

## ESTUDO DAS ALGAS DAS DIVISÕES EUGLENOPHYTA E CHLOROPHYTA

### **META**

Caracterizar as algas das divisões Euglenophyta e Chlorophyta.

### **OBJETIVOS**

Ao final desta aula, o aluno deverá:

reconhecer as principais características apresentadas pelas algas estudadas.

### **PRÉ-REQUISITOS**

Conhecimento básico sobre a biologia das algas.



A figura acima mostra exemplo de uma euglenophyta (euglenóides)  
(Fonte: <http://www.bp.blogspot.com>)

## INTRODUÇÃO

Dando continuidade ao estudo das algas veremos nesta aula das divisões Euglenophyta e Chlorophyta.

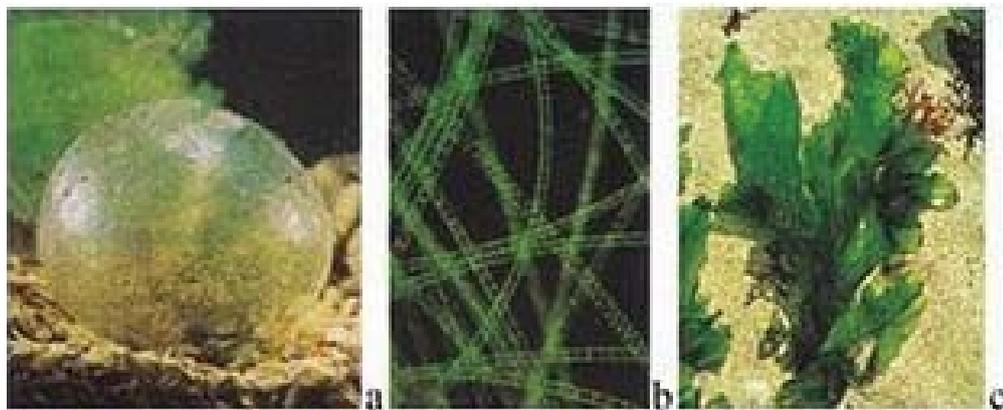
Os flagelados conhecidos como euglenófitas constituem a divisão Euglenophyta, com aproximadamente 900 espécies conhecidas. A divisão Euglenophyta representa uma série constituída essencialmente por formas móveis e unicelulares.

As Chlorophyta ou algas verdes são, morfologicamente, as mais diversificadas de todas.

São organismos predominantemente aquáticos e capazes de habitar corpos d'água em todas as latitudes e em qualquer altitude, de modo que não há, na prática, um ambiente sequer da Terra que não contenha pelo menos uma espécie de Chlorophyta. Além disso, o total das espécies de Chlorophyta em qualquer corpo d'água, de modo geral, iguala ou mesmo ultrapassa o resultado da soma de todos os demais grupos de algas do mesmo ambiente. Algas verdes podem ser encontradas em ambientes que possuam qualquer teor de salinidade, ou seja, água desde doce, passando pela salobra, pela marinha, até a hipersalina. Predominam nesses locais, em geral, os representantes de vida planctônica. Em certos ambientes, as formas planctônicas podem até ser as únicas representantes de Chlorophyta. Mas, podem também abundar os da vida bentônica, que existem presos a substratos sólidos, submersos, naturais (grãos de areia ou argila, rochas, restos de concha, entre outros) ou artificiais (frascos, cascos de embarcações, pedaços de madeira).

Existem ainda as algas verdes que habitam locais onde a água é temporária (encostas de barrancos úmidos, rochas constantemente respingadas das proximidades de quedas d'água, extratos do solo de até 1m de profundidade) ou onde o teor de umidade seja suficiente para que tais organismos desempenhem todas suas funções vegetativas e reprodutivas (casca de árvores, superfície de rochas).

Nesta aula será feita a caracterização geral dos organismos constituintes das divisões Euglenophyta e Chlorophyta.



A figura acima mostra exemplos de chlorophytas (clorofíceas ou algas verdes)  
(Fonte: <http://www.bp.blogspot.com> )

## DIVISÃO EUGLENOPHYTA

Os euglenoides, como são chamados, são unicelulares flagelados e bem conhecidos através dos gêneros *Euglena*, *Phacus* e *Trachelomonas*.

Evidências moleculares sugerem que as primeiras euglenófitas realizavam fagocitose (englobavam partículas sólidas). Aproximadamente um terço dos gêneros, incluindo *Euglena*, contém cloroplasto. As semelhanças entre os cloroplastos de euglenófitas e algas verdes – ambos possuem clorofila a e b, além de vários carotenoides – sugerem que os cloroplastos das euglenófitas derivaram de uma alga verde endossimbiótica. O principal suporte para essa afirmação poderia ser a existência de formas sem cloroplasto e a presença de um envelope triplo nos cloroplastos nas formas clorofiladas.

Cerca de dois terços dos gêneros são heterotróficos, que se alimentam de partículas sólidas ou pela absorção de compostos orgânicos dissolvidos. Esses hábitos alimentares explicam por que muitas euglenófitas ocorrem em corpos d'água doce ricos em partículas ou compostos orgânicos.

## CARACTERÍSTICAS BÁSICAS

- Eucarióticas;
- Núcleo mesocariótico;
- Clorofila a e b;
- Pigmentos acessórios:
- Carotenos - principalmente  $\beta$ -caroteno e Xantofilas - neoxantina e antexantina;
- Produto de Reserva: paramilo.
- Ausência de parede celular.
- Presença de película proteica organizada espiraladamente ao redor do citoplasma.
- Presença de mancha ocelar (= estigma).
- Presença de um ou dois flagelos por célula.

## OCORRÊNCIA

As euglenófitas ocorrem em ambiente marinho ou de água doce. Além de formas clorofiladas, existem formas incolores e saprófitas. Podem ocorrer em solos úmidos, lama e lodo. Algumas são parasitas do intestino de copépodos. As euglenofíceas clorofiladas são comumente encontradas em ambientes ricos em matéria orgânica, podendo assimilar essas substâncias. *Euglena* é o gênero mais estudado.

## MORFOLOGIA

A grande maioria é unicelular, com uma única exceção (o gênero colonial *Colacium*). Geralmente, apresenta um flagelo anterior e mancha ocelar na porção anterior do citoplasma.

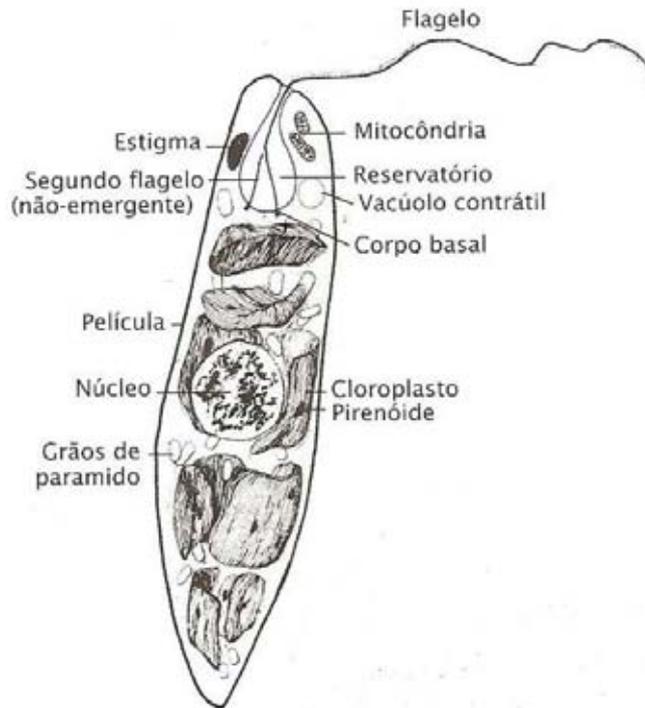


Figura 1. Estrutura de uma Euglena como interpretada a partir de elétrons micrografia (Extraído de Raven et al. 2007).

## ORGANIZAÇÃO CELULAR

- Parede celular - Está ausente. Entretanto, o gênero *Trachelomonas* tem um envoltório composto de minerais de ferro e manganês semelhante a uma parede celular.

A membrana plasmática das euglenófitas é sustentada por um conjunto de estrias de proteínas arranjadas helicoidalmente situadas no citoplasma, imediatamente abaixo da membrana plasmática. Essas estrias formam uma estrutura chamada película, que pode ser flexível ou rígida. A película flexível de *Euglena* permite à célula mudar sua forma e facilita o movimento em ambientes lodosos, onde o movimento é dificultado.

- Cloroplastos - Os tilacoides estão associados em número de três por banda. Existem três membranas envolvendo o cloroplasto, sendo a mais externa de retículo endoplasmático rugoso. Ao contrário dos cloroplastos das algas verdes, os plastos das euglenófitas não estocam amido.

- Pigmentos - As euglenofíceas fotossintetizantes possuem clorofila a e b,

$\beta$ -caroteno e xantofilas exclusivas do grupo, como neoxantina e anteraxantina, podendo apresentar também diadinoxantina, diatoxantina e zeaxantina.

- Pirenoides - Podem ocorrer em algumas espécies, o pirenoide é uma região rica em proteínas e é o sítio da Rubisco e outras enzimas envolvidas na fotossíntese.

- Reserva - O produto de reserva está na forma de grãos de paramilo, que é também um carboidrato, como o amido, mas que não apresenta reação com o iodo. Esses grãos acumulam-se no citoplasma. Como reserva suplementar apresentam gotículas de lipídios.

- Núcleo – o núcleo é do tipo mesocariótico, no qual os cromossomos permanecem condensados mesmo durante a interfase, com o nucléolo e membrana nuclear persistente, com um número elevado de cromossomos e microtúbulos no interior do núcleo, semelhante ao encontrado em Dinophyta, grupo que será tratado anteriormente.

- Flagelos - Os indivíduos dessa divisão possuem um ou dois flagelos (geralmente um), um único flagelo longo com mastigonemas emerge da base de uma depressão anterior chamada reservatório, e um segundo flagelo, não emergente. Quando ambos são emergentes é uma condição primitiva. Uma intumescência na base do flagelo emergente, junto com a mancha ocelar ou estigma, no citoplasma, constitui o sistema fotossensível das euglenófitas.

- Vacúolo contrátil – responsável pela coleta do excesso de água de todas as partes da célula. Essa água é eliminada da célula via reservatório. Após a eliminação, um novo vacúolo contrátil é formado pela coalescência de pequenas vesículas.

- Estigma – estrutura fotorreceptora, apresenta gotículas de lipídios e carotenoides, configurando uma coloração marrom a avermelhada, cuja função é de atua na percepção de luz.

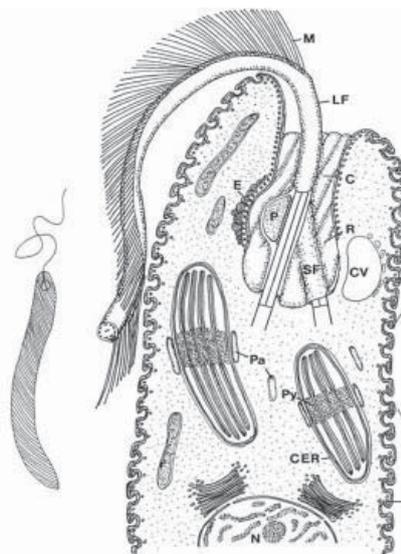


Figura 2. Semidiagrama da parte anterior de uma célula de Euglena. (C) canal; (CER) cloroplasto e retículo endoplasmático; (CV) vacúolo contrátil; (E) mancha ocelar; (LF) flagelo longo; (M) mastigonemas; (N) núcleos; (P) intumescência paraflagelar; (Pa) paramilo; (Py) pirenoide; (R) reservatório; (SF) flagelo curto (Extraído e modificado de Lee 2008).

## REPRODUÇÃO

Conhece-se apenas reprodução vegetativa, através de divisão longitudinal da célula. Os indivíduos continuam nadando enquanto se dividem. A divisão começa pela extremidade anterior.

Quando as condições ambientais tornam-se desfavoráveis, o indivíduo, que é constituído por apenas uma célula, transforma-se em cisto, o qual permanece dormente até que as condições se tornem favoráveis.

Reprodução sexuada e meiose não parecem ocorrer nas euglenófitas, sugerindo que esses processos não tinham ainda surgido quando este grupo divergiu da linhagem principal das algas.

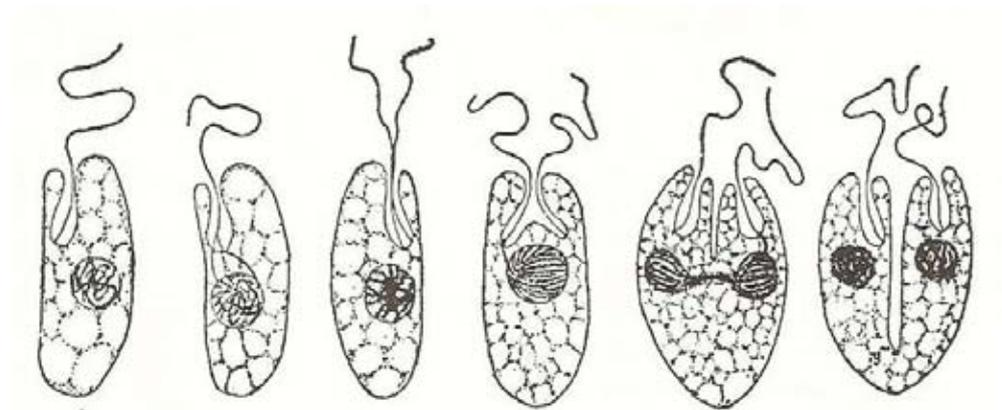


Figura 3. Divisão celular de *Menoidium incurvum* (Fresenius) Klebs (Segundo Hall, 1923, Extraído de Smith 1987).

## CLASSIFICAÇÃO

São referidos 40 gêneros e aproximadamente 900 espécies distribuídas em apenas uma classe: Euglenophyceae.

### DIVISÃO CHLOROPHYTA

(grego chloro = verde + phyton = planta)

A linhagem filogenética das Chlorophyta inclui organismos eucarióticos com clorofila a e b em um grupo monofilético bem característico: as algas verdes, as briófitas, as pteridófitas e as plantas com sementes. Alguns autores propõem que essa linhagem seja chamada como um todo de Chlorophyta que significa literalmente “plantas verdes”.

Com o emprego da microscopia eletrônica, novas interpretações surgiram para explicar tanto a evolução das algas verdes, quanto suas relações com outros grupos, como Bryophyta e plantas vasculares. Além da pre-

sença de fragmoplasto ou ficoplasto, são levados em conta o arranjo dos microtúbulos na base de inserção dos flagelos e o sentido em que ocorre o depósito da parede celular durante a divisão (centrípeta ou centrífuga). Dados morfológicos e moleculares dividem as plantas verdes em duas linhagens, a primeira contendo as carófitas e as plantas terrestres, e a segunda as demais algas verdes.

A origem dessas linhagens é desconhecida, sendo o ancestral tratado apenas como um arquetipo unicelular flagelado. É possível que novas informações, sejam de ultraestrutura, bioquímica ou biologia molecular, provoquem modificações neste esquema.

A linhagem das clorofíceas apresenta características que englobam a maioria das Chlorophyta, as quais são: células móveis simétricas, flagelo aderido anteriormente, associado a 4 grupos de microtúbulos basais, arranjados cruciadamente, divisão celular por formação de ficoplasto, após a divisão celular o fuso mitótico se dispersa e os dois núcleos filhos ficam próximos. Surgem microtúbulos perpendiculares em relação aos primeiros túbulos do fuso mitótico inicial e a parede forma-se ao longo desses microtúbulos, geralmente por “estrangulamento” e a presença da enzima glicolato desidrogenase.

## CARACTERÍSTICAS BÁSICAS

- Eucarióticas.
- Clorofila a e b.
- Pigmentos acessórios
- Carotenos - principalmente  $\beta$ - carotenos, Xantofilas - principalmente luteína.
- Produto de Reserva: amido.
- Parede celular: principalmente celulose.
- Presença de flagelos em alguma fase do ciclo de vida.

## OCORRÊNCIA

As algas verdes estão presentes nos ambientes mais diversos. A grande maioria das espécies, aproximadamente 90%, é de água doce, apresentando uma distribuição cosmopolita, isto é, apresentam ampla distribuição no planeta. É o grupo predominante do plâncton de água doce.

A maior parte das formas marinhas encontra-se em águas tropicais e subtropicais, fazendo parte do bentos.

Existem algumas formas terrestres, crescendo sobre troncos ou barrancos úmidos (ex. Trentepohlia). Outras crescem sobre camadas de gelo nos polos (ex. Chlamydomonas). Existem ainda, formas saprófitas (sem

pigmentos) e formas que vivem em associações com fungos (liquens), protozoários, celenterados (ex. hidras) e mamíferos (pelos de bicho preguiça).

### MORFOLOGIA

Existem desde formas microscópicas até formas que podem atingir alguns metros de comprimento (ex. *Codium*).

A morfologia é muito diversificada, existindo desde formas unicelulares flageladas (monadoide), unicelulares imóveis (cocoide), coloniais (móvel e imóvel), palmeloides ou tetrasporoides, sarcinoides, filamentosas, sifonáceas ou cenocíticas, sifonocladáceas a parenquimatosas.

Algumas formas coloniais apresentam um número definido de células para a espécie (cenóbio).

O único nível de organização do talo que não se vê entre as algas verdes é o ameboide. Entretanto, certas células reprodutivas podem ser ameboides como acontece com algumas *Chaetophorales*. O nível de organização sarcinoide é considerado, por alguns, representativo das condições multicelulares mais primitivas.

As algas incluídas na divisão *Ulvophyceae*, classe principalmente marinha, no entanto com alguns representantes de água doce, apresentam um talo unicelular diferenciado, o qual sofre repetidas divisões nucleares (cariocinese) sem a formação de paredes celulares, resultando em um talo unicelular multinucleado (cenocítico ou sifonáceo), as quais apresentam morfologias diversas, como talos filamentosos. Paredes celulares são formadas somente nas fases reprodutivas destas algas

Entre estas também é possível observar outra linha evolutiva de talo, o talo multicelular e multinucleado (sifonocladáceo).

### ORGANIZAÇÃO CELULAR

#### Ficoplasto

É um sistema de microtúbulos que se desenvolvem entre os dois núcleos filhos, paralelo ao plano de divisão celular.

A organização celular é eucariótica.

Os membros da maior classe de algas verdes, as *Charophyceae* de água doce, têm um modo único de citocinese, que envolve um ficoplasto. Nessas algas, os núcleos filhos movem-se um em direção ao outro à medida que o fuso mitótico não persistente colapsa e um novo sistema de microtúbulos, o **ficoplasto**, desenvolve-se paralelamente ao plano de divisão celular. Provavelmente, o papel do ficoplasto é assegurar que o sulco de clivagem, resultante da invaginação da membrana plasmática, passe entre os dois núcleos filhos. O envoltório nuclear persiste durante a mitose.

Nas células móveis de *Chlorophyceae* existem quatro bandas estreitas de microtúbulos arranjadas em um padrão cruciado conhecidas como raízes flagelares, as quais estão associadas com os corpos basais.

Em outras classes de algas verdes, os fusos podem persistir durante a citocinese até serem rompidos pela formação de um sulco ou pelo crescimento de uma placa celular. A placa celular origina-se na região central da célula e cresce em direção às suas margens. O comportamento diferenciado desses microtúbulos durante a divisão celular é considerado de importância filogenética.

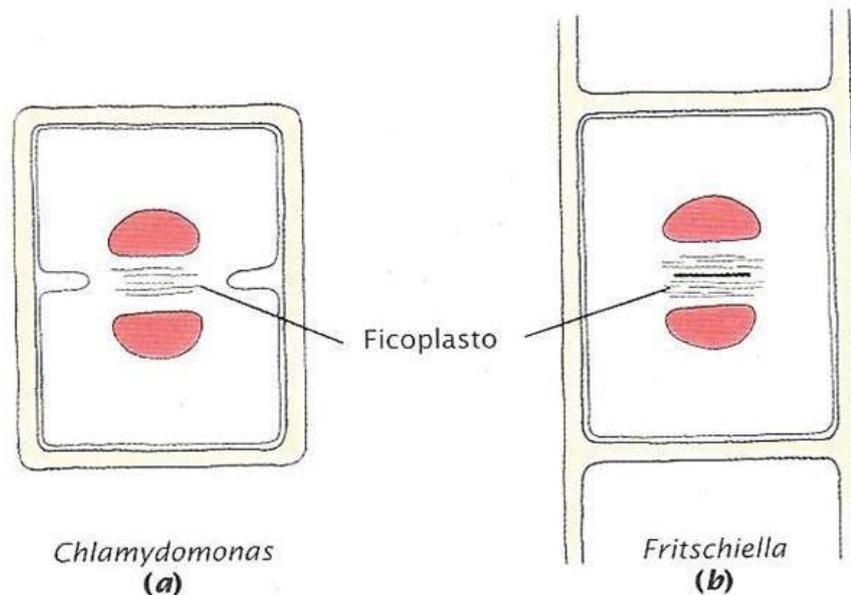


Figura 4. Citocinese em Chlorophyta, o fuso mitótico não é persistente e os núcleos filhos, que estão relativamente próximos um do outro, estão separados por um ficoplasto. Citocinese em Chlamydomonas é por sulco (a), enquanto citocinese em Fritschiella ocorre por placa celular (b) (Extraído e modificado de Raven et al. 2007).

- Parede celular - É constituída por uma estrutura fibrilar embebida em uma matriz não fibrilar (geralmente hemicelulose). A estrutura fibrilar é geralmente de celulose, porém em alguns gêneros podem ocorrer polímeros de xilose (ex. Bryopsis, Caulerpa) ou polímeros de manose (ex. Acetabularia). Alguns gêneros podem apresentar depósito de carbonato de cálcio na parede (ex. Halimeda, Neomeris).

- Cloroplastos - Possuem de um a muitos cloroplastos por célula. A forma é extremamente variável, constituindo um importante critério na classificação das clorófitas. Existem cloroplastos na forma de fita, laminar, discoide, reticulado, entre outras. Apresentam bandas com 2-6 tilacoides cada. Em alguns gêneros é possível encontrar grana, semelhantes aos encontrados em plantas vasculares.

- Pigmentos - Os pigmentos são muito semelhantes aos que encontramos em plantas vasculares e briófitas. Essa semelhança, juntamente com outras características em comum, faz com que alguns autores tratem as algas verdes, plantas vasculares e briófitas como pertencentes a uma mesma divisão, Chlorophyta. Estão presentes as clorofilas a e b, e carotenoides, sendo o principal a luteína (xantofila) e o  $\beta$ -caroteno (caroteno).

- Pirenoides - Presente em muitas algas verdes, ocorrendo um ou mais por cloroplasto.
- Produto de Reserva - O produto de reserva é o amido, semelhante ao encontrado em plantas vasculares e briófitas. É armazenado dentro do cloroplasto, associado aos pirenoides, quando esses existem. As reações bioquímicas da fotossíntese que levam à síntese de amido são semelhantes às de plantas vasculares, sendo que muitas destas reações foram inicialmente estudadas em algas verdes como a *Chlorella*.
- Flagelo - Podem apresentar flagelos nas fases vegetativa, reprodutiva ou em ambas. O número de flagelos por célula é variável, mas geralmente são dois ou quatro flagelos de tamanho e organização iguais. São células simétricas, aderido na porção anterior, associado a grupos de microtúbulos basais, arranjados cruciadamente. Podem ser simples ou plumosos. A maioria das células flageladas apresenta estigma (mancha ocelar) localizado no cloroplasto, em posição anterior próximo aos flagelos. A mancha ocelar consiste em uma ou mais camadas de lipídios localizados no estroma entre a última camada de tilacoides e o envelope do cloroplasto. Geralmente é alaranjado ou avermelhado pela presença de carotenoides. Está relacionado à percepção luminosa.

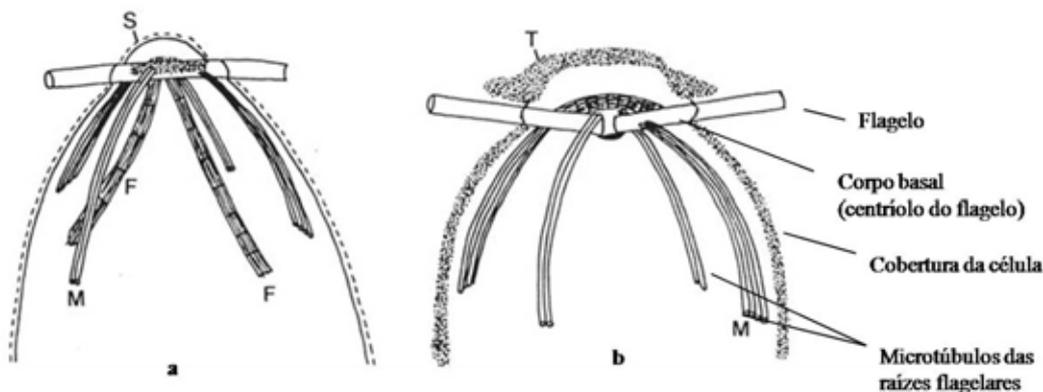


Figura 5. Desenho esquemático da vista lateral do aparato flagelar de duas classes de Chlorophyta. (a) Ulvophyceae, com quatro raízes microtubulares (duas de cada tipo), em arranjo cruciado, um par de raízes fibrosas e um a escama cobrindo a célula; (b) Chlorophyceae, raízes cruciadas e teca cobrindo a célula. (F) raízes fibrosas; (M) raiz microtubular; (S) escamas; (T) teca. (Extraído e modificado de Lee 2008).

## REPRODUÇÃO E HISTÓRICO DE VIDA

Nas clorofíceas ocorre reprodução vegetativa, espórica e gamética.

A reprodução vegetativa ocorre por divisão celular simples ou fragmentação, podem se reproduzir pela formação de esporos (zoósporos ou aplanósporos).

Quanto à morfologia dos gametas verifica-se a isogamia, anisogamia e oogamia. Esses gametas podem ser móveis (planogametas = zoogametas)

ou imóveis (aplanogametas).

A posição da reprodução sexuada e da meiose no histórico de vida são consideradas aspectos conservativos, ou seja, que mudam vagarosamente durante a evolução, de maneira que, geralmente, caracterizam táxons de níveis hierarquicamente altos do sistema, tais quais classes e ordens.

Para muitas algas verdes, pouco se sabe sobre seus históricos de vida, especialmente, no que diz respeito à posição em que a meiose ocorre e, portanto, à ploidia dos diferentes estádios de vida. Com base nas evidências disponíveis até o presente, parece que a maioria dos grupos das algas verdes tem um histórico de vida haplonte, ou seja, no qual apenas o núcleo do zigoto é diploide.

Nas classes constituídas, exclusivamente, por habitantes da água doce, o zigoto também é um estágio de repouso (zigósporo). Esta estrutura apresenta parede espessa e só germina depois de um período obrigatório de dormência. O zigósporo é, provavelmente, uma adaptação das algas às circunstâncias adversas de vida, comuns em ambientes de água doce e exemplificadas pelo dessecamento temporário do ambiente e pelas condições anóxicas dos fundos de certos ambientes lênticos. Além disso, o zigósporo permite a dispersão da espécie de um corpo d'água para outro.

O histórico de vida é extremamente variável:

- Diplonte - ex. *Caulerpa*, *Codium*
- Haplonte - ex. *Spirogyra*.
- Haplodiplonte isomórfico - ex. *Ulva*, *Chaetomorpha*.
- Haplodiplonte heteromórfico - ex. *Derbesia* (2n), alternando com uma fase n muito diferente, descrita anteriormente como um gênero distinto, *Halicystis*.

## CLASSIFICAÇÃO

Nos sistemas artificiais de classificação, o nível de organização do talo foi utilizado como uma característica fundamental na distinção de ordens de Chlorophyta. Tal subdivisão das Chlorophyta, embora com algumas modificações, ainda é amplamente utilizada graças à sua praticidade e porque o sistema tradicional de classificação é simples, permitindo que, praticamente, todas as algas verdes conhecidas possam ser encaixadas no sistema. No entanto como observamos em outros grupos, as algas verdes relacionadas não podem ser sempre reconhecidas pelas suas características externas. Entretanto, a evidência de parentesco é revelada pelos estudos ultraestruturais de mitose, citocinese e células reprodutivas, assim como pelas semelhanças moleculares.

São referidos cerca de 500 gêneros e aproximadamente 8.000 espécies distribuídas entre uma e 11 classes, de acordo com o sistema de classificação considerado (Round 1971, Mattox e Stewart 1984, van den Hoek et al. 1997).

### CONCLUSÃO

Como podemos observar dentre os grupos estudados, as algas verdes apresentam uma grande importância ecológica, como grandes constituintes do fitoplâncton, principalmente as clorófitas. Ambas as divisões estudadas apresentam sua maior diversidade em ambiente de água doce. As semelhanças entre os cloroplastos de euglenófitas e algas sugerem que os cloroplastos das euglenófitas derivaram de uma alga verde endossimbiótica, no entanto diferente das clorófitas as euglenófitas não estocam amido e sim paramilo. As Chlorophyta constituem uma divisão de algas razoavelmente grande em termos de riqueza de espécies.



### RESUMO

Neste capítulo estudamos os grupos constituintes das divisões Euglenophyta e Chlorophyta. Trabalhamos novos conceitos e outros já vistos em aulas anteriores. Foram caracterizados os tipos morfológicos de talo, a organização celular, características reprodutivas e de ciclo de vida de cada grupo.



### ATIVIDADES

Visto o conteúdo, vamos realizar um exercício aplicando os conceitos estudados nesta aula.

1. Discorra sobre a importância do fitoplâncton.
2. Os indivíduos enquadrados na divisão Euglenophyta são destituídos de parede celular. Neste caso, pergunta-se: como o protoplasto está protegido?
3. Quanto aos flagelos, como você caracterizaria a divisão Euglenophyta e como se processa a reprodução no grupo?
4. Qual o papel da mancha ocelar ou eyespot nas Euglenophyta?
5. Diferencie três tipos de talos encontrados nas algas verdes.
6. Qual a característica compartilhada pelos euglenoides e as clorófitas?



### PRÓXIMA AULA

Na próxima aula continuaremos o estudo das algas com a caracterização da divisão Charophyta, provável ancestral das plantas terrestres.



## AUTOAVALIAÇÃO

Faça uma busca na internet de fotos de diferentes tipos de talos de euglenoides e clorófitas e tente aplicar mentalmente os conhecimentos passados neste capítulo. Só prossiga após realmente ter entendido todos os conceitos abordados nesta aula.

## REFERÊNCIAS

- BOLD, H.C. 1972. O reino vegetal. Editora Edgard Blucher Ltda. EDUSP, São Paulo. 189p.
- GIFFORD, E.M. & FOSTER, A.S. 1996. Morphology and evolution of vascular plants. 3ed. W.H. Freeman and Company, New York. 626p.
- JOLY, A.B. 1987. Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. 8ed. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 777p.
- LEEDALE, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? *Taxon* 23: 261-270.
- MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K.V. 2001. Cinco reinos: um guia ilustrado dos filós da vida na Terra. 3a ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
- MATTOX, K.R. & STEWART, K.D. 1984. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. In: Irvine, D.E.G. & John, D.M. (eds) Systematics of the green algae. London: Academic Press. p. 29-72 (The Systematics Association Special Volume no 27).
- OLIVEIRA, E.C. 1996. Introdução à Biologia Vegetal. EDUSP, São Paulo. 224p.
- RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. 2007. Biologia Vegetal. 7ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 728p.
- ROUND, F.E. 1971. The taxonomy of the Chlorophyta, 2. *British Journal of Phycology*, 6 (2): 235-264.
- SCAGEL, R.F., BANDONI, R.J, MAZE, J.R., ROUSE, G.E., SCHOFIELD, W.B., STEIN, J.R. 1982. Plantas no Vasculares, Editora Omega S.A.
- SMITH, G.M. 1987. Botânica Criptogâmica. I volume. Algas e Fungos. 4ed. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa. 527p.
- SMITH, G.M. 1987. Botânica Criptogâmica. II volume. Briófitas e Pteridófitas. 4ed. Fundação Calouste Gulbekian, Lisboa. 386p.
- VAN DEN HOEK, C., MANN, D.G. & JAHNS, H.M. 1995. Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press, Cambridge.