Concepcion, Chile (fig. 3a), *T. dichotomus* from Federico Villarreal University, Peru (fig. 3b) and *T. concinnus* from the State Herbarium of South Australia (sample N° 364) (fig. 3c), originally identified by H.B.S. Womersley.

Non-herbarium specimens were observed fresh, fixed and preserved in 5–10% seawater formalin, and abundant dry



**Figura 1.** Áreas de recolección y distribución geográfica. (a) Distribución geográfica de *Trematocarpus dichotomus* en las costas de Perú y Chile. Localidades de recolección: en Perú, Isla Vieja y Chala; en Chile, Valparaíso y Concepción. (b) Distribución geográfica de *Trematocarpus acicularis* en Nueva Zelanda, localidades de recolección: Warrington (localidad tipo) y Wellington.

**Figure 1.** Geographic distribution and collection areas. (a) *Trematocarpus dichotomus*, from Isla Vieja and Chala, Peru, and from Valparaíso and Concepción, Chile. (b) *Trematocarpus acicularis*, from Warrington (type locality) and Wellington, New Zealand.

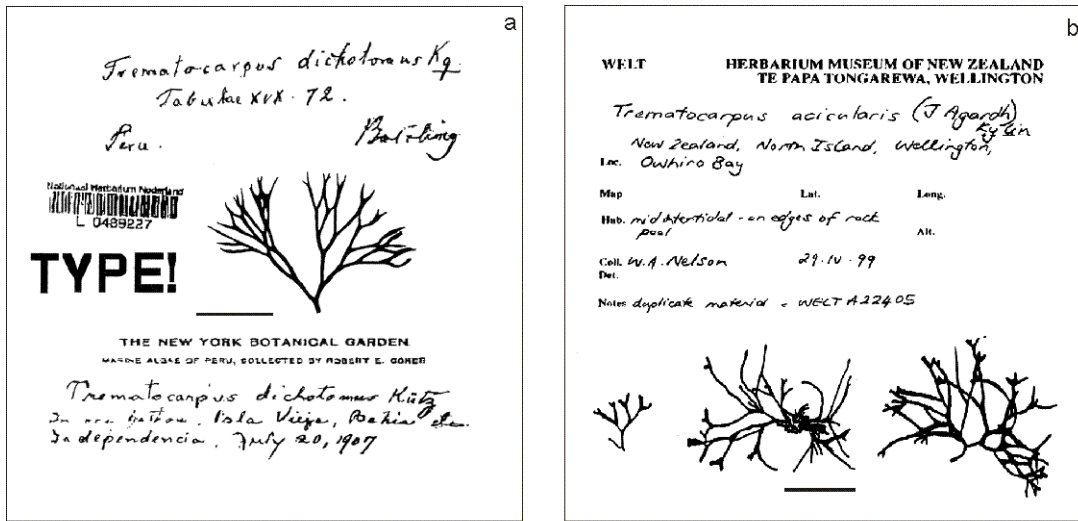


Figura 2. Hábito de *Trematocarpus dichotomus* y *T. acicularis*. (a) Hábito de *T. dichotomus* Especie Tipo, Colección Rijksherbarium, Leiden, Holanda, No. 941.98-268. Barra de escala = 3 cm. (b) Hábito de *T. acicularis*. Colección del Herbario Te Papa Tongarewa, Wellington, Nueva Zelanda. Barra de escala = 1.5 cm.

Figure 2. (a) Habit of *Trematocarpus dichotomus*, type species. Collection: No. 941.98-268, Rijksmuseum Herbarium, Leiden, the Netherlands. Scale bar = 3 cm. (b) Habit of *Trematocarpus acicularis*. Collection: No. A22405, Te Papa Tongarewa Herbarium, Wellington, New Zealand. Scale bar = 1.5 cm.

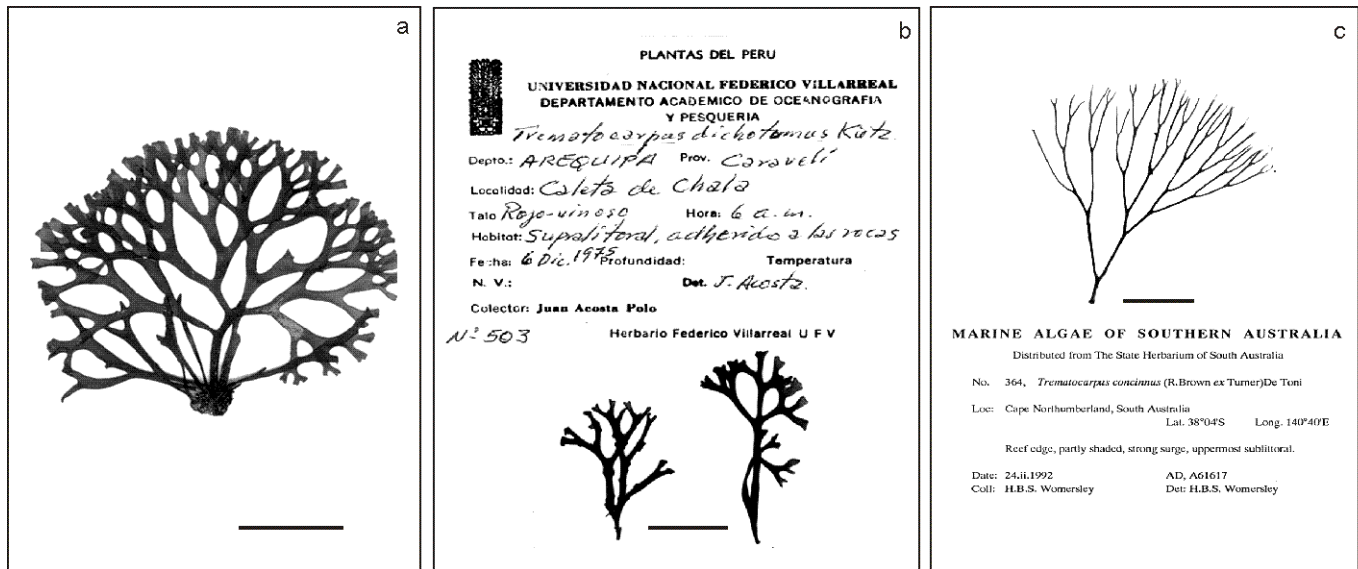


Figura 3. (a) Hábito de *Trematocarpus dichotomus*, *T. acicularis* y *T. concinnus*. (a) Hábito de *T. dichotomus* de Concepción (Chile), CON 3001, Colección del Herbario de la Universidad de Concepción. Barra de escala = 3 cm. (b) Hábito de *T. dichotomus* de Chala (Perú), No. 503, Colección Herbario Federico Villarreal, Perú. Barra de escala = 3 cm. (c) Hábito de *T. concinnus*, No. 364, Colección del Herbario Estatal del Sur de Australia. Barra de escala = 3 cm.

Figure 3. (a) Habit of *Trematocarpus dichotomus* from Concepción (Chile). Collection: CON 3001, Herbarium of the University of Concepción. Scale bar = 3 cm. (b) Habit of *Trematocarpus dichotomus* from Chala (Peru). Collection: No. 503, Federico Villarreal Herbarium, Perú. Scale bar = 3 cm. (c) Habit of *Trematocarpus concinnus*. Collection: No. 364, State Herbarium of South Australia.

Herbario Estatal del Sur de Australia identificado por H.B.S. Womersley.

Los estudios se efectuaron con especímenes frescos, fijados y preservados en formalina diluida al 5–10% en agua de mar disponiendo de abundante material seco y herborizado. Los cortes fueron teñidos con azul de anilina al 1% en solución

herbarium material was studied. Sectioned materials were stained with 1% aniline blue in 1% HCl acidified aqueous solution, and mounted on microscope slides under coverslips using 50% Aqueous Karo® Corn Syrup. An aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate stain (Wittmann, 1965) was used, following the procedure of Hommersand *et al.* (1992), using Hoyer 1:1

acidificada de HCl al 1% y montados en portaobjetos en miel de maíz Karo al 50%. Se utilizó la tinción hematoxilina-acetioferro-hidrato de cloral (Wittmann, 1965), de acuerdo al procedimiento de Hommersand *et al.* (1992), con medio de montaje Hoyer 1:1 en agua destilada (Stevens, 1981). Las observaciones y fotografías se realizaron con un microscopio óptico Olympus (modelo CX31) con cámara fotográfica incorporada. Las ilustraciones se hicieron con cámara clara Zeiss. Los especímenes de herbario fueron fotografiados con cámara digital y escaneados usando un modelo CanoScan FG 630P.

Se consideraron además los antecedentes aportados por Searles (1968, 1969) sobre *T. fragilis* y *T. scutellatus* (ahora *T. affinis*) y la información de Yendo (1920), información aportada por Okamura (1927) sobre *T. pygmaeus* de Japón y los resultados de Simons (1983) sobre las especies *T. flabellatus*, *T. affinis* y *T. fragilis* var. *fragilis* y var. *divaricatus* de Sudáfrica.

## Resultados

### *Trematocarpus dichotomus* Kützing

#### Morfología y estructura del talo

Talos dicotómicamente divididos y expandidos hacia los segmentos superiores en forma de abanico, estipe cilíndrico y aplastado dorsoventralmente hacia los segmentos superiores con una cara cóncava y otra convexa (figs. 2a, 3a–b) alcanzando tallas de 5–15 cm de altura con 8–9 órdenes de ramificaciones dicotómicas (tabla 1). Internamente posee una corteza de 2–3 corridas de células pigmentadas, uninucleadas, de 5–8  $\mu\text{m}$  de diámetro, subcorteza de 2–3 capas con células de 20–30  $\mu\text{m}$  de diámetro, médula de células alargadas en sentido basiapical de 113–150  $\mu\text{m}$  de largo.

#### Procarpos y procesos de pre y postfertilización

La dorsoventralidad de *T. dichotomus* se expresa también en la ubicación de los órganos de reproducción. Los procarpos con ramas carpogoniales tricelulares nacen en la superficie cóncava de los talos y son originados de una célula cortical intercalar alargada la cual, mediante dos divisiones sucesivas diferencia dos células hipoginas y el carpogonio (fig. 4a, b, f). El desarrollo de la rama carpogonial es hacia el exterior, el tricógino primero se curva hacia el interior del talo y luego sale hacia la superficie (fig. 4c, g), y en el punto de conexión con el carpogonio forma una constricción (fig. 4d). Ocurrecida la fecundación, el tricógino se absorbe, la célula hipogina 2 adquiere forma de media luna (fig. 4e) y se fusiona con el carpogonio y con la primera célula hipogina, posteriormente se fusiona con la célula soporte, formándose una gran célula de fusión de forma ovalada de 20–32.5  $\mu\text{m}$  por 30–65  $\mu\text{m}$ , localizándose cerca de la superficie del talo (fig. 4h, i, j). Este proceso es similar en todas las especies estudiadas (*T. dichotomus* y *T. acicularis*), y es semejante al que presentan *T. fragilis* y *T. scutellatus*, *T. affinis* estudiadas por Searles (1968, 1969), al

mounting medium in distilled water (Stevens, 1981). Observations were made using a light microscope (Olympus model CX31) and photographs were obtained with the microscope's camera. Illustrations were made using a Zeiss camera lucida. Herbarium specimens were photographed using a digital camera and scanned using a CanoScan model FG 630 P.

Data from Searles (1968, 1969) on *T. fragilis* and *T. scutellatus* (now *T. affinis*) were considered, as well as information from Okamura (1927) on *T. pygmaeus* from Japan.

The results of Simons (1983) on *T. flabellatus*, *T. affinis*, *T. fragilis* var. *fragilis*, and *T. fragilis* var. *divaricatus* from South Africa were also considered.

## Results

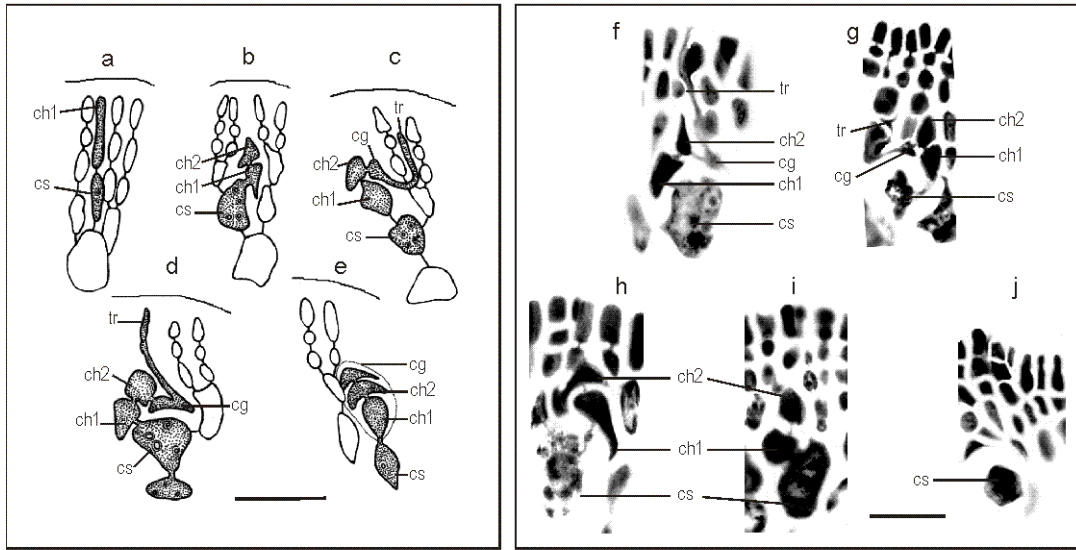
### *Trematocarpus dichotomus* Kützing

#### Morphology and structure of the thallus

Thalli dichotomously divided and expanded towards the upper segments in fan-like form, stipe cylindrical and dorsoventrally flattened toward upper segments with one concave surface and the other surface convex (figs. 2a, 3a–b), reaching sizes of 5–15 cm in height with 8–9 orders of dichotomous ramification (table 1). Internally it has a cortex of 2–3 layers of pigmented uninucleate cells 5–8  $\mu\text{m}$  in diameter, subcortex with 2–3 layers of cells 20–30  $\mu\text{m}$  in diameter, medulla with cells 113–150  $\mu\text{m}$  in length, elongated in the basiapical direction.

#### Procarps and pre- and post-fertilization processes

The dorsoventrality of *T. dichotomus* is also expressed in the location of the reproductive organs. The procarps, with tricellular carpogonial branches, arise on the concave surfaces of the thalli and originate from an elongated intercalar cortical cell, which through two successive divisions differentiates two hypogynous cells and the carpogonium (fig. 4a, b, f). The development of the carpogonial branch is toward the exterior; the trichogyne first curves toward the interior of the thallus and then exits toward the surface (fig. 4c, g), forming a constriction at the point of connection with the carpogonium (fig. 4d). Once fertilization has occurred, the trichogyne is absorbed and the second hypogynous cell takes on a half-moon shape (fig. 4e) and fuses with the carpogonium and the first hypogynous cell; subsequently it fuses with the support cell, forming a large ovate fusion cell measuring 20–32.5  $\mu\text{m}$  by 30–65  $\mu\text{m}$  and becomes positioned on the surface of the thallus (fig. 4h–j). This process is similar in both the species directly observed in this study (*T. dichotomus* and *T. acicularis*), and is similar to that in *T. fragilis*, *T. scutellatus* and *T. affinis* studied by Searles (1968, 1969), as well as in the Australian species *T. concinnus*. Okamura (1927) did not report on pre- and post-fertilization processes in *T. pygmaeus* of Yendo (1920).



**Figura 4.** Esquemas en cámara clara y fotografías de los estadios de desarrollo del filamento carpogonial de *Trematocarpus dichotomus* (CON 3054, Colección del Herbario de la Universidad de Concepción), (a–d, f) eventos de prefertilización, (e, g–j) evento de postfertilización, sección trasversal. (a) Célula hipogina 1 (ch1) y célula de soporte (cs); (b) Célula hipogina 1 (ch1) se divide en forma oblicua y forma célula hipogina 2 (ch2); (c) Tricógino (tr) y carpogonio (cg); (d, f) Filamento carpogonial, célula de soporte (cs), célula hipogina 1 (ch1), célula hipogina 2 (ch2), carpogonio (cg) y tricógino (tr); (e) Conjunto procarpal, el carpogonio (cg) queda orientado hacia la superficie; (h, j) Fusión procarpal. Barra de escala = 30  $\mu\text{m}$ .

**Figure 4.** Camera lucida scheme and photography of the developmental stages of the carpogonial filament of *Trematocarpus dichotomus* (CON 3054, Herbarium of the University of Concepción): (a–d, f) prefertilization events and (e, g–j) postfertilization event, cross-section. (a) Hypogynous cell 1 (ch1) and support cell (cs). (b) Hypogynous cell 1 (ch1) divides obliquely and forms hypogynous cell 2 (ch2). (c) Trichogyne (tr) and carpogonium (cg). (d, f) Carpogonial filament, support cell (cs), hypogynous cell 1 (ch1), hypogynous cell 2 (ch2), carpogonium (cg) and trichogyne (tr). (e) Procarpal group sample; the carpogonium remains oriented towards the surface. (h–j) Procarpal fusion. Scale bar = 30  $\mu\text{m}$ .

igual que la especie australiana *T. concinnus*. Okamura (1927) no estudió los procesos de pre y postfertilización en *T. pygmaeus* de Yendo (1920).

En el cistocarp, los filamentos del gonimoblasto experimentan reabsorción de tabiques, quedando multinucleados en una trama reticulada; crecen de forma radiada en la cavidad del cistocarp (fig. 5a, b) y generan, a partir de la célula apical, 2–4 carposporangios en filas basipetales levemente alargadas de 15–25  $\mu\text{m}$  de diámetro. Los cistocarpos de *T. dichotomus* nacen sólo en la superficie cóncava de las ramificaciones, son sésiles, esféricos de 600–2000  $\mu\text{m}$  de diámetro, con un ostíolo central y pericarpo de 14–18 capas de células isodiamétricas de 15–25  $\mu\text{m}$  de diámetro, las más superficiales más pequeñas que las internas.

#### Tetrasporangios

Los tetrasporangios en *T. dichotomus* están también sólo en la cara cóncava de las ramificaciones planas (fig. 6a), se distribuyen en parches, tienen forma cilíndrica de bordes redondeados de 40–80  $\mu\text{m}$  de largo por 12–25  $\mu\text{m}$  de ancho y nacen de una célula madre de 8–12  $\mu\text{m}$  de diámetro y en nematecios.

#### Espermatangios

Los espermatangios en *T. dichotomus* (fig. 6e) van en soros irregulares sólo en la superficie cóncava de los talos y se

In the cystocarp, the filaments of the gonimoblast undergo resorption of cross-walls, remaining multinucleate in a reticulated network, and grow in a radiate form in the cavity of the cystocarp (fig. 5a–b). They generate 2–4 carposporangia from the apical cell in slightly elongated basipetal rows 15–25  $\mu\text{m}$  in diameter. The cystocarps of *T. dichotomus* arise only on the concave surfaces of the branches, are sessile, spherical of 600–2000  $\mu\text{m}$  in diameter with a central ostiole, and pericarpo of 14–18 layers of isodiametric cells 15–25  $\mu\text{m}$  in diameter, the more superficial cells smaller than the inner cells.

#### Tetrasporangia

The tetrasporangia of *T. dichotomus* also occur only on the concave surfaces of the flattened branches (fig. 6a). They are distributed in patches, cylindrical in form with rounded borders about 40–80  $\mu\text{m}$  in length by 12–25  $\mu\text{m}$  in width, and arise from a mother cell of about 8–12  $\mu\text{m}$  in diameter and in nematecia.

#### Spermatangia

The spermatangia of *T. dichotomus* (fig. 6e) occur in irregular sori, only on the concave surfaces of the thalli. They originate in elongated cortical cells 16–18  $\mu\text{m}$  in length, and produce ovoid spermatia (3.5–6.0  $\mu\text{m}$ ). In *T. affinis* (ex *T. scutellata*, fig. 6f) the spermatangia are formed in the apexes of the branches.



Tabla 1. Características más importantes de *Trematocarpus*.  
Table 1. Prominent characteristics of *Trematocarpus* spp.

	<i>T. dichotomus</i> Kützing, 1843 Perú	<i>T. acicularis</i> (J.Ag.) Kylin, 1932 Nueva Zelanda	<i>T. concinnus</i> (Turner) DeToni, 1900 Australia	<i>T. pygmaeus</i> Yendo, 1920 Japón	<i>T. fragilis</i> (J.Ag.) DeToni, 1900 Sudáfrica	<i>T. flabellatus</i> (J.Ag.) DeToni, 1900 Sudáfrica	<i>T. affinis</i> (J.Ag.) DeToni, 1900 Sudáfrica	<i>T. pajenfussii</i> Searles, 1972
Talla (cm)	5-15	3.5-15	15	1.5-2.0	15-30	8	4-7	22
Ramificación	Dicótoma 8-9 órdenes	Bifurcación distal 1-2 órdenes	Dicótoma sobre 11 órdenes	Dicótoma 7 órdenes	Dicótoma 8-9 órdenes	Dicótoma 10-12 órdenes	Dicótoma 5-8 órdenes	Dicótoma apical
Fijación	Disco basal	Disco y estolones	Disco basal	Disco y estolones	Disco basal	Disco basal	Disco basal	Costral basal
Sección transversal	Cóncava-convexa	Cilíndrica	Cilíndrica aplastada distalmente	Subcilíndrica	Cilíndrica aplastada distalmente	Cilíndrica dorsoventral	Aplastada y cilíndrica en talos jóvenes	Cilíndrica
Espermatangios	Soros en superficie cóncava	Soros en toda la fronda	—	—	Soros	Soros	Soros	—
Procarpos	3 células en cara cóncava	3 células en toda la superficie	3 células en toda la superficie	—	3 células, raramente 4 células	—	3 células	—
Gonimoblastos	Sin tabiques multinucleados	Sin tabiques multinucleados	Tabicados	Tabicados	Reticular sin tabique	—	Reticular sin tabique	—
Ubicación de los cistocarpos	En cara cóncava	En toda la superficie	En toda la superficie (1 mm)	En toda la superficie (600 mm)	—	—	—	—
Tetrasporangios	Cara cóncava nematecios	Toda la superficie nematecios	Toda la superficie nematecios	—	Superficie nematecios	—	Ambas caras nematecios	—
Postfertilización	Prefusión procarpal	Prefusión procarpal	—	—	Prefusión procarpal	—	Prefusión procarpal	—

originan de células corticales alargadas de 16–18  $\mu\text{m}$  de largo y producen espermacios ovoides (3.5–6.0  $\mu\text{m}$ ). En *T. affinis* (ex *T. scutellata*, fig. 6f) los espermatangios se forman en los ápices de las ramificaciones.

*T. acicularis* (J.Ag.) Kylin

Morfología y estructura del talo

Esta especie posee talos cilíndricos de 3 cm de longitud comprimidos en sectores superiores, simples, ahorquillados y ramificados en un solo plano. Presenta sistema de adhesión postrado (fig. 2b) del cual se generan proyecciones estoloníferas, segmentos rectos y curvos de 0.5–1.0 mm de ancho, sección cilíndrica, talos multiaxiales, seudoparenquimatosos, formados por una capa externa de 2–3 corridas de células pigmentadas, ovaladas (4–9  $\mu\text{m}$  de largo y 2–5  $\mu\text{m}$  de ancho) uninucleadas, unidas por conexiones primarias. La zona interna del talo es filamentosa, compuesta por células alargadas, dispuestas paralelamente al eje de crecimiento, hialinas y alcanzan 37–67  $\mu\text{m}$  de largo y 4–6  $\mu\text{m}$  de ancho, los talos son semicomprimidos en sectores superiores, la mitad superior forma bifurcaciones de 1 a 2 órdenes poco desarrolladas, las axilas a veces redondeadas y los ápices obtusos (tabla 1).

Procarpos y procesos de pre y postfertilización

Los procarpos en esta especie cilíndrica se ubican en toda la superficie en los segmentos distales del talo. La célula de soporte es alargada con abundante contenido celular y mide 9–13  $\mu\text{m}$  de largo y 1.3–2  $\mu\text{m}$  de ancho. La célula diferenciada se divide formando la célula hipogina 1 (fig. 7a), la cual originará la hipogina 2 (fig. 7b) y ésta, a su vez, forma el carpogonio el cual se ubica próximo a la célula de soporte y genera el tricógino. Durante su desarrollo, el tricógino primero se curva hacia el interior y luego sale hacia la superficie del talo (fig. 7c). Ocurrida la fertilización, el tricógino se absorbe (fig. 7d), se genera una célula de fusión ovalada que origina los filamentos del gonimoblasto, los cuales se ramifican, pierden los tabiques, se hacen reticulados y presentan al corte núcleos fuertemente teñidos (fig. 6e). Las células apicales de los gonimoblastos se dividen transversalmente, formando series de 2–4 carposporangios, con carpósporas ovoides de 10–20  $\mu\text{m}$  de diámetro. Los cistocarpos nacen sobre el área de la bifurcación en la zona distal del talo, son sésiles, de forma esférica, de 550–700  $\mu\text{m}$  de diámetro, con un ostíolo central y un grueso pericarpo de 10–15 corridas de células.

Tetrasporangios

Los tetrasporangios en *T. acicularis* son zonados y se distribuyen en soros, se localizan en el segmento más ancho y plano, en toda la superficie del talo (fig. 6b), son de forma elipsoidal, miden de 30–50  $\mu\text{m}$  de longitud y 12–14  $\mu\text{m}$  de ancho y nacen de una célula cortical que mide 6–8  $\mu\text{m}$  de diámetro. Los

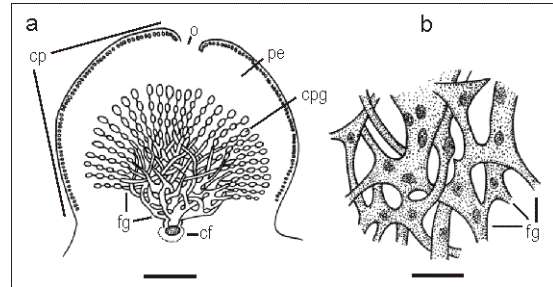


Figura 5. Esquema en cámara clara del cistocarpo de *Trematocarpus dichotomus* (CON 2215, Colección del Herbario de la Universidad de Concepción), sección transversal. (a) Célula de fusión (cf), filamentos del gonimoblasto (fg), carposporangios (cpg), pericarpo (pe) y ostíolo (o). Barra de escala = 150  $\mu\text{m}$ . (b) Sector de los filamentos del gonimoblasto (fg). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$ .

Figure 5. Camera lucida scheme of the cystocarp of *Trematocarpus dichotomus* in cross-section (CON 2215, Herbarium of the University of Concepción). (a) Fusion cell (cf), filaments of the gonimoblast (fg), carposporangia (cpg), pericarp (pe) and ostiole (o). Scale bar = 150  $\mu\text{m}$ . (b) Section of gonimoblast filaments (fg). Scale bar = 50  $\mu\text{m}$ .

*T. acicularis* (J.Ag.) Kylin

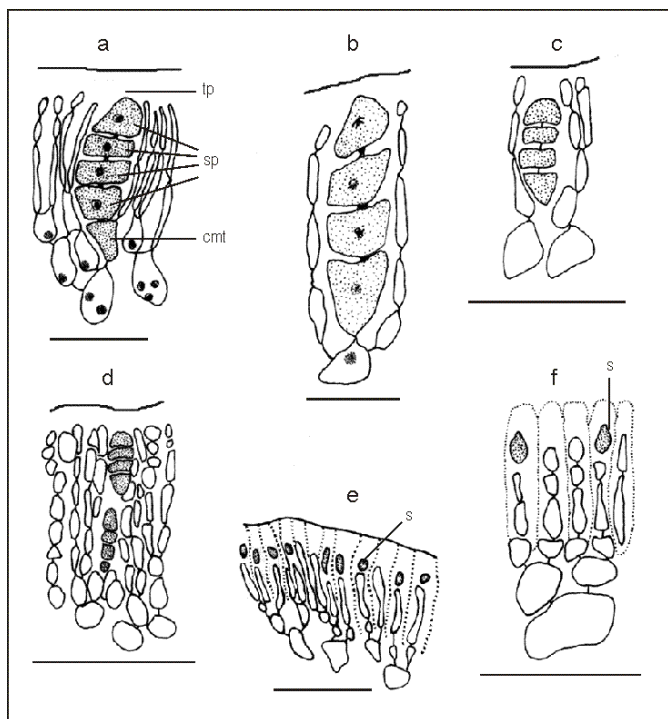
Morphology of the thallus

This species has cylindrical thalli 3 cm in length compressed in the upper sectors; they are simple, forked and branched only in one plane. Prostrate adhesion system (fig. 2b), generating stoloniferous projections, segments straight and curved 0.5–1.0 mm in width, cylindrical in section, thalli multiaxial, pseudoparenchymatose, formed by an exterior layer of 2–3 rows of pigmented, ovate (4–9  $\mu\text{m}$  length  $\times$  2–5  $\mu\text{m}$  width), uninucleate cells, united by primary connections. The internal zone of the thallus is filamentous, composed of elongated hyaline cells arranged in parallel along the growth axis, reaching 37–67  $\mu\text{m}$  in length and 4–6  $\mu\text{m}$  in width. Thalli are semicompressed in upper sectors, with the upper half forming poorly developed 1–2 order bifurcations with axillae sometimes rounded, and obtuse apexes (table 1).

Procarps and pre- and post-fertilization processes

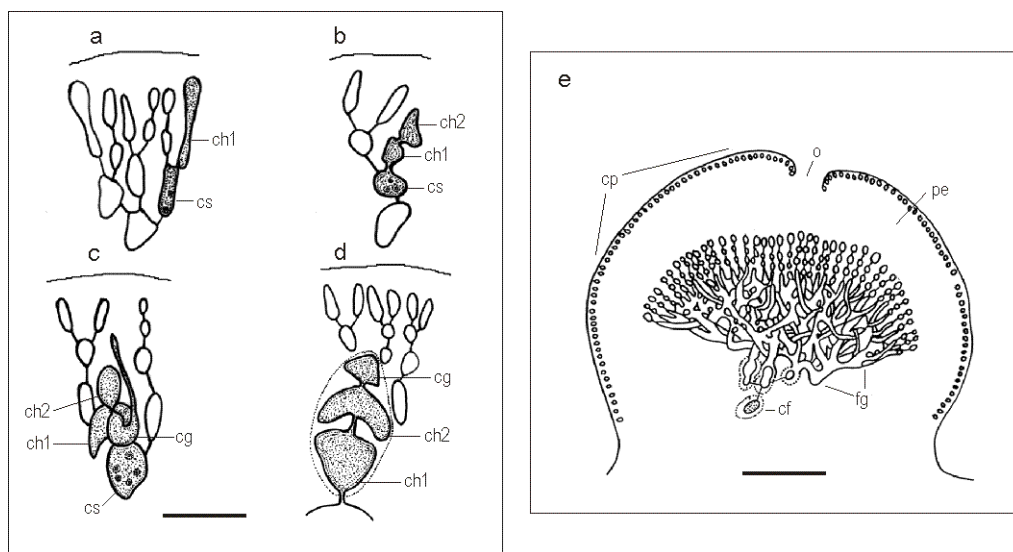
Procarps of this species are cylindrical and located over the entire surface of the distal segments of the thallus. The support cell is elongated with abundant cellular contents, measuring 9–13  $\mu\text{m}$  in length and 1.3–2  $\mu\text{m}$  in width. The differentiated cell divides to form the first hypogynous cell (fig. 7a), which produces the second hypogynous cell (fig. 7b), and this in turn forms the carpogonium located next to the support cell and generates the trichogyne. During its development the primary trichogyne curves toward the interior and later emerges toward the surface of the thallus (fig. 7c). After fertilization, the trichogyne is absorbed (fig. 7d), generating an ovate fusion cell that produces the gonimoblast filaments,





**Figura 6.** Esquema en cámara clara de tetrasporangios y espermatangios. (a) *Trematocarpus dichotomus* (CON 1035, Colección del Herbario de la Universidad de Concepción), sección transversal. Muestra los tetrasporangios (tp), esporas (sp), célula madre tetrasporangial (cmt), Barra de escala = 40  $\mu\text{m}$ . (b) *T. acicularis* (N° A22405 Herbario del Museo Te Papa Tongarewa), sección trasversal. Barra de escala = 20  $\mu\text{m}$ . (c) Tetrasporangios de *T. fragilis* (redibujado de Searles, 1968). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$ . (d) Tetrasporangios de *T. scutellatus* (redibujado de Searles, 1968). Barra de escala = 30  $\mu\text{m}$ . (e) Soro espermatangial de *T. dichotomus* (CON 1040, Colección del Herbario de la Universidad de Concepción), mostrando espermacios (s). Barra de escala = 20  $\mu\text{m}$ . (f) Espermatangios de *T. scutellatus* (redibujado de Searles, 1968), muestra espermacios (s). Barra de escala = 30  $\mu\text{m}$ .

**Figure 6.** Camera lucida scheme of tetrasporangial and spermatangial sori. (a) *Trematocarpus dichotomus* (CON 1035, Herbarium of the University of Concepción) in cross-section, showing tetrasporangia (tp), spores (sp), tetrasporangial mother cell (cmt); scale bar = 40  $\mu\text{m}$ . (b) *Trematocarpus acicularis* (No. A22405, Te Papa Tongarewa Herbarium, Wellington), in cross-section; scale bar = 20  $\mu\text{m}$ . (c) Tetrasporangia of *Trematocarpus fragilis* (redrawn from Searles, 1968); scale bar = 50  $\mu\text{m}$ . (d) Tetrasporangia of *Trematocarpus scutellatus* (redrawn from Searles, 1968); scale bar = 30  $\mu\text{m}$ . (e) Spermatangial sorus of *T. dichotomus* (CON 1040, Herbarium of the University of Concepción), showing spermatia (s); scale bar = 20  $\mu\text{m}$ . (f) Spermatangial sorus of *T. scutellatus* (redrawn from Searles, 1968); scale bar = 30  $\mu\text{m}$ .



**Figura 7.** Esquema en cámara clara del desarrollo del filamento carpogonial de *Trematocarpus acicularis* (No. A22405 Herbario del Museo Te Papa Tongarewa), (a–c) eventos de prefertilización, (d) evento de postfertilización, sección transversal. (a) Célula hipogina 1 (ch1) y célula de soporte (cs); (b) Célula hipogina 1 (ch1) se divide en forma oblicua y forma célula hipogina 2 (ch2); (c) Filamento carpogonial, célula de soporte (cs), célula hipogina 1 (ch1), célula hipogina 2 (ch2), carpogonio (cg) y tricógino (tr); (d) Conjunto procarpal, carpogonio (cg) queda orientado hacia la superficie. Barra de escala = 20  $\mu\text{m}$ . (e) Esquema en cámara clara del cistocarpo de *T. acicularis*, sección transversal mostrando célula de fusión (cf), filamentos del gonimoblasto (fg), carposporangios (cpg), pericarpo (pe) y ostiolo (o). Barra de escala = 100  $\mu\text{m}$ .

**Figure 7.** Camera lucida scheme of development of the carpogonial filament of *Trematocarpus acicularis* (No. A22405, Te Papa Tongarewa Herbarium, Wellington): (a–c) pre-fertilization events and (d) post-fertilization event, cross-section. (a) Hypogynous cell 1 (ch1) and support cell (cs). (b) Hypogynous cell 1 (ch1) divides obliquely and forms hypogynous cell 2 (ch2). (c) Carpogonial filament, support cell (cs), hypogynous cell 1 (ch1), hypogynous cell 2 (ch2), carpogonium (cg) and trichogyne (tr). (d) Procarpal group; carpogonium (cg) oriented toward the surface. Scale bar = 20  $\mu\text{m}$ . (e) Camera lucida scheme of the cystocarp of *T. acicularis* in cross-section, showing fusion cell (cf), gonimoblast filaments (fg), carposporangia (cpg), pericarp (pe) and ostiole (o); scale bar = 100  $\mu\text{m}$ .

tetrasporangios en todas las especies del género se dividen para formar cuatro esporas en línea, dejando claros pit-plugs entre los esporangios (figs. 6a–d, 8m).

### Espermatangios

En este estudio se evidencia que *T. acicularis* presenta talos cilíndricos sin la dorsoventralidad que tiene la especie tipo (fig. 2a) y presenta además espermatangios en toda la superficie de 11–17  $\mu\text{m}$  de largo y 3.5–4.5  $\mu\text{m}$  de ancho, en soros alargados, y forma de manera secuencial dos espermacios de forma ovoide de 3–4  $\mu\text{m}$ . Esta es una especie dioica e isomórfica.

### *Trematocarpus concinnus* (Turner) DeToni

#### Morfología y estructura del talo

Sus características morfológicas, en general, concuerdan plenamente con las de *T. dichotomus* y *T. acicularis*. Son algas de talos de sección cilíndrica, con la parte superior aplastada (tabla 1). La corteza está formada por filamentos celulares de 5–6 corridas de células y la médula por células alargadas en sentido basiapical.

#### Procarpo y procesos de pre y postfertilización

Procarpos tricelulares nacen a partir de una célula subcortical alargada que experimenta dos divisiones sucesivas originando una rama carpogonial de tres células. El carpogonio origina un tricógino que primero se dirige hacia el interior y luego sale a la superficie. Luego de la fecundación, el tricógino se absorbe, hay fusión celular formándose un gran célula de la cual nacen los filamentos del gonimoblasto los cuales son septados escasos y celulares, pero no reticulados y multinucleados, y que generan carpósporas escasas. Los cistocarpos son protruidos, con ostíolo y pericarpo grueso.

#### Tetrasporangios

Los tetrasporangios son zonados, se presentan en soros en toda la superficie de los talos y están rodeados por filamentos celulares que nacen de células subcorticales (figs. 8a–m; tabla 1).

En las tablas 1 y 2 se han resumido las características más sobresalientes de las especies del género.

### Discusión

Este estudio reúne información actualizada obtenida directamente de material fresco, seco y herborizado de especies del género *Trematocarpus*, e información bibliográfica, con el objeto de lograr una circunscripción nueva del género, en atención a que existen atributos que complementan la descripción original efectuada por Kützting (1843). Este investigador erróneamente consideró en su descripción ejemplares de *T.*

which then branch, lose their partitions, become reticulate, and in cross-section show strongly stained nuclei (fig. 7e). The apical cells of the gonimoblasts divide transversally, forming a series of 2–4 carposporangia with ovoid carpospores 10–20  $\mu\text{m}$  in diameter. The cystocarps arise over an area of bifurcation on the distal portion of the thallus, are sessile, spherical, 550–700  $\mu\text{m}$  in diameter, with a central ostiole and thick pericarp with 10–15 layers of cells.

#### Tetrasporangia

The tetrasporangia of *T. acicularis* are zoned and distributed in sori, located on the widest flat segment over the entire surface (fig. 6b). They are ellipsoidal in form, measure 30–50  $\mu\text{m}$  in length and 12–14  $\mu\text{m}$  in width and arise from a cortical cell 6–8  $\mu\text{m}$  in diameter. The tetrasporangia in all species of the genus divide to form four spores in line, leaving clear pit-plugs among the sporangia (figs. 6a–e, 8m).

#### Spermatangia

This study shows that *T. acicularis* has cylindrical thalli without the dorsoventrality presented by the type species (fig. 2a), and that it also has spermatangia over its entire surface measuring 11–17  $\mu\text{m}$  in length by 3.5–4.5  $\mu\text{m}$  in width, in elongated sori with paired sequential ovoid spermatia of 3–4  $\mu\text{m}$ . It is a dioic, isomorphic species.

### *Trematocarpus concinnus* (Turner) DeToni

#### Morphology and structure of the thallus

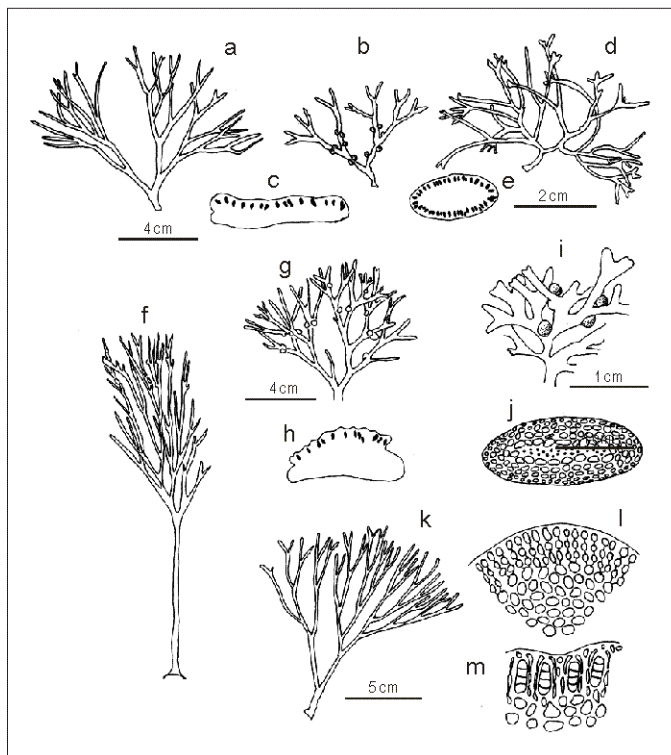
In general, its characteristics conform fully with those of *T. dichotomus* and *T. acicularis*. This species has cylindrical thalli in cross-section with the upper part flattened (table 1). The cortex is formed of cellular filaments of 5–6 rows of cells and the medulla made up of elongated, basiapically-arranged cells.

#### Procarp and pre- and post-fertilization processes.

Procarps tricellular, arising from an elongated subcortical cell that undergoes two successive divisions, producing a carpogonial branch of three cells. The carpogonium produces a trichogyne that at first is directed toward the interior and later emerges at the surface. After fertilization, the trichogyne is absorbed and cellular fusion occurs, forming a large cell from which the filaments of the gonimoblast arise, which are few in number, septate and cellular but not reticulate. They are multinucleated and generate few carpospores. The cystocarps are protruding, and have an ostiole and a thick pericarp.

#### Tetrasporangia

The tetrasporangia are zonate and occur in sori over the entire surface of the thalli. They are surrounded by cellular filaments that arise from subcortical cells (fig. 8a–m; table 1).



**Figura 8.** Esquema de la morfología. *Trematocarpus dichotomus* (CON 1035, Colección del Herbario de la Universidad de Concepción): (a) hábito, (b) talo carposporofítico, (c) sección transversal mostrando la disposición de los tetrasporangios; *T. acicularis* (N° A22405 Herbario del Museo Te Papa Tongarewa): (d) hábito, (e) sección transversal muestra la disposición de los tetrasporangios; *T. fragilis* (redibujado de Searles, 1968): (f) hábito, (g) talo carposporofítico, (h) sección transversal muestra la disposición de los tetrasporangios; *T. pygmaeus* (redibujado de Okamura, 1927): (i) talo cistocárpico, (j) sección transversal talo vegetativo. *T. concinnus* (N° 364, The State Herbarium de South Australia): (k) hábito, (l) sección transversal talo vegetativo, (m) sección transversal talo tetrasporofítico.

**Figure 8.** Morphological scheme. *Trematocarpus dichotomus* (CON 1035, Herbarium of the University of Concepción): (a) habit, (b) carposporophyte thallus, and (c) cross-section showing the arrangement of the tetrasporangia. *Trematocarpus acicularis*: (d) habit and (e) cross-section showing the arrangement of the tetrasporangia. *Trematocarpus fragilis* (scheme from Searles, 1968): (f) habit, (g) carposporophyte thallus and (h) cross-section showing the arrangement of the tetrasporangia. *Trematocarpus pygmaeus* (scheme from Okamura, 1927): (i) carposporophyte thallus and (j) cross-section vegetative thallus. *Trematocarpus concinnus* (No. 364, State Herbarium de South Australia): (k) habit, (l) vegetative thallus cross-section and (m) tetrasporophyte thallus cross-section.

*dichotomus* mezclados con *T. virgatus*, que resultaron ser *Sarcodiotheca gaudichaudii*. Parte de esta descripción señala que se trata de especies de no más de 5 cm de altura, de sección cilíndrica, médula pseudoparenquimatosa, corteza filamentososa, tetrasporangios zonados y en nematecios, cistocarpos globosos. Esta descripción mezcló características de las dos especies señaladas, caracterizando el género con talos cilíndricos, pero la especie tipo *T. dichotomus* era claramente dorsoventral. Aunque Kützing (1843) efectuó la descripción original, fue Schmitz (1889) quien lectotipificó el género con *T. dichotomus* y Howe (1914) clarificó la situación de *T. virgatus*, identificándolo como *Agardhiella tenera*, actual *S. gaudichaudii* (Montagne) Gabrielson (no *S. subulata*, según Gabrielson, 1982).

En este estudio se someten a discusión los siguientes aspectos de la descripción original del género: “especie de talo cilíndrico, talla no superior a 5 cm, zona cortical pseudoparenquimatosa y médula de células densamente compactadas, tetrasporangios zonados y cistocarpos salientes del talo...”.

En relación a talla y morfología de los representantes del género debe señalarse que la talla de 5 cm es sobrepasada marcadamente en la mayoría de las especies, incluidas la especie tipo, *T. dichotomus* que puede tener 15 cm, *T. concinnus* sobre 8 cm, *T. affinis* sobre 7 cm y *T. papenfussi*, sobre 22 cm. Solamente *T. acicularis* y *T. pygmaeus* son de talla reducida, con 5 y 2 cm respectivamente, por lo que la indicación en la descripción original de que se trata de especies de tamaño reducido debe ser corregida ya que éstas pueden alcanzar en algunos casos hasta 30 cm de altura como *T. flabellatus*.

## Discussion

This study has gathered updated information from fresh material, as well as dry and herbarium mounted material representing the species of the genus *Trematocarpus*. Bibliographic information (tables 1, 2) has also been reviewed, with the objective of arriving at a new circumscription of the genus. Attributes of the genus are now brought to attention that complement the original description made by Kützing (1843), who erroneously considered *T. dichotomus* along with *T. virgatus*, which was later recognized as *Sarcodiotheca gaudichaudii*. Part of this description suggested that species in the genus were no more than 5 cm in height, with thallus cylindrical in cross-section, pseudoparenchymatose medulla, filamentous cortex, zoned tetrasporangia in nematecia, and globose cystocarps. This description mixed characteristics of the two species cited above, characterizing the genus as having cylindrical thalli although the thallus of the type species, *T. dichotomus*, shows clear dorsoventrality. Although Kützing (1843) produced the original description, Schmitz (1889) lectotypified the genus using *T. dichotomus*, while Howe (1914) clarified the situation of *T. virgatus*, identifying it as *Agardhiella tenera*, now *Sarcodiotheca gaudichaudii* (Montagne) Gabrielson (not *S. subulata*, according to Gabrielson, 1982).

The following aspects of the original description of the genus are now submitted to discussion in the present study “...species with cylindrical thallus, size no greater than 5 cm, cortical zone pseudoparenchymatose, and medulla and cells densely compacted, zonate tetrasporangia, and cystocarps protruding from thallus...”.

In relation to the size and morphology of representatives of the genus, it must be stated that the 5-cm size is markedly

Tabla 2. Información complementaria de especies de *Trematocarpus*.  
Table 2. Complementary information on *Trematocarpus* spp.

Especie	Observaciones	Autores
<i>T. pygmeus</i>	Alga cespitose, con cistocarpos esféricos, pequeños y sésiles. Tetrasporangios no han sido descritos. <i>Cespitose, with spherical, small and sessile cystocarps. Tetrasporangia remain undescribed.</i>	Okamura (1927)
<i>T. fragilis</i> var. <i>fragilis</i>	Talos cilíndricos con segmentos superiores aplastados, cistocarpos prominentes, tetrasporangios en seudonematecios. <i>Cylindrical thalli with upper segments compressed, prominent cystocarps, tetrasporangia in pseudonemathecia.</i>	Simons (1983)
<i>T. flabellatus</i>	Talos con una cara convexa y la otra aplastada con tetrasporangios no divididos. <i>Thalli with one convex surface and the other flattened, with undivided tetrasporangia.</i>	Simons (1983)
<i>T. complanatus</i>	Talos aplastados. <i>Thalli flattened.</i>	Simons (1983)
<i>T. affinis</i>	Poca información sobre el sistema reproductivo. <i>Little information on the reproductive system.</i>	Simons (1983)
<i>T. papenfussi</i>	Talos aplastados de base crustosa, ejes delgados (500 µm de diámetro), de 220 mm de alto, seudoparenquimatosa, gametangios y esporangios desconocidos. <i>Thalli with crustose base, thin axes (500 µm in diameter), flattened 220 mm in length, pseudoparenchymatose, with gametangia and sporangia unknown.</i>	Searles (1972)

En cuanto a la estructura, morfología y organización del talo de los integrantes del género, la descripción original señala que la mayoría de las especies o en su totalidad tienen talos cilíndricos, pero esta característica es solamente válida para los estipes. Sin embargo *T. acicularis* y *T. concinnus* presentan talo cilíndrico en toda su extensión, aunque en sus segmentos terminales pueden ser semicilíndricos a levemente aplastados. En cambio la especie tipo *T. dichotomus*, así como *T. flabellatus*, presentan dorsoventralidad manifiesta, característica que debió estar incluida en la descripción original del género señalando además que se trataba de especies de sección cilíndrica, subcilíndrica, estructura bilateral y dorsoventralidad en los representantes del género. En la mayoría de los casos, la estructura del talo se expresa también en la ubicación de los órganos de reproducción. Éstos, en algunos casos se presentan sólo en la cara cóncava o plana del talo como en el caso de *T. dichotomus* y *T. flabellatus*. En cambio *T. affinis* presenta bilateralidad en la ubicación de órganos de reproducción, situación presentada también por *T. pygmaeus* de Japón. En las especies de sección cilíndrica como *T. acicularis* y *T. concinnus*, los gametangios, tetrasporangios y naturalmente los cistocarpos nacen en toda la superficie de las frondas.

Finalmente debe señalarse que la metódica deformación de tetrasporangios, procarpos y gametangios en todas las especies presenta una gran similitud, existiendo solamente diferenciación en la localización de los órganos de reproducción entre especies de sección cilíndrica, semicilíndrica o aplastada. En

surpassed by most of the species, including the type species, *T. dichotomus*, which may reach 15 cm in height; *T. concinnus*, 8 cm; *T. affinis*, over 7 cm; and *T. papenfussi*, over 22 cm. Only *T. acicularis* and *T. pygmaeus* are of small size, at 5 and 2 cm, respectively. Hence, the indication in the original description that all species are of small size should be corrected, since various species may reach greater sizes, including *T. flabellatus* that may reach 30 cm.

Regarding structure, morphology and organization of the thallus of members of the genus, the original description suggested that most or all of the species had cylindrical thalli, but this is true only for the stipes. *Trematocarpus acicularis* and *T. concinnus* have cylindrical thalli over their entire extension, although terminal segments may be semi-cylindrical or slightly flattened. In contrast, the type species, *T. dichotomus*, as well as *T. flabellatus* present definite dorsoventrality, a characteristic that should have been included in the original description of the genus, also indicating that the species could be cylindrical or subcylindrical in cross-section, with bilateral structure and dorsoventrality in its representatives. In most cases, the structure of the thallus is also expressed in the location of the reproductive organs; in some cases, these occur only on the concave or flat surface of the thallus, as in the case of *T. dichotomus* and *T. flabellatus*. In contrast, *T. affinis* presents bilaterality in the location of its reproductive organs, a condition also observed in *T. pygmaeus* from Japan. In species cylindrical in cross-section, such as *T. acicularis* and

cuanto a los procesos de pre y postfertilización se destaca la existencia de un sistema tremendamente regular en las especies caracterizado por:

- Generación de procarpos sobre la base de divisiones de una célula intercalar especial de la corteza.
- Desarrollo del tricógino, primero hacia el interior y posteriormente se curva y sale hacia la superficie del talo.
- Postfertilización con fusión de células procarpiales y posteriormente generación de gonimoblastos, reticulados y polinucleado (no comprobado en todas las especies).

Este proceso es similar en todas las especies estudiadas (*T. dichotomus* y *T. acicularis*) y es semejante también al que presentan *T. fragilis* y *T. scutellatus*, *T. affinis* estudiadas por Searles (1968, 1969), al igual que en la especie australiana *T. concinnus*. Okamura (1927) no estudia los procesos de pre y postfertilización en *T. pygmaeus*.

- Cistocarpo saliente, con ostiolo y generación en serie de las carposporas.
- Tetrasporangios en soros, zonados con pit-plugs grandes y persistentes, generalmente en nematecios y los gametangios en manchas o en soros continuos superficiales.

Al analizar la diagnosis original del género *Trematocarpus* y contrastar las características de *T. dichotomus* (especie tipo) con las características de las otras especies del género, queda de manifiesto que falta incluir los nuevos aspectos morfológicos, estructurales y reproductivos, clarificados en este estudio, y completar así la diagnosis del género con las siguientes características: "talos erectos de 2–30 cm de longitud, poco o muy ramificados, cilíndricos, subcilíndricos o aplastados dorsoventralmente, con ubicación localizada de los órganos de reproducción gamética y esporica en la superficie cóncava de talos aplastados o en toda la superficie en especies de sección cilíndrica o subcilíndrica. Sistema de adhesión mediante un disco con o sin proyecciones estoloníferas. Eventos de pre-fertilización se inician con una célula diferenciada de la corteza, la cual desarrolla la rama carpogonial de tres o cuatro células, mediante una serie de divisiones regulares y eventos de post-fertilización con fusión procarpial y procesos de fusión de células gonimoblásticas y generación externa de cistocarpos. Estructura interna pseudoparenquimatosa con corteza de células pequeñas y pigmentadas y médula con células alargadas, filamentosas".

Esta nueva circunscripción del género lo diferencia de géneros cercanos como *Agardhiella*, *Sarcodiotheca* y *Eucheuma*, los cuales difieren en la estructura de órganos femeninos, en el cistocarpo, en la estructura del talo y procesos de pre y postfertilización e incluye correctamente a las ocho especies del género.

*T. concinnus*, the gametangia, tetrasporangia and certainly the cystocarps arise over the entire surface of the fronds.

It should finally be noted that the method of formation of the tetrasporangia, procarps and gametangia in all the species is generally similar, only with differences in the location of the reproductive organs among species with thalli cylindrical, semicylindrical or flattened in cross-section. Pre- and post-fertilization processes are quite uniform among the species and characterized by:

- Generation of procarps on the basis of divisions of one specialized intercalar cell in the cortex.
- Development of the trichogyne first toward the interior and then curving and emerging at the surface of the thallus.
- Post-fertilization with fusion of the procarpial cells, and subsequent generation of gonimoblasts that are reticulate and polynucleate (although not shown in all species).

This process is similar in the species observed (*T. dichotomus* and *T. acicularis*), with similar processes in *T. fragilis*, *T. scutellatus* and *T. affinis* studied by Searles (1968, 1969), as well as in the Australian species *T. concinnus*. As stated above, Okamura (1927) did not report on pre- and post-fertilization processes in *T. pygmaeus*.

- Cystocarp protruding, with an ostiole and serial generation of carpospores.
- Tetrasporangia in sori, zoned, with large, persistent pit-plugs generally in nematecia, and gametangia in patches or in continuous superficial sori.

When analyzing the original diagnosis of the genus *Trematocarpus* and contrasting the characteristics of *T. dichotomus* (type species) with those of other species in the genus, the omission of the new morphological, structural and reproductive aspects clarified in the present study becomes obvious. Completion of the diagnosis of the genus should therefore include the following characteristics: "thalli erect, 2–30 cm in length, slightly or very branched, cylindrical, subcylindrical or flattened dorsoventrally, with localization of gametic and sporic reproductive organs on the concave surface of flattened thalli or over the entire surface of thalli cylindrical or subcylindrical in cross-section. Adhesive system by means of a disc with or without stoloniferous projections. Pre-fertilization events initiated at a differentiated cell in the cortex, which develops a carpogonial branch with three or four cells by means of a series of regular divisions. Post-fertilization events with procarpial fusion and fusion processes of gonimoblastic cells and external generation of cystocarps. Internal structure pseudoparenchymatose with cortex of small pigmented cells, and medulla with elongated, filamentous cells".

## Agradecimientos

A Wendy Nelson (Herbario Te Papa Tongarewa, Wellington, Nueva Zelanda), por el envío del material de *T. acicularis*; a Juan Acosta (Herbario Federico Villarreal, Lima, Perú) por el envío del material de *T. dichotomus*; al Rijksherbarium (Leiden, Holanda) por el préstamo de la colección tipo y Roberto Rodríguez (Director del Herbario de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile) por su colaboración con este estudio; al Dr. M. Ohno, Universidad de Koschi, Japón, por el aporte de información científica; y a los pares por sus importantes, abundantes y críticas sugerencias. Agradecemos a la Universidad de Concepción (CON) y al Proyecto P.I. 96-112-036-1.0. Agradecemos también a A.G. Alveal D., K.E. Alveal D. y M. Turner B. por su ayuda en laboratorio y diseño y a L. DiSalvo por la traducción del manuscrito.

## Referencias

- DeToni, G.B. (1900). Sylloge Algarum. Padua 4, 2: 387–776.
- Gabrielson, P.W. (1982). Morphological studies of members of the tribe Agardhielleae (Solieriaceae, Rhodophyta). II. *Sarcodiotheca gaudichaudii* (Montagne) comb. nov. Phycologia, 21: 86–96.
- Hommersand, M.H., Fredericq, S. and Cabioch, J. (1992). Developmental morphology of *Gigartina pistillata* (Gigartinaceae, Rhodophyta). Phycologia, 31: 300–325.
- Howe, M.A. (1914). The Marine Algae of Peru. Mem. Torrey Botanical Club, New York, 185 pp.
- Kützting, F.T. (1843). Phycologia Generalis Order Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Leipzig. XVI: 1–144, XVII–XXXII: 145–458.
- Kützting, F.T. (1868). Tabulae Phycologicae. Nordhausen. 18: 35 pp., 100 pls.
- Okamura, K. (1927). Icones of Japanese Algae. Vol. V. Tokyo, Japan, pp. 162–164.
- Schmitz, F. (1889). Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. Flora, 72: 435–456
- Searles, R.B. (1968). Morphological studies of red algae of the order Gigartinales. Univ. Calif. Publ. Bot., (43), 86 pp.
- This new circumscription of the genus differentiates it from related genera such as *Agardhiella*, *Sarcodiotheca* and *Eucheuma*, which differ in the structure of the female cells, in the cystocarp, in the structure of the thallus, and in pre- and post-fertilization processes, and correctly includes the eight presently known species of the genus.

## Acknowledgements

We thank Wendy Nelson (Te Papa Tongarewa Herbarium, Wellington, New Zealand) for sending *T. acicularis* material, Juan Acosta (Federico Villarreal Herbarium, Lima, Peru) for sending *T. dichotomus* material, the Rijksherbarium (Leiden, the Netherlands) for loan of the type collection, and Roberto Rodríguez (Director of the Herbarium of the University of Concepción, Chile) for collaboration in this study. We also thank M. Ohno (University of Kochi, Japan) for his contribution of scientific information, and A.G. Alveal D., K.E. Alveal D. and M. Turner B. for laboratory and graphic assistance. We acknowledge the University of Concepción (CON) and project P.I. 96-112-036-1.0.

Thanks to L. DiSalvo for the English translation.

- 
- Searles, R.B. (1969). Observations on the morphology of *Trematocarpus dichotomus* Kützting and the status of the genus *Dicurella*. Phycologia, 8: 21–25.
- Searles, R.B. (1972). North Carolina marine algae. I. Three new species from the continental shelf. Phycologia, 11(1): 19–24.
- Simons, R.H. (1983). The genus *Trematocarpus* (Sarcodiaceae, Rhodophyta) in southern Africa and the exclusion of *Sphaerococcus* (*Chondrus*) *scutellatus*. Bothalia 14 (3 and 4): 803–808.
- Stevens, R.R. (1981). Micology Guidebook. University of Washington Press, Seattle, 720 pp.
- Wittmann, W. (1965). Aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate for chromosome staining. Stain Technol., 40: 161–164.
- Yendo, K. (1920). Novae algae Japoniae. Decas I–III. Bot. Mag. Tokyo, 34: 1–12.