

NUEVAS ADICIONES DE CARÓFITOS A LA FLORA DE LA ISLA DE MARGARITA, VENEZUELA

New records of charophytes to the flora of Margarita Island, Venezuela

Julio C. RODRÍGUEZ R.¹, Anahy MARCANO^{1,2}, Efraín MARTÍNEZ^{1,3},
Alfredo J. GUILARTE B.^{1,3}, Annery GONZÁLEZ⁴
y Aidé J. VELÁSQUEZ-BOADAS^{1,5}

¹Centro Regional de Investigaciones Ambientales (CRIA), Núcleo Nueva Esparta, Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela. juliorod58@gmail.com

²Instituto Nacional de Parques, Isla de Margarita, Venezuela.

³Investigador en ejercicio libre (independiente), Venezuela.

⁴Universidad Bolivariana de Venezuela, Núcleo Nueva Esparta, Isla de Margarita.

⁵Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, Núcleo Nueva Esparta, Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela.

RESUMEN

Tres especies de carófitos (Characeae, Charales), *Chara martiana*, *Nitella axillaris* y *N. subglomerata*, de la quebrada Tari-Tari, son presentadas como nuevas adiciones a la flora de la Isla de Margarita. *Nitella subglomerata* se registra por primera vez para Venezuela. Para cada especie se aportan ilustraciones, descripciones diagnósticas y se discuten particularidades taxonómicas.

Palabras clave: *Chara*, Isla de Margarita, *Nitella*, Venezuela

ABSTRACT

Three species of charophytes (Characeae, Charales), *Chara martiana*, *Nitella axillaris* and *N. subglomerata* from Tari-Tari creek are recorded for the first time from Margarita Island being *Nitella subglomerata* found for the first time in Venezuela. For each species, illustrations and diagnostic descriptions are provided and taxonomic characteristics are discussed.

Key words: *Chara*, Margarita Island, *Nitella*, Venezuela

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la biodiversidad venezolana es indispensable para el uso sostenible y la conservación de los recursos naturales. Sin embargo, un inventario adecuado de la diversidad encuentra obstáculos cuando se

refiere a las poblaciones de carófitos debido a los escasos estudios sobre las comunidades de macroalgas dulceacuícolas en el país.

Los carófitos son algas macroscópicas adaptadas a una gran variedad de ambientes acuáticos continentales y costeros (Soulié-Märsche & García 2015). Forman praderas sumergidas en aguas continentales, dulces o salobres e hipersalinas, estancadas o con cierta corriente, aunque no se han encontrado en aguas totalmente marinas (Schneider *et al.* 2015). Es un grupo de origen antiguo, conocido en forma fósil desde el Devónico, y con una posición aislada respecto al resto de las algas, siendo próxima a las clorofíceas (por los cloroplastos y sustancias de reserva), pero teniendo una gran especialización morfológica tanto en el talo como en el aparato reproductor. Sus gametangios están protegidos por una capa de células estériles y esto les confiere gran importancia filogenética, porque avala su posición de posible precursor de los organismos con fotosíntesis oxigénica que fueron capaces de colonizar el medio terrestre (Ruiz *et al.* 2008). Actualmente, los carófitos modernos se han encontrado en todos los continentes, excepto en el antártico (Schneider *et al.* 2015).

La zonificación de la cobertura de carófitos depende de la disponibilidad de luz, y está correlacionada positivamente con la transparencia del agua. Su presencia indica la salud de un ecosistema por ser eficientes removedores de nutrientes (Schneider *et al.* 2015), con efectos importantes sobre la biomasa del zooplancton y fitoplancton (Kufel & Kufel 2002; Schwarz *et al.* 2002; van Donk & van de Bund 2002; Rodrigo *et al.* 2007).

De las diversas familias de carófitos que han aparecido en el proceso evolutivo, tan sólo una se mantiene en la actualidad (familia Characeae), existiendo tres más, que son fósiles (Guiry & Guiry 2015). Sin embargo, la clasificación de las carofíceas en grupos taxonómicos es difícil debido a la diversidad de sus caracteres, muchos de ellos microscópicos, y sobre todo a la existencia de rangos de variabilidad continua a los que se ha aplicado una nomenclatura válida desde el punto de vista del Código Internacional de Nomenclatura Botánica, pero que enmascara problemas taxonómicos aún no resueltos, a menudo relacionados con fenómenos de poliploidía e hibridación. Se trata de un grupo interesante desde el punto de vista de los estudios en filogenia molecular (Ruiz *et al.* 2008; Ruhfel *et al.* 2014).

Characeae es una familia cosmopolita, de unas 727 especies, seis géneros de carófitos existentes (modernos) y 43 fósiles (Guiry & Guiry 2015). De los géneros existentes, dos están representados en la Isla de Margarita (Venezuela) a través de cuatro especies (*Chara haitensis*, *C. zeylanica*, *Nitella translucens* y *N. cernua*) (Rodríguez *et al.* 2012).

Teniendo en cuenta el importante papel que los carófitos desempeñan en los ecosistemas acuáticos como productores primarios e indicadores de contaminación, y debido a la importancia del conocimiento sobre la diversidad de especies, el propósito de esta investigación es documentar la presencia de una nueva especie del género *Chara* y dos del género *Nitella*, encontradas en una quebrada dulceacuícola de la Isla de Margarita (estado Nueva Esparta).

MATERIALES Y MÉTODOS

La recolección de las muestras se realizó durante los meses de marzo-abril de 2014 en la quebrada denominada Tari-Tari, ubicada al nor-oeste de la región oriental de la Isla de Margarita, específicamente en el sector urbano de la ciudad de Juangriego ($11^{\circ}4'45,78''$ N, $63^{\circ}57'39,48''$ O) (Fig. 1). La profundidad varía entre 0,30 a 0,50 m. Es un drenaje natural producto del desborde del pozo Los Millanes y desemboca en la laguna Los Mártires. Presenta un sustrato fangoso, de color negruzco por el aporte eventual de aguas residuales no tratadas. Los carófitos fueron encontrados asociados a otras plantas acuáticas, entre ellas, *Najas guadalupensis* (Spreng.) Magnus, *Lemna minor* L., *Pistia stratiotes* L., *Marsilea polycarpa* Hook. & Grev. y *Heteranthera limosa* (Sw.) Willd.

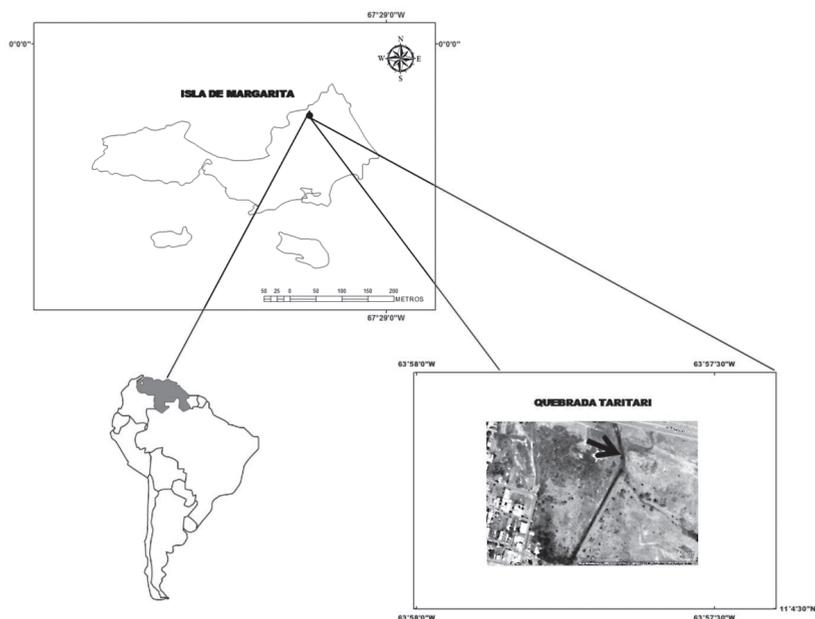


Fig. 1. Ubicación relativa del área de estudio. (→) Quebrada Tari-Tari, Isla de Margarita, estado Nueva Esparta, Venezuela.

Para la recolección de las muestras se ubicó un marco de hierro de un metro cuadrado a lo largo de transectas desde las márgenes derecha a la izquierda de la quebrada, delineadas en forma perpendicular a la cobertura, procediéndose a extraer las muestras dentro de éste, utilizando una espátula de hoja rectangular. Luego de lavarse las plantas cuidadosamente, fueron introducidas en bolsas plásticas y llevadas al laboratorio para su identificación.

Las observaciones morfoanatómicas se realizaron utilizando tanto ejemplares frescos como preservados en una solución etílica al 70%. Las fotografías e ilustraciones del material de estudio fueron realizadas utilizando un microscopio óptico Leica, modelo Galen III, fotografiándose con una cámara digital marca Canon, modelo Power Shot G-10. Estas fotos y las muestras disecadas (*exsiccata*) están depositadas en el herbario del Laboratorio de Ecología del Centro Regional de Investigaciones Ambientales del Núcleo de Nueva Esparta de la Universidad de Oriente (CRIA-UDONE).

La identificación de los ejemplares de carófitos recolectados se basó en los manuales o publicaciones de Wallman (1853), Spegazzini (1883), Wood & Imahori (1964, 1965), Proctor *et al.* (1971), Bueno & Bicudo (1997), Vieira & Necchi (2002), Vieira *et al.* (2003), Bueno *et al.* (2009, 2011), Meurer & Bueno (2012) y se utilizó el sistema de clasificación taxonómica de acuerdo a Guiry & Guiry (2015).

RESULTADOS

Clave para la determinación de las especies de carófitos de la Isla de Margarita

- 1a. Eje principal con filoides corticados, segmento basal de los filoides ecorticado, nunca fértil, gametangios masculino y femenino separados, alternadamente dispuestos en los nudos de un mismo filode o en diferentes filoides de los verticilos de la misma planta.....*Chara martiana*
- 1b. Eje principal con filoides ecorticados, divididos una o varias veces, sin estípulas, espinas, brácteas ni bractéolas. Corónula del oogonio de 10 células, formando dos hileras de cinco células.....(2) *Nitella*
- 2a. Dactilios unicelulares. Capítulos con verticilos fértiles no envueltos en un mucílago.....*Nitella subglomerata*
- 2b. Dactilios bicelulares. Capítulos con verticilos fértiles envueltos en un mucílago.....*Nitella axillaris*

A continuación se describen los ejemplares de carófitos provenientes de la Isla de Margarita, Venezuela.

Charophyta

Orden Charales Dumortier, 1829: 76.

Chara martiana Wallman (Fig. 2)

Plantas de color verde claro a verdoso amarillento de 20-50 cm de altura; eje principal moderadamente robusto de 138-600 μm de diámetro, sin impresiones calcáreas (Fig. 2a). Corticación triplóstica e isóstica (Fig. 2b). Espinas con ápice acuminado, solitarias (nunca en grupo) de 368-706 μm de largo, 66-88 μm de diámetro, numerosas, largas y delgadas en los talos jóvenes y cerca de los nudos, en las porciones más viejas del talo, escasas, decíduas y a menudo ausentes (Fig. 2b). Entrenudos hasta dos veces más largos que los filoides pero más cortos en la región terminal, de 3,7-10 cm de largo, 851-1085 μm de diámetro. Estípulas en doble hilera (diplostéfano), dos por filóide (Fig. 2c), las superiores de 910-1495 μm de largo, 120-161 μm de

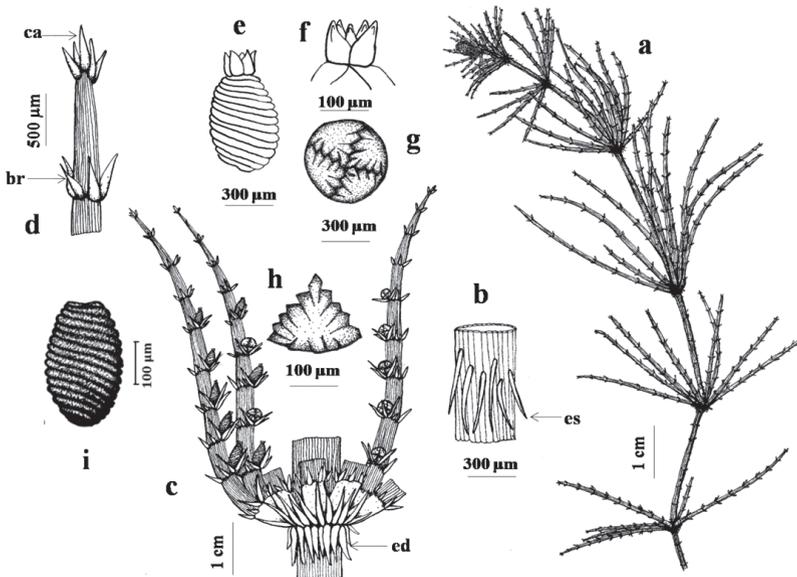


Fig. 2. *Chara martiana*. **a.** Hábito de la planta. **b.** Entrenudo mostrando corteza triplóstica. **c.** Entrenudo mostrando nudo con verticilo de filoides. **d.** Filoide con segmento distal y célula apical ecorticada. **e.** Oogonio (núcula). **f.** Corona del oogonio. **g.** Anteridio mostrando cuatro escudos. **h.** Escudo del anteridio. **i.** Oóspora con catorce estrias. br = bráctea; ca = célula apical unicelular, ecorticada; ed = estípulas diplostéfanas; es = espina.

diámetro, las inferiores de 644-1104 μm de largo, 115-161 μm de diámetro, ápices acuminados. Filoides verticilados de 2-5,5 cm de largo, monomórficos, en número de 9 a 12 por verticilo, gimnópodos, con 8 a 12 segmentos; el segmento basal ecorticado, más corto que largo, frecuentemente cubierto por las estípulas superiores, no fértil; los segmentos intercalares corticados, 4 a 5 fértiles (Fig. 2c). Célula apical de los filoides ecorticada, acuminada rodeada de brácteas (Fig. 2d). Brácteas en número de 5 a 8 (Fig. 2d), verticiladas, 989-1288 μm de largo, 60-234 μm de diámetro; presentan 2 bractéolas con ápice acuminado, de 1817-1840 μm de largo, 115-117 μm de diámetro. Plantas monoicas; gametangios masculino y femenino separados, dispuestos en los nudos de un filoide o en diferentes filoides de los verticilos de la misma planta, nunca presentes en el segmento basal ecorticado, insertos en 2-6 nudos (Fig. 2c), sin mucus. Oogonio (Fig. 2e) solitario de 920-1380 μm de largo, 690-1010 μm de diámetro, con 10 a 13 convoluciones, corónula de 100-460 μm de largo, 175-280 μm de diámetro, con ápices convergentes o divergentes (Fig. 2f). Anteridio de 400-621 μm de diámetro, octoscutelado (Fig. 2g); escudos triangulares (Fig. 2h). Oóspora de 650-780 μm de largo, 360-580 μm de diámetro, portando 9 a 14 estrías (Fig. 2i).

Material examinado: NUEVA ESPARTA: Isla de Margarita, quebrada Tari-Tari, Juangriego, 6 m snm, 02-15/03/2014, *J. Rodríguez 054* (CRIA-UDONE).

Nitella axillaris A. Braun (Fig. 3)

Plantas ecorticadas, sin incrustaciones calcáreas, frágiles, de 30 a 45 cm de altura, de color verde claro a verde oscuro, brillante y translúcidos; eje principal de 360-695 μm de diámetro. Entrenudos de 3,0 a 4,0 cm de largo, 710-355 μm de diámetro, 1 a 3 veces la longitud de los filoides (Fig. 3a). Nudos con filoides verticilados estériles y fértiles (Fig. 3b). Verticilos estériles de 6 a 9, divididos una vez, aparentemente simples; el primer rayo muy largo, constituyendo prácticamente toda la longitud del filoide, de 1-6 cm de largo, 500-700 μm de diámetro; dáctilos en número de 3 a 5, bicelulares (artrodáctilos), mucroniformes, formando una corona, de 460-575 μm de largo, de 80-184 μm de diámetro (Fig. 3c). Verticilos fértiles, con filoides en número de 7 a 8, a menudo pequeños, una vez divididos y estrechamente juntos, con dáctilos bicelulares (Fig. 3d) formando densas cabezas o capítulos axilares envueltos en un mucílago, en número de 1 a 3 por verticilo, generalmente con pedúnculo 200-395 μm de diámetro (Fig. 3e). Plantas monoicas; gamentangios masculino y femenino juntos. Oogonio en número de 1 a 3 en un nudo, de forma ovoide, de 310-535 μm de largo, 250-430 μm

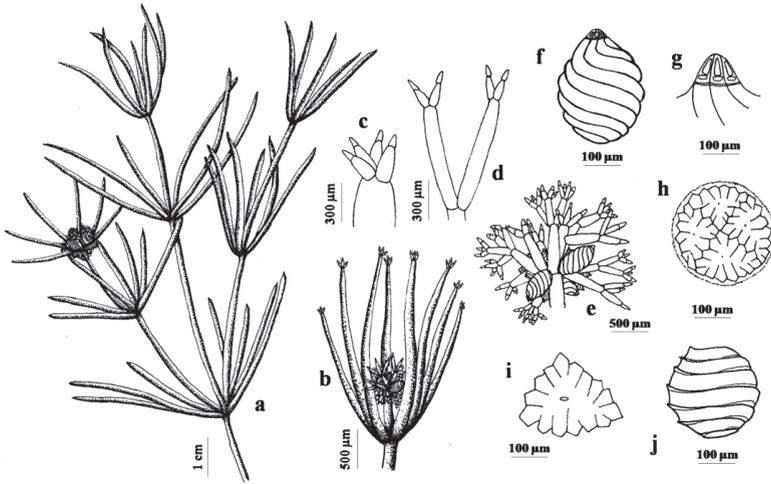


Fig. 3. *Nitella subglomerata*. **a.** Hábito de la planta. **b.** Entrenudo mostrando nudo con verticilos de filoides fértiles y estériles. **c.** Corona de cuatro dactilos mucroniformes, bicelulares. **d.** Filoide fértil mostrando dactilios bicelulados. **e.** Pedúnculo mostrando verticilo fértil. **f.** Oogonio. **g.** Corona del oogonio. **h.** Anteridio. **i.** Escudo del anteridio. **j.** Oóspora con seis estrías.

de diámetro, presenta 8 a 9 convoluciones (Fig. 3f); corona de 35-87 µm de largo, 45-81 µm de diámetro (Fig. 3g). Anteridio esférico (Fig. 3h) de 250-420 µm de diámetro, ubicado apicalmente en la base de los rayos por encima de los oogonios, y también, “anidando” entre los dactilos bicelulares de la rama fértil, octoscutelados; escudos triangulares (Fig. 3i). Oóspora de 330-360 µm de largo, 260-310 µm de diámetro, pared de color marrón claro, reticulada, con hileras prominentes de 6 a 7 estrías (Fig. 3j).

Material examinado: NUEVA ESPARTA: Isla de Margarita, quebrada Tari-Tari, Juangriego, 6 m snm, 02-15/03/2014, *J. Rodríguez 055* (CRIA-UDONE).

Nitella subglomerata A. Braun (Fig. 4)

Plantas ecorticadas sin incrustaciones calcáreas, frágiles, difusamente ramificadas, de 12 a 20 cm de altura, de color verde claro a verde oscuro, brillante y translúcidos; eje principal de 468-1000 µm de diámetro. Entrenudos de 1,5-4,0 cm de largo, 710-355 µm de diámetro, 1 a 2 veces la longitud de las ramificaciones (Fig. 4a). Nudos con filoides verticilados estériles y fértiles. Verticilos estériles con filoides (rayos primarios) en números de 6 a 10, divididos una vez o no, aparentemente simples; el primer rayo muy largo de 1-6 cm de largo, 500-700 µm de diámetro; dos a cuatro rayos secundarios

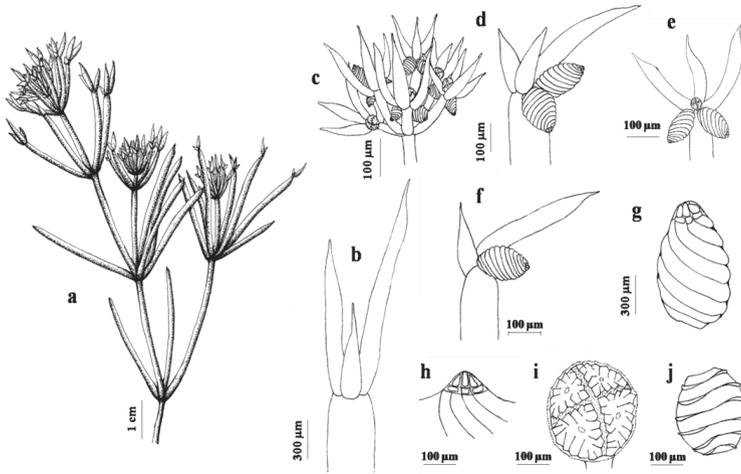


Fig. 4. *Nitella axillaris*. **a.** Hábito de la planta. **b.** Filoide estéril mostrando tres dactilios de desigual tamaño. **c.** Pedúnculo mostrando verticilo fértil. **d-f.** Filoide fértil mostrando oogonio (s) y dactilios de igual o desigual tamaño, acuminados. **g.** Oogonio. **h.** Corona del oogonio. **i.** Anteridio. **j.** Oóspora mostrando seis estrías.

(dáctilos) unicelulares, cortos, de desigual tamaño (Fig. 4b), de 190-400 μm de largo, 110-270 μm de diámetro, algunas veces solitarios, fuertemente acuminados. Verticilos fértiles numerosos, distribuidos por toda la planta con filoides en número de 6 a 8, a menudo reducidos, curvados, y estrechamente juntos formando cabezas compactas o condensadas (pero no densas), dispuestos en capítulos estipitados semiesféricos a cónicos, nunca envueltos en un mucílago, una vez divididos (Fig. 4c), anartrodáctilos, siendo la célula terminal de ápice acuminado (Fig. 4d-f), de 40-195 μm de largo, 10-50 μm de diámetro. Plantas monoicas; gametangios masculino y femenino juntos y/o separados, sésiles, algunas veces pedunculados, ubicados en los nudos donde se articulan los dáctilos, dentro o fuera de los capítulos. Oogonio (Fig. 4g) en número de 1 a 3 por nudo, juntos, de forma ovoide, de 465-535 μm de largo, 390-430 μm de diámetro, presenta 6 a 8 convoluciones; corona de 35-55 μm de largo, 45-75 μm de diámetro (Fig. 4h). Anteridio esférico (Fig. 4i) de 250-420 μm de diámetro, “anidando” entre los dáctilos unicelulares del filoid fértil, octoscutelados; escudos triangulares. Oóspora de 330-360 μm de largo, 260-310 μm de diámetro, pared de color marrón claro, finamente granulada, con hileras prominentes de 6 a 8 estrías (Fig. 4j).

Material examinado: NUEVA ESPARTA: Isla de Margarita, quebrada Tari-Tari, Juangriego, 6 m snm, 02-15/03/2014, *J. Rodríguez 056* (CRIA-UDONE).

DISCUSIÓN

Chara martiana Wallman está incluida en el complejo subgenérico de siete especies, morfológicamente distintas, que forman las series *Gymnobasalia Zaneveld*, Subsección *Willdenovia* R.D. Wood, las cuales presentan los segmentos de los filoides corticados, excepto el primer segmento basal (Wood & Imahori 1965). Entre otras especies, también se encuentra *Chara zeylanica* Klein ex Willd. y *C. haitensis* Turpin (Proctor *et al.* 1971), las cuales han sido encontradas al sur y noreste de la región oriental de la Isla de Margarita (Rodríguez *et al.* 2012), mientras que en este trabajo *C. martiana* fue localizada al noroeste de la región oriental insular.

La característica morfológica externa principal que permitió distinguir a *Chara martiana* de *C. zeylanica* y *C. haitensis* es la presencia de gametangios separados, alternados e insertos en 2-6 nudos de un mismo filoide o en diferentes filoides de los verticilos de una misma planta (Proctor *et al.* 1971; Bueno *et al.* 2009). Sin embargo, *C. haitensis* algunas veces pueden presentar gametangios separados (frecuentemente están juntos) insertos en 2-5 nudos de los filoides (Rodríguez *et al.* 2012).

Los especímenes analizados de *Chara martiana* se ajustan a las descripciones realizadas por Spegazzini (1883), Proctor *et al.* (1971), Bueno *et al.* (2009, 2011) en Brasil, quienes identificaron y caracterizaron a la especie como monoica, con gametangios separados, alternados en los nudos de los filoides verticilados y ausentes en el nudo basal de cada filoide. La presencia de brácteas verticiladas coincide con aquellas en la especie descrita por Bicudo (1972, 1974), Prado (2003) y Picelli-Vincentim *et al.* (2004) en Brasil, por lo que se apoya la consideración que los ejemplares encontrados en la quebrada Tari-Tari corresponden a esta misma especie, a pesar de las diferencias morfométricas observadas entre los ejemplares analizados en este trabajo y aquellos previamente presentados por los autores arriba mencionados. Estas variaciones podrían ser debido a la plasticidad fenotípica, correspondiente a las diferentes condiciones ambientales donde habita esta planta (Blindow & Schütte 2007), aunque futuras investigaciones son necesarias para confirmar esta hipótesis (Meurer & Bueno 2012).

Chara martiana está circunscrita al continente americano, reportándose para América Central (Wallman 1853, 1856; Proctor *et al.* 1971; Raam 2010) y América del Sur (Spegazzini 1883; Proctor *et al.* 1971; Bicudo 1972, 1974; Necchi Jr. *et al.* (1994, 1997, 2000); Prado 2003; Vieira Jr. *et al.* 2003; Picelli-Vincentim *et al.* 2004; Bueno *et al.* (2009, 2011); Hall *et al.* 2010; Raam 2010; Bicudo & Bueno 2011; Freitas & Loverde-Oliveira 2013).

Los especímenes de *Chara martiana* fueron recolectados en la quebrada Tari-Tari al noroeste de la región oriental de la Isla de Margarita, estado Nueva Esparta. Hall *et al.* (2010), en el trabajo sobre la evaluación de código de barras de ADN propuestos en las algas verdes de agua dulce, citan a *Chara martiana* encontrada en el Jardín Botánico de Caracas (Venezuela). Sin embargo, estos autores no realizaron descripción e ilustración alguna, por lo que en este trabajo se describe e ilustra a esta especie, por primera vez, tanto para el estado Nueva Esparta como para Venezuela.

Nitella axillaris A. Braun es una especie con amplia distribución mundial, reportándose para América del Norte, islas del Caribe, América del Sur, sureste y suroeste de Asia e islas del Pacífico (Wood & Imahori 1965). Como *Nitella translucens* subsp. *translucens* var. *axillaris* f. *axillaris* fue descrita por Bueno & Bicudo (1997), cuyas características, señaladas por estos autores, coinciden con las de los ejemplares descritos en este trabajo, como *Nitella translucens* var. *axillaris* (A. Braun) R.D. Wood señalada por Araújo *et al.* (2010) en América del Sur. A pesar de que *N. axillaris* ha sido incluida como una variedad de *N. translucens* de acuerdo con el tamaño de la oóspora y la ornamentación de su membrana (Wood & Imahori 1965; Moore 1986), los análisis filogenéticos moleculares han demostrado que *N. axillaris* y *N. translucens* son especies diferentes (Sakayama *et al.* 2005).

Los especímenes de *Nitella axillaris* fueron recolectados en la quebrada Tari-Tari al noroeste de la región oriental de la Isla de Margarita. Wood & Imahori (1965) señala que J. Gollmer en 1854 encontró a *Nitella axillaris* en estanques cercanos al valle de Caracas (Venezuela). En el presente trabajo se describe e ilustra a esta especie por primera vez, tanto para el estado Nueva Esparta como para Venezuela.

Nitella subglomerata A. Braun es una especie ampliamente registrada en América del Sur, específicamente en Brasil (Bicudo & Yamaoka 1978; Astorino 1983; Bueno & Bicudo 1997; Picelli-Vicentim & Bicudo 1993; Pott & Pott 1997; Vieira Jr. *et al.* 2002; Picelli-Vicentim *et al.* 2004; Bicudo & Bueno 2011; Bueno *et al.* 2011; Meurer & Bueno 2012); en América del Norte (Raam 2010) y como *Nitella acuminata* var. *subglomerata* en el sureste de Asia (Pham *et al.* 2011).

En Venezuela, *Nitella subglomerata* fue señalada como *N. acuminata* var. *subglomerata* por Guerlesquin (1981), sin embargo, no especifica la localidad del país donde fue recolectada. Actualmente se considera a esta variedad como una especie diferente de *N. acuminata* por presentar los filoides fértiles formando numerosas cabezas o capítulos ligeramente condensados y filoides verticilados estériles dos veces divididos, donde los estériles son de mayor

tamaño que los fértiles (Bicudo & Yamaoka 1978; Astorino 1983; Picelli-Valentim 1990; Bueno & Bicudo 1997; Vieira Junior *et al.* 2003; Meurer & Bueno 2012). Estos caracteres apoyan la consideración de que los ejemplares descritos en este trabajo corresponden a *Nitella subglomerata*, a pesar de las diferencias morfométricas observadas entre los ejemplares analizados en este trabajo y aquellos previamente presentados. Estas variaciones podrían ser debido a la plasticidad fenotípica, correspondiente a las diferentes condiciones ambientales donde habita esta planta (Blindow & Schütte 2007).

En este trabajo se registra, describe e ilustra a *N. subglomerata* A. Braun por primera vez, tanto para el estado Nueva Esparta como para Venezuela.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente por el apoyo financiero aportado para este trabajo mediante el proyecto N° CI-06-030603-1870-13.

BIBLIOGRAFÍA

- Araújo, A., N.C. Bueno, T. Meurer & C.E.M. Bicudo. 2010. Charophyceae in Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Lista de Espécies da Flora do Brasil. Septiembre 2015. <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB119551>.
- Astorino, H.A.B. 1983. Charophyceae do Estado do Rio Grande do Sul: uma contribuição o seu inventário. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, Brasil.
- Bicudo, R.M.T. 1972. O gênero *Chara* (Charophyceae) no Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil.
- Bicudo, R.M.T. 1974. O gênero *Chara* (Charophyceae) no Brasil, I: Subseção Willdenowia R.D. Wood. *Rickia* 6: 127-189.
- Bicudo, R.M.T. & D.M. Yamaoka. 1978. O gênero *Nitella* (Charophyceae) no Brasil, I. Subgênero *Nitella*. *Acta Biol. Paraná* 7: 77-98.
- Bicudo, C.E.M. & N.C. Bueno. 2011. Check List of Charophyceae from São Paulo State. *Biota Neotrop.* 11(1a). 2011. <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n1a/en/abstract?inventory+bn0081101a2011>
- Blindow, I. & M. Schütte. 2007. Elongation and mat formation of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. *Hydrobiologia* 584: 69-76.

- Bueno, N.C. & C.E.M. Bicudo. 1997. Characeae (Charophyceae) do Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil: *Nitella. Hoehnea* 24(2): 29-55.
- Bueno, N.C., C.E.M. Bicudo, S. Biolo & T. Meurer. 2009. Levantamento florístico das Characeae (Chlorophyta) do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, Brasil: *Chara. Revista Brasil. Bot.* 32(4): 759-774.
- Bueno, N.C., J.F. Prado, T. Meurer & C.E. de M. Bicudo. 2011. New records of *Chara* (Chlorophyta, Characeae) for subtropical southern Brazil. *Syst. Bot.* 36(3): 523-541.
- Freitas, L.C. & S.M. Loverde-Oliveira. 2013. Checklist of green algae (Chlorophyta) for the state of Mato Grosso, Central Brazil. *Check List* 9(6): 1471-1483.
- Guerlesquin, M. 1981. Contribution à la connaissance des characés du Amérique du Sud (Bolívie, Equateur, Guyane française). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 14: 381-404.
- Guiry, M.D. & G.M. Guiry. 2015. Algaebase. World-wide electronic publication, National University Ireland, Galway. Agosto 2015. <http://www.algaebase.org>.
- Hall D., J., K. Fučíková, C. Lo, L.A. Lewis & K.G. Karol. 2010. An assessment of proposed DNA barcodes in freshwater green algae. *Cryptog. Algal.* 31(4): 529-555.
- Kufel, L. & I. Kufel. 2002. *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes - a review. *Aquatic Bot.* 72: 249-260.
- Meurer, T. & N.C. Bueno. 2012. The genera *Chara* and *Nitella* (Chlorophyta, Characeae) in the subtropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Braz. J. Bot.* 35(2): 219-232.
- Moore, J.A. 1986. *Charophytes of Great Britain and Ireland*. Botanical Society of the British Isles. London, United Kingdom.
- Necchi Jr., O., D. Pascoaloto & L.H.Z. Branco. 1994. Distribution of macroalgae in tropical river basin from southeastern Brazil. *Arch. Hydrobiol.* 129: 459-471.
- Necchi Jr., O., D. Pascoaloto & L.H.Z. Branco. 1997. Stream macroalgal flora from the northwest region of São Paulo State, southeastern Brazil. *Algal. Stud.* 84: 91-112.
- Necchi Jr., O., C.C.Z. Branco & L.H.Z. Branco. 2000. Distribution of stream macroalgae in São Paulo State, southeastern Brazil. *Algal. Stud.* 97: 43-57.
- Pham, M.N., H.T.W. Tan, S. Mitrovic & H.H.T. Yeo. 2011. *A checklist of the algae of Singapore*. 2nd Edition. Raffles Museum of Biodiversity Research, National University of Singapore. Singapore.

- Picelli-Vicentim, M.M. 1990. Characeae do Estado de São Paulo: inventário sistemático. Ph. D. thesis. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, Brasil.
- Picelli-Vicentim, M.M. & C.E.M. Bicudo. 1993. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. Algas, 4: Charophyceae. *Hoehnea* 20: 9-22.
- Picelli-Vicentim, M.M., C.E.M. Bicudo & N.C. Bueno. 2004. *Flora ficológica do Estado de São Paulo*, 5: Charophyceae. RiMa Editora. São Paulo, Brasil.
- Pott, V.J. & A. Pott. 1997. Checklist das macrófitas aquáticas do Pantanal, Brasil. *Acta Bot. Brasil.* 11(2): 215-227.
- Prado, J.F. 2003. Characeae do Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil.
- Proctor, V.W., D.G. Griffin & A.T. Hotchkiss. 1971. A synopsis of the genus *Chara*, serie Gymnobasalia (Subsection Willdenowia R.D. Wood). *Amer. J. Bot.* 58(10): 894-901.
- Raam V., J.C. 2010. R.D. Wood's Synopsis of the Characeae adapted and modified. Zit.nach. February 2012. <http://www.algaebase.org>.
- Rodrigo, M.A., C. Rojo, M. Alvarez-Cobelas & S. Cirujano. 2007. *Chara hispida* beds as a sink of nitrogen: Evidence from growth, nitrogen uptake and decomposition. *Aquatic Bot.* 87: 7-14.
- Rodríguez R., J.C., A.J. Guilarte B., A. Marcano, J. Barreto, L. Ávila, J. López, D. López & A. Velásquez. 2012. Carófitos de la Isla de Margarita, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 35(1): 71-90.
- Ruhfel, B.R., M.A. Gitzendanner, D.E. Soltis & J.G. Burleigh. 2014. From algae to angiosperm-inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes. *BMC Evol. Biol.* 14: 1-26.
- Ruiz, T., T.G. Lorenzo G., B. Sevilla S., P. Corbacho A., O. Uceda T., R. Morán L. & J.M. Sánchez G. 2008. *Biosistemática y conservación: El caso de los carófitos en Extremadura*. Jornadas sobre Conservación de la Biodiversidad en Humedales Mediterráneos. Facultad de Ciencias, Universidad de Extremadura. Badajoz, España.
- Sakayama, H., K. Myyaji, T. Nagumo, M. Kato, Y. Hara & H. Nozaki. 2005. Taxonomic reexamination of 17 species of *Nitella* subgenus *Tieffallenia* (Charales, Charophyceae) based on internal morphology of the oospores wall and multiple DNA marker sequences. *J. Phycol.* 41: 195-211.

- Schneider, S.C., A. García, C. Martín-Closas & A. Chivas. 2015. The role of charophytes (Charales) in past and present environments: An overview. *Aquatic Bot.* 120: 2-6.
- Schwarz, A.-M., M. de Winton & I. Hawes. 2002. Species-specific depth zonation in New Zealand charophytes as a function of light availability. *Aquatic Bot.* 72: 209-217.
- Soulié-Märsche, I. & A. García. 2015. Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (Charales). *Aquatic Bot.* 120: 7-17.
- Spegazzini, C. 1883. Characeae Platenses. *Anales Soc. Ci. Argent.* 15: 1-96.
- van Donk, E. & E. van de Bund. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Bot.* 72: 261-274.
- Vieira Jr., J. & O. Necchi Jr. 2002. Microhabitat and plant structure of Characeae (Chlorophyta) populations in streams from southeastern Brazil. *Cryptog. Algol.* 23: 51-63.
- Vieira Jr., J., O. Necchi Jr., C.C.Z. Branco & L.H.Z. Branco. 2003. Characeae (Chlorophyta) em ecossistemas lóticos do Estado de São Paulo, Brasil: gênero *Chara* e distribuição ecológica. *Hoehnea* 30: 53-70.
- Wallman, J. 1853. *Försök till en systematisk uppställning af växtfamiljen. Characeae.* P.A. Norstedt & Söner, Kongl. Boktrickare, Stockholm.
- Wallman, J. 1856. Essai d'une exposition systematique de la famille des characées. *Actes Soc. Linn. Bordeaux.* Tome XXI. Troisième Serie: Tome I. Stockholm.
- Wood, R.D. & K. Imahori. 1964. *A revision of the Characeae, II.* Iconograph of the Characeae. Verlag von J. Cramer. Weinheim, Germany.
- Wood, R.D. & K. Imahori. 1965. *A revision of Characeae, I.* Monograph of the Characeae. Verlag von J. Cramer. Weinheim, Germany.