



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTUDIO TAXONÓMICO DE ALGUNOS  
DINOFLAGELADOS POTENCIALMENTE TÓXICOS  
EN EL CARIBE MEXICANO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

P R E S E N T A

BIOL. ANTONIO ALMAZÁN BECERRIL

DIRECTOR DE TESIS: DR. DAVID U. HERNÁNDEZ BECERRIL

MÉXICO, D. F.

2000

287089  
660482



Universidad Nacional  
Autónoma de México

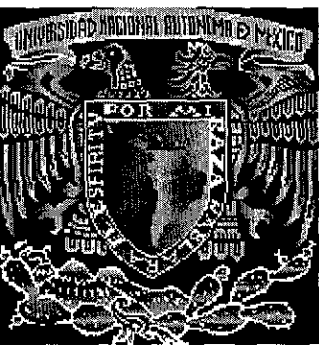


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE ALGUNOS  
DINOFLAGELADOS POTENCIALMENTE TÓXICOS  
EN EL CARIBE MEXICANO**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)**

**P R E S E N T A**

**BIOL. ANTONIO ALMAZÁN BECERRIL**

## **AGRADECIMIENTOS**

En principio deseo agradecer profundamente la ayuda y la amistad del Dr. David Uriel Hernández Becerril quien apoyó incondicionalmente el desarrollo de este trabajo.

A todos los investigadores que integraron mi jurado: M. en C, María Eugenia Zamudio Resendiz, M. en C. Guadalupe Figueroa Torres, Dr. Sergio Licea Durán, M. en C. Roberto Cortés Altamirano, Dr. Enrique Cantoral Uriza y Dra. Rosa Luz Tavera Sierra, quienes con su conocimiento y entusiasmo contribuyeron a mejorar el contenido de esta tesis.

Particularmente quiero hacer un reconocimiento a la Biol. Yolanda Hornelas por su colaboración y apoyo en los servicios académicos de microscopía electrónica, y al M. en C. Ernesto Bravo por su ayuda en los momentos difíciles.

Gracias también a toda la gente del laboratorio de Ecología de Pesquerías del ICMyL por su amistad y todo lo demás.

## INDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCION.....	2
OBJETIVOS.....	4
ANTECEDENTES.....	5
AREA DE ESTUDIO.....	6
MATERIAL Y METODOS.....	7
RESULTADOS.....	9
OBSERVACIONES .....	9
<i>Gambierdiscus belizeanus</i> .....	10
<i>Gambierdiscus toxicus</i> .....	10
<i>Gambierdiscus yasumotoi</i> .....	11
<i>Pyrodinium bahamense</i> .....	11
<i>Dinophysis doryphora</i> .....	12
<i>Dinophysis hastata</i> .....	13
<i>Dinophysis rotundata</i> .....	13
<i>Dinophysis</i> sp.....	13
<i>Prorocentrum caribbaeum</i> .....	14
<i>Prorocentrum gracile</i> .....	15
<i>Prorocentrum lima</i> .....	15
<i>Prorocentrum mexicanum</i> .....	16
<i>Prorocentrum reutzlerianum</i> .....	16
<i>Prorocentrum robustum</i> .....	16
<i>Prorocentrum</i> sp .....	17
Complejo <i>Exuviaella/Prorocentrum</i> .....	17
DISCUSION Y CONCLUSIONES.. .....	19
<i>Gambierdiscus</i> .....	19
<i>Dinophysis</i> .....	21
<i>Prorocentrum</i> .....	25
<i>Pyrodinium</i> .....	33
Consideraciones sobre el concepto de especie en dinoflagelados tóxicos.....	35
Otras especies.....	38
PERSPECIVAS.....	39
GLOSARIO.....	40
BIBLIOGRAFIA.....	42

## RESUMEN

Se revisaron 20 muestras de red de plancton de 54 micras obtenidas en diferentes años en localidades de la zona costera de Quintana Roo. A partir del análisis de las mismas se describen 15 especies de dinoflagelados pertenecientes a los géneros *Gambierdiscus* Adachi et Fukuyo, *Dinophysis* Ehrenberg, *Prorocentrum* Ehrenberg y la especie *Pyrodinium bahamense* Plate. Dentro del género *Gambierdiscus* las especies reportadas fueron: *G. toxicus* Adachi et Fukuyo, *G. belizeanus* Faust y *G. yasumotoi* Holmes, esta última representa el primer registro para la zona del Caribe por lo que es posible postular una distribución circuntropical del género. *G. toxicus* se encontró ampliamente distribuido mientras que de *G. belizeanus* solo se observó un individuo. Del género *Dinophysis*, se identificaron *D. rotundata* Stein, *D. doryphorum* (Stein) Abe, *D. hastata* Stein con una célula por especie, además de *Dinophysis* sp. de quien se dan argumentos para erigirla como una nueva especie. El género *Prorocentrum* registró la mayor diversidad de especies: *P. caribbaeum* Faust, *P. gracile* Schütt, *P. lima* (Ehrenberg) Dodge, *P. mexicanum* Osorio-Tafall, *P. reutzlarianum* Faust, *P. robustum* Osorio-Tafall y *Prorocentrum* sp., relacionada con *P. mexicanum*. Bajo el término de complejo *Prorocentrum/Exuviaella* que comprende a las especies *P. hoffmannianum* Faust, *P. sabulosum* Faust, *P. belizeanum* Faust, *P. concavum* Fukuyo y *P. tropicalis* Faust; se agrupó a los organismos que compartiendo las características de éste grupo, no quedan incluidos dentro de ninguna de las especies involucradas, de aquí que se sugiere la redescrición de los mismos a nivel de ultraestructura ya que esto permitiría sentar bases más apropiadas para delimitarlas taxonómicamente. *Pyrodinium bahamense* Plate, reportado para la zona, mostró ser un habitante común en los ambientes semicerrados, cálidos y someros de esta región. En general, se encontraron pocos individuos de la mayoría de las especies observadas ya que mientras algunas son de afinidad oceánica, otras presentan hábitos bentónicos por lo que su presencia en las muestras es incidental. El estudio de la variabilidad morfológica se centró sólo en algunas especies apartir de lo cual se hacen consideraciones sobre el concepto de especie morfológica y las implicaciones en la identificación de los dinoflagelados tóxicos, considerando ésta como limitada en este tipo de análisis. Finalmente, se enlistan e ilustran algunas de las especies más comunes de los géneros *Protoperdinium* Bergh y *Ceratium* Schrank.

## INTRODUCCION

Los dinoflagelados son un grupo de organismos eucariontes unicelulares presentes en la mayoría de los ambientes acuáticos. Su diversidad de formas y hábitos ecológicos les ha permitido colonizar ambientes bentónicos y pelágicos, tanto en agua dulce como en medios salobres y marinos. Presentan diferentes tipos de asociaciones con otros organismos ya sea como epífitos de macroalgas, simbioses de varios grupos de invertebrados, o incluso parásitos. Su modo de alimentación abarca, la fotoautofía, la mixotrofia, y la heterotrofia, causa por la cual existe un debate sobre su clasificación, ya que mientras algunos autores se basan en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica y los consideran como la división Pyrrophyta o Dinophyta, otros lo hacen en función de las reglas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica tratándolos a nivel de orden como dinoflagellida o dinoflagellata (Dodge, 1984). Para fines de clasificación, en este trabajo se les considera como división.

La presencia conjunta de dos características le confieren su identidad taxonómica: dos flagelos heterodinámicos y heteromorfos, y la posesión de un núcleo con los cromosomas condensados llamado dinocarión. Exhiben una cubierta rígida constituida por placas de celulosa que son formadas por vesículas localizadas en la pared celular o amphiesma. La inserción de los flagelos anterior como en el caso del orden Procentrales, o ventral como en Peridinales, ha llevado a una separación artificial del grupo en desmokontes y dinokontes respectivamente, estableciéndose que los desmokontes pueden ser los representantes más antiguos del grupo, ya que el tipo dinokonte, con sulcus y cingulum asociados a la inserción ventral de los flagelos, es el más frecuente dentro de la clase.

Algunas especies de dinoflagelados planctónicos pueden causar coloración en el mar debido a un incremento exponencial en su densidad poblacional cuando el medio así lo permite. Este fenómeno conocido como marea roja puede tener efectos nocivos en otros organismos principalmente por dos causas: 1) por la generación de condiciones anóxicas cuando la alta concentración de organismos en las capas superficiales de agua evita la difusión del oxígeno desde la atmósfera, y 2) porque algunas especies presentan la capacidad de producir sustancias tóxicas que provocan envenenamiento en organismos vertebrados, incluyendo al hombre, ya sea mediante el consumo de organismos filtradores que tienen la capacidad de acumular la toxina (primordialmente moluscos bivalvos), o por vía respiratoria cuando la toxina viaja hacia la costa en forma de aerosol (Pierce *et al.* 1989).

Según Steidinger (1983) aproximadamente el 5% de las especies actualmente descritas son capaces de producir este tipo de toxinas, moléculas de bajo peso molecular de naturaleza no protéica que actúan a nivel gastrointestinal y/o neurológico causando en casos extremos la

muerte. Estos padecimientos son el envenenamiento diarréico por consumo de mariscos (DSP), causado por el ácido okadaico y sus derivados, producidos por algunas especies de los géneros *Dinophysis* y *Prorocentrum*; el envenenamiento paralítico (PSP) cuyo origen se encuentra en la saxitoxina producida por algunas especies de *Alexandrium*, *Gymnodinium* y *Pyrodinium*; y el envenenamiento neurotóxico (NSP), producido por la brevetoxina que es sintetizada por *Gymnodinium breve*.

Además de estos padecimientos originados por dinoflagelados planctónicos, existe un envenenamiento atribuible principalmente a especies de hábitos bentónicos conocido como ciguatera. Este trastorno es el resultado de comer peces de origen arrecifal contaminados por la ciguatoxina, maitotoxina o la gambiertoxina, o por combinaciones de estas, que son sintetizadas principalmente por *Gambierdiscus toxicus*, aunque existen posibilidades de que estén involucrados ciertas especies de *Ostreopsis*, *Coolia*, *Prorocentrum* y *Amphidinium*.

En la última década, el número de casos de envenenamiento en donde se involucran dinoflagelados ha aumentado en su frecuencia y distribución geográfica en el ámbito global (Hallegraeff, 1993; Smayda, 1993).

En México los problemas de envenenamiento por biotoxinas marinas constituyen un problema importante de salud pública siendo el PSP y la ciguatera el primero y segundo lugar en intoxicaciones humanas por esta causa. Su distribución abarca tanto el litoral Pacífico como Atlántico del país. En el primero, se han registrado eventos de toxicidad asociados a mareas rojas de *Gymnodinium catenatum* (Mee *et al.*, 1986) en las costas de Mazatlán; *Pyrodinium bahamense var. compressum* en Oaxaca (Sotomayor-Navarro, 1992, Cortés-Altamirano *et al.*, 1993) y eventos de ciguatera en Baja California Sur (Lechuga-Deveze y Sierra-Beltrán, 1995). En la zona atlántica, en las costas de Quintana Roo y Yucatán la ciguatera es un evento recurrente y de 291 casos registrados en México los últimos 16 años, ocupan el 14% y el 7% respectivamente (Núñez-Vázquez, *et al.*, 2000).

A diferencia del litoral pacífico en donde se han documentado la mayoría de los eventos tóxicos producidos por dinoflagelados, la costa de Quintana Roo ha recibido muy poca atención en cuanto al estudio de las especies tóxicas presentes en el área a pesar de que la región del Caribe es considerada como una de las de más alta incidencia a nivel global.

A pesar de la importancia evidente que representa el estudio de los dinoflagelados tóxicos, existen ciertos problemas de naturaleza ecológica y taxonómica que incrementan la dificultad del trabajo. Desde el punto ecológico, es sabido que diferentes poblaciones de la misma especie pueden o no presentar toxicidad (Alam *et al.* 1979; Schmidt y Loeblich, 1979; Maranda *et al.* 1985; Cembella *et al.* 1896; Bomber *et al.* 1989). Además, los estudios que han tratado de demostrar toxicidad debida a variabilidad ambiental (Yasumoto *et al.* 1980; Ballantine



*et al*, 1988), o promovida por bacterias simbiotes (Kodama *et al.* 1990; Zhou y Fritz, 1993) no han arrojado resultados positivos. De esta forma, la única posibilidad de la variación en la capacidad tóxica de los dinoflagelados es la variabilidad genética o fenotípica entre las poblaciones que constituyen la especie, a menos que la existencia de especies crípticas entre las microalgas sea un hecho frecuente, problema que surge al utilizar el concepto morfológico de especie en el estudio e identificación de los dinoflagelados tóxicos.

Bajo estos argumentos, no es posible saber si los individuos de una población perteneciente a una especie considerada tóxica pueden o no presentar esta capacidad hasta realizar pruebas al respecto. Este problema se intensifica cuando es necesario identificar poblaciones en campo o cuando se trabaja con material preservado. Por lo anterior, las especies registradas en este trabajo se consideran como potencialmente tóxicas. También se consideran potencialmente tóxicas, a aquellas especies que aún cuando nunca han registrado toxicidad, pertenecen a géneros con representantes tóxicos bajo el criterio de la estrecha relación filogenética, y por lo tanto genética que comparten las especies del mismo género.

Es evidente que mientras no se tenga la posibilidad de contar con caracteres moleculares, ecológicos y de ciclos de vida, el análisis de la variabilidad fenotípica a través del análisis de la variación morfológica entre poblaciones puede llegar a ser un recurso importante y complementario de toda descripción hecha en torno al concepto de especie morfológica.

Este trabajo tiene como objetivo principal describir la variación morfológica de las especies de dinoflagelados potencialmente tóxicos en la zona costera de Quintana Roo.

## **OBJETIVOS**

-Identificar las especies potencialmente tóxicas de dinoflagelados presentes en el Caribe Mexicano.

-Describir la variación morfológica dentro de las poblaciones estudiadas.

-Establecer su área de distribución geográfica en el Caribe Mexicano.

## ANTECEDENTES

Los estudios florísticos y de distribución sobre dinoflagelados más importantes en el Caribe fueron realizados por Halim (1967), La Barbera-Sánchez (1984, 1989 y 1993), Ferraz-Reyes *et al.* (1979, 1985), Reyes-Vasquez *et al.* (1979, 1991) y La Barbera-Sánchez *et al.* (1984, 1989) en Venezuela; Lopez-Baluja y Vinogradova (1972, 1974), Lopez-Baluja y Borrero-Agramonte (1977) en Cuba; Margalef (1957), Hernández-Becerril y Navarro (1996) en Puerto Rico y Buchanan (1971) en Jamaica; además de las de Wood (1968) y Balech (1967, 1971) quienes analizaron muestras oceánicas.

Estos trabajos hacen referencia al análisis de muestras planctónicas obtenidas con red o botella, sin embargo, en los últimos años se ha empezado a destacar la importancia ecológica de los dinoflagelados del ambiente bentónico. A este respecto destacan en la zona caribeña las contribuciones al conocimiento del género *Prorocentrum* (Faust, 1990, 1991, 1993a, 1993b y 1994), *Coolia* (Faust, 1992, 1995) *Gambierdiscus* (Ballantine, 1985, 1988; y Faust, 1995) y *Ostreopsis* (Faust y Morton, 1995, y Faust *et al.*, 1996) *Plagiodinium* (Faust y Balech, 1993) y *Sinophysis* (Faust, 1993c) en la costa de Belice.

En México los trabajos sobre dinoflagelados abarcan estudios florístico-taxonómico (Figueroa 1990; Hernández-Becerril, 1987a, 1988a, 1988b, 1988c, 1989, 1991, 1992; Osorio-Tafall 1942; Soto-Cadena y Zamudio-Resendiz, 1999), ecológicos (Cortés-Altamirano y Pastén-Miranda, 1982a, 1982b, 1984, Gárate-Lizárraga, *et al.* 1990, Gómez-Aguirre, 1996) y sobre reportes de mareas rojas y dinoflagelados tóxicos (Blanco-Blanco *et al.*, 1999; Blasco, 1977; Cabrera-Mancilla *et al.*, 2000; Cortés-Altamirano, 1987; Cortés-Altamirano y Núñez-Pastén, 1992; Cortés-Altamirano *et al.*, 1992, 1995a, 1995b, 1996, 2000; Gárate-Lizárraga, 1991, 1995; González-López, 1994; González-López *et al.*, 1990; Gómez-Aguirre *et al.*, 1999; Licea *et al.*, 1999; Mee *et al.*, 1986; Millán-Núñez, 1988; Morales-Blake *et al.*, 2000; Turrubiates Morales, 1994;). Todos estos trabajos se han llevado a cabo principalmente en el Pacífico Mexicano y en el Golfo de México, mientras que en el Caribe Mexicano, que comprende el litoral del estado de Quintana Roo no existen trabajos relacionados con algún aspecto de microalgas, únicamente un estudio preliminar sobre la composición de fitoplancton en el estado, (Hernández-Becerril, datos sin publicar) donde se citan algunas especies consideradas tóxicas y el registro de *Pyrodinium bahamense* (Gomez-Aguirre 1998).

Se debe hacer notar que la mayoría de los trabajos se han limitado a señalar los eventos de mareas rojas y las especies que las conforman sin que haya un seguimiento ecológico o un estudio taxonómico fino de los organismos involucrados.

## AREA DE ESTUDIO

El Mar Caribe es una región de aguas oligotróficas, con una superficie de 2.64 millones de Km<sup>2</sup> situada en la parte sudoeste del Atlántico Norte. Está constituido por cinco unidades fisiográficas: la Cuenca de Yucatán, la Depresión de Caimán, la Cuenca de Colombia, la Cuenca de Venezuela y la Depresión de Grenada, así como varias cuencas de menor tamaño. Todas estas unidades están separadas por márgenes de estructura irregular y bordeados por plataformas planas. Este sistema semicerrado está limitado al este por la cadena de islas de las Antillas Menores, al oeste por la región oriental de Centroamérica, al Norte por las Antillas Mayores (Cuba y República Dominicana), y al sur por la región noreste de Sudamérica.

La circulación de las aguas del Mar Caribe está influenciada por el Atlántico Sur vía la Corriente Surecucatorial, y por las plumas de los ríos Orinoco y Amazonas (Wood, 1971; Chow y Bhattathiri, 1991; Rajendran *et al.* 1991).

El Caribe Mexicano, región comprendida dentro de la cuenca de Yucatán, es la región oceánica situada frente al margen oriental de la Península de Yucatán hasta la altura del límite internacional con Belice (Fig. 1). En la región considerada existe una amplia diversidad de ambientes marinos entre los que destacan los sistemas arrecifales y las lagunas costeras asociadas extensamente a los ecosistemas de manglar. La conformación topográfica del margen costero conjuntamente con los procesos físicos propios del Mar Caribe generan características particulares en cada una de las localidades donde se efectuó el estudio.

Una zona importante del litoral con características más o menos pristinas lo constituye la Reserva de la Biósfera de Sian ka'an, territorio protegido legalmente y considerado como un área de diversidad específica muy alta. En esta región se muestreó particularmente la zona de la Bahía de la Ascensión (Fig. 2).

El clima es de tipo Aw<sub>1</sub>(x')i (García, 1973) cálido subhúmedo con lluvias en verano, la precipitación anual varía entre los 1,100 y 1,200 mm, de los cuales el 70% ocurre entre los meses de mayo a octubre y el 30% restante durante el período de sequía. Sin embargo, el clima se caracteriza por tener una distribución muy irregular en el espacio y en el tiempo. También se presenta un periodo de ciclones de junio a noviembre. La región hidrológica a la que pertenece es la 33. Carranza-Edwards *et al.* (1975) la ubican en la unidad morfotectónica IV; esta unidad está constituida por sedimentos carbonatados del cuaternario tardío y presenta topografía kárstica con ausencia de sistemas superficiales de drenaje.

## MATERIAL Y METODO

Las muestras utilizadas para este estudio fueron obtenidas en varias regiones de la costa del estado de Quintana Roo y representan ambientes neríticos y mixohalinos (laguna costera y manglar). Las zonas de muestreo fueron: Holbox, Isla Mujeres, Puerto Morelos, Bahía de la Ascensión, Boca Paila, Punta Herrero y Xcalak. Las muestras de 1990 se colectaron durante los meses de julio, septiembre y noviembre; y las de 1991 en febrero, marzo, abril y mayo, éstas abarcan localidades de toda la costa del estado de Quintana Roo, mientras que las obtenidas en el mes de noviembre de los años de 1996 y 1997 fueron tomadas en las lagunas interiores de Bahía de la Ascensión así como en diferentes lugares de este mismo cuerpo de agua. La tabla 1 muestra ofrece datos sobre la localidad y fecha de cada una de las muestras. El número secuencial asignado en la primera columna esta de acuerdo a la fecha en la que se obtuvo la muestra.

Las muestras se obtuvieron utilizando una red de arrastre para fitoplancton de 45  $\mu\text{m}$  de tamaño de malla, 1 metro de longitud y 30 cm de diámetro, para su preservación se utilizó formalina al 4% y se almacenaron en frascos de plástico de boca ancha de 250 ml de capacidad. En algunas zonas, además de la fecha y localidad, se registró la temperatura y la salinidad. Dada la heterogeneidad en los tiempos de arrastre las épocas de colecta que dió lugar a diferencias en la concentración y volumen de las mismas, se utilizó un método para ilustrar la abundancia relativa de los organismos en las mismas consistente en asignar un 1 si la especie se encontró en menos de cinco ocasiones, 2 cuando fluctúa entre cinco y cien individuos, y 3 cuando el número es mayor de 100.

El estudio taxonómico de los organismos se basó en el análisis de su forma y estructura para lo cual se utilizaron las técnicas de observación microscopía de luz (ML) con contraste de fases y campo claro, con estas técnicas es posible medir y hacer algunas observaciones estructurales preliminares de los organismos. Además, se elaboraron preparaciones permanentes, que permitieron la conservación de algunas características importantes de las células de interés. Esta técnica consistió en enjuagar una porción de la muestra 5 veces con agua destilada utilizando una centrifuga a 1500 r.p.m. durante 5 minutos por cada enjuague. Este procedimiento es necesario para retirar en su totalidad los restos de fijador y sales del medio, ya que de no ser así, éstas pueden condensarse en cristales sobre los organismos imposibilitando su identificación. Posteriormente, sobre un portaobjetos completamente limpio de grasa, se montaron algunas gotas de material ya limpio. Una vez que la muestra está completamente seca, se añadió una gota de resina sintética y se colocó sobre ella un

cubreobjetos. El exceso de resina y las burbujas de aire que podrían quedar atrapadas se remueven de la preparación mediante calentamiento controlado y presionando cuidadosamente para no romper las células. Después de esto la preparación se etiqueta con los datos sobre el origen, la fecha de colecta y la muestra a la que pertenecen.

Cada muestra se exploró suficientemente en ML hasta asegurarse que no existieran más especies de interés para este trabajo. En algunas muestras donde el material era poco, este se analizó en su totalidad, mientras que en las muestras con material numeroso se revisó entre una cuarta parte y la mitad.

El estudio de su micromorfología incluyó el uso de microscopía electrónica de barrido (MEB). Esta técnica ha demostrado ser una herramienta muy útil para hacer descripciones detalladas de los organismos, principalmente cuando la identidad de las especies permanece incógnita al utilizar microscopía de luz. Para observaciones en MEB se tomó una pequeña porción de muestra enjuagada y se seleccionaron algunas células para ser montadas sobre cilindros de aluminio de un cm de altura y 0.5 cm de diámetro. Para la elección de los ejemplares se tomó en cuenta la integridad de la teca. El aislamiento se efectuó con pipetas capilares fabricadas a partir de pipetas Pasteur. Una vez que las células estuvieron aisladas y secas se metalizaron con una capa superficial de oro.

En general, las características utilizadas para la identificación de los dinoflagelados varían según el taxón del que se trate, pero en dinoflagelados tecados es importante la descripción detallada de la escultura de la teca, así como la disposición, el número y la forma de las placas además de las dimensiones en longitud, ancho y transdiámetro como se muestra en las figuras 138 y 139.

La clasificación taxonómica se basó en la obra de Fensome *et al.* (1993). La presentación sistemática lleva el siguiente orden:

- a) Nombre de la especie con la autoridad y el año en que se erigió.
- b) Numero de lámina y figuras en el presente estudio
- c) Fuentes bibliográficas indicando las páginas y la secuencia de las figuras.
- d) Sinónimos con su autoridad y cita bibliográfica si es el caso.
- e) Descripción.
- f) Dimensiones y número de individuos medidos.
- g) Fórmula tecal (cuando es necesaria).
- h) Distribución reportada en la literatura y localización en Caribe Mexicano de acuerdo a las muestras estudiadas.

Se ilustraron también algunas otras especies de dinoflagelados no consideradas tóxicas pero que son parte importante de las comunidades estudiadas.

## RESULTADOS

En la tabla 2 se muestra la abundancia relativa de las 15 especies registradas pertenecientes a los géneros: *Dinophysis* (4 especies), *Prorocentrum* (7 especies), *Gambierdiscus* (3 especies) y *Pyrodinium* (monoespecífico). De éstas, dos especies no han sido totalmente identificadas o se trata de especies nuevas. *Gambierdiscus belizeanus*, *Dinophysis doryphora*, *Dinophysis rotundata* y *Prorocentrum robustum* fueron registrados con una célula cada una. Además se ha observado un conjunto de especies compuesto por al menos dos especies cuya identidad no es clara y en este estudio se les denomina complejo *Prorocentrum/Exuviaella* dado que presentan ciertas características sobre las cuales MacLachlan *et al.* (1997) se basaron para reinstalar el género *Exuviaella*. La mayor parte de las especies se registraron en la Reserva de la Biósfera de la Sian ka'an principalmente en las estaciones de la Bahía de la Ascensión. Dentro del sistema lagunar comprendido por los cuerpos de agua de Chunyaxché, Boca Paila, San Miguel y Capechén, se obtuvieron 7 muestras en noviembre de 1996. Estas muestras constituyen un gradiente de salinidad desde 6 hasta 22 ups. Esta área es importante para el estudio de las comunidades ciguatoxigénicas ya que despliega una amplia diversidad de microhábitats debido tanto a las características fisiográficas de la zona (línea de costa irregular, con presencia de salientes, cayos e islotes) como a la presencia de ambientes mixohalinos en el sistema lagunar del norte que a su vez, está bordeado por una compacta comunidad de manglar (Fig. 2).

### **Observaciones**

**División:** Dinoflagellata

**Subdivisión:** Dinokaryota

**Clase:** Dinophyceae

**Subclase:** Peridiniphycidae Fensome *et al.*, 1993

**Orden:** Gonyaulucales Taylor *et al.*, 1980

**Suborden:** Goniodomineae Fensome *et al.*, 1993

**Familia:** Goniodomaceae Lindemann 1928

**Subfamilia:** Gambierdiscoideae Fensome *et al.*, 1993

**Género:** *Gambierdiscus* Adachi *et Fukuyo*.

### ***Gambierdiscus belizeanus* Faust 1995**

Lámina 1, figuras 3 y 4.

Faust 1995, p. 997, figs. 3-5.

Célula de forma lenticular, tanto en vista lateral como en vista ventral (Fig. 4). La estructura de la teca esta profusamente areolada, siendo estas areolas ovaladas con bordes redondeados e irregulares. Las bandas intercalares son anchas y perfectamente distinguibles en la superficie de la teca. En la epiteca se localiza el complejo del poro apical (Fig. 3) orientado ventralmente consistente en una placa elíptica rodeada por un margen sinuoso. La arquitectura de esta placa está conformada por una hilera marginal de poros que rodean la parte interna del borde con un diámetro promedio de 0.5  $\mu\text{m}$ . De esta hilera de poros se proyecta un apéndice igualmente elíptico y perforado, de tal forma que entre éste y el borde interno de la hilera de poros se forma un canal. Las dimensiones del complejo del poro son: 6  $\mu\text{m}$  de largo y 4.2  $\mu\text{m}$  de ancho, aproximadamente. El cingulum es angosto y profundo. Las prolongaciones de las placas post- y precingulares se proyectan lateralmente para formar la aleta cingular medianamente desarrollada y provista de numerosos radios. El ancho de esta aleta cingular es de 15  $\mu\text{m}$ .

La tabulación de la especie según Faust (1995) es: Po, 3', 7'' 6c, 8s?, 5''', 1p, 2''''

Dimensiones: transdiámetro: 70.4  $\mu\text{m}$ ; longitud dorsoventral: 64  $\mu\text{m}$ . n = 1.

Distribución: Costa de Belice. Se encontró un ejemplar en Puerto Morelos.

### ***Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo 1979**

Lámina 1, figuras 5-8.

Adachi y Fukuyo 1979, p. 68, figs. 1-7; Besada *et al.* 1982, p. 732, fig. 20c

Células de longitud muy variable, de forma comprimida sobre el eje antero-posterior, ovaladas o redondeadas en vista apical (Figs. 5 y 7). La especie presenta placas densamente cubiertas de poros pequeños. El cingulum es ascendente, estrecho, pero profundo con bordes gruesos y una incipiente aleta cingular (Fig. 7), que remata en un sulcus angosto y excavado (Fig. 6). El complejo del poro, de forma elíptica, se orienta ligeramente hacia la porción ventral del cuerpo, este es de dimensiones más reducidas (5.4  $\mu\text{m}$  largo y 4.5  $\mu\text{m}$  de ancho) que con respecto a *G. belizeanus* y de estructura más simple (fig. 8).

La fórmula de la teca es: Po. 3', 7'', 6c, 8s, 6''', 1p y 1''''.

Dimensiones: transdiámetro: 97-102; longitud dorsoventral: 83-88, n = 15.

Distribución: Esta especie posee una distribución circuntropical. En Quintana Roo se haya distribuida en toda la costa principalmente en la porción norte y centro del estado.

### ***Gambierdiscus yasumotoi* Holmes 1998**

Lámina 2, figuras 9-14.

Holmes, 1998, pp. 661: figs. 1-8

Células de forma globular en vista ventral (Fig. 13), ligeramente comprimidas lateralmente (Figs. 9, 11 y 12). El cingulum es profundo, amplio y notoriamente descendente (Fig. 14), comienza con una porción ascendente, casi en dirección diagonal con respecto a la línea sagital del cuerpo que luego se desvía en un ángulo aproximado de 90°. Es en este punto se localiza el poro flagelar (Fig. 14). La región del sulcus es excavada en su porción anterior, pero se proyecta hasta el polo antapical (Fig. 13). La superficie de las placas es porosa pero en menor densidad que en *G. toxicus*. El complejo del poro es diferente con respecto a su estructura en comparación con las otras dos especies de *Gambierdiscus* ya que no es elíptica sino en forma de anzuelo y su longitud es mayor (10 µm, Fig. 10).

Fórmula tecal: Po, 3', 7'', 6c, 6s, 5''', 2''''.

Dimensiones: longitud: 60-63 µm. n= 3

Distribución: Aparentemente circutropical

### **Subfamilia: Pyrodinioideae Fensome et al. 1993**

**Género: *Pyrodinium* Plate 1906**

#### ***Pyrodinium bahamense* Plate 1906**

Lámina 3, figuras 15-20.

Plate, 1906: p. 411, pl. 1.9; Balech, 1985, láms. 1-4, figs. 1-72.

Sin. *Pyrodinium bahamense* f. *compressum* ("compressa") Böhm, 1931: p. 191, fig.4.

*Gonyaulax schilleri* Matzenauer, 1933: p. 449, fig.16.

*Pyrodinium schilleri* (Matzenauer) Schiller, 1933: p. 314, fig. 330 a-e.

*Hystriosphæridium zoharyi* Rossingol, 1962: p.132, pl. 2(10) (nombre del quiste, Wall y Dale, 1969).

*Hemicystodinium zoharyi* (Rossingol) Wall, 1967: p. 110.

*Pyrodinium bahamense* var. *compressum* ("compressa") (Böhm) Steidinger et al., 1980: p.

329, figs. 1, 3, 5, 7, 9,

Células solitarias (no se encontraron concatenadas) de forma más o menos esferoidal, no obstante, la estructura de las aletas y de las bandas intercalares, le confieren una arquitectura poliédrica (Figs. 15 y 16). Las placas son de consistencia gruesa, con numerosas y



pequeñas papilas que le dan un aspecto rugoso (Figs. 19 y 20); sobre la superficie de las placas, se distribuyen poros con un diámetro medio de 0.7  $\mu\text{m}$ , al parecer, sin un patrón definido; las bandas intercalares son gruesas y elevadas, más amplias en la base que en la parte terminal, entre las placas apicales 1 y 2, y entre las antapicales 1 y 3, estas bandas se proyectan longitudinalmente formando una especie de aleta en la epiteca (Figs. 17 y 19), o una espina en la hipoteca (Fig. 18). El cingulum es descendente con aletas cingulares muy desarrolladas de una amplitud media de 7 a 8  $\mu\text{m}$ . El sulcus es angosto y generalmente está cubierto por las bandas intercalares de las placas 5'' y 1''' y 3'''' (Fig. 20).

Fórmula tecal: Po. 4', 6'', 6c, 8s, 5''' y 2''''.

Dimensiones: Longitud anteroposterior (45-52.5  $\mu\text{m}$  Sin espina, 70-84  $\mu\text{m}$  con espina). Longitud dorsoventral (50 a 62.5  $\mu\text{m}$  con aleta, 37.5-45  $\mu\text{m}$  sin aleta). Transdiámetro (52.5-70  $\mu\text{m}$  con aleta, 37.5-52.5  $\mu\text{m}$  sin aleta). Espina antapical 10-16.5  $\mu\text{m}$ . n = 30.

Distribución: Aguas tropicales subtropicales de los océanos Índico, Atlántico y Pacífico.

**Subclase: Dinophysiphycidae Möhn 1984 ex Fensome et al, 1993**

**Orden: Dinophysiales Kofoid, 1926**

**Familia: Dinophysiaceae Stein, 1883**

**Género: *Dinophysis* Ehrenberg, 1839**

***Dinophysis doryphora* (Stein) Abé 1967**

Lámina 4, figura 21.

Stein, 1883: 23, Lám. 19 (1-4); Balech, 1988, p. 54, lám. 13, figs. 11-13; Norris y Berner, 1970, pp. 161-165, figs, 23-45.

Sin. *Phalacroma doryphorum* (Stein) Abé, 1967: p. 77, fig. 26

Célula ovalada en vista ventral y en vista lateral. La epiteca es redondeada y sobresale ligeramente por encima de la aleta precingular. Las placas H3 y H4 están divididas por una sutura ancha. Hipoteca con areolación poco profusa. Las aletas cingulares son lisas y poco desarrolladas proyectándose lateralmente. Aletas sulcales lisas y medianamente desarrolladas; la sulcal izquierda es rectangular y presenta dos radios, la sulcal derecha es reducida, curva en su margen externo y no exhibe ninguna costilla. La característica más importante de esta especie es la presencia de una aleta caudal, dispuesta posteriormente, de forma triangular con reticulación somera sin costilla de soporte (Fig. 21).

Dimensiones: longitud: 70  $\mu\text{m}$ , ancho: 60  $\mu\text{m}$ . n = 1

Distribución: Atlántico Suroccidental, Golfo de México. En el litoral quintanarroense se registró un individuo en Punta Herrero.

### ***Dinophysis hastata* Stein 1883**

Lámina 4, figura 25.

Stein, 1883, Lám. 19 (12); Norris y Berner, 1970, pp. 165-169, figs. 46-59; Balech, 1988, p. 54. lám. 13, figs. 1-3.

Célula ovalada en vista lateral. Epiteca reducida y cóncava que no sobresale más allá de la aleta precingular, más desarrollada que la aleta postcingular proyectándose ambas anteriormente, la primera, además, está provista de numerosos radios. La aleta sulcal derecha está bien desarrollada con tres costillas de soporte, la tercera más larga y gruesa, dispuesta perpendicularmente respecto al eje longitudinal. En la región antapical, con orientación ventral, se presenta una aleta similar a la de *D. doryphora*, aunque este último es más agudo y está reforzado por una espina. Los poroides son pequeños y poco profundos (Fig. 25).

Dimensiones: longitud: 67  $\mu\text{m}$ , ancho: 35  $\mu\text{m}$ . n = 1.

Distribución: Golfo de México. Atlántico suroccidental. Se observó una célula en Punta Herrero.

### ***Dinophysis rotundata* Claparède et Lachmann 1859**

Lámina 4, figures 22-24.

Burns y Mitchell, 1982, p. 290, figs. 30-32; Balech, 1988, lám. 19, figs. 1-4.

Sin: *Phalacroma rotundatum*

Célula oval en vista lateral, redondeada en vista ventral, más ancha sobre la línea media del cuerpo. Epiteca cóncava, alta; cíngulum ancho con tres líneas de poros. Las aletas pre- y post- cingular son reducidas y se proyectan lateralmente, la aleta precingular presenta numerosos radios. Aleta sulcal derecha ligeramente estriada, de forma rectangular con dos costillas de soporte. La ornamentación de las valvas presenta poros poco profundos (Figs. 22 y 24). En fotografías de luz es posible ver algunas vacuolas alimenticias (Fig. 23)

Dimensiones: longitud: 38  $\mu\text{m}$ , ancho: 35  $\mu\text{m}$ . n = 1.

Distribución: Atlántico Suroccidental, Nueva Zelanda. En la costa Quintana Roo se localizó una célula en Puerto Morelos.

### ***Dinophysis* sp.**

Lámina 5, figuras 26-33.

Células comprimida lateralmente (Figs. 27-30). Presenta una epiteca reducida (Fig. 31), casi plana que no sobresale por encima de las aletas precingulares. La hipoteca es alargada y presenta una convexión por debajo de la línea media el cuerpo, en la parte posterior de la aleta sulcal derecha dándole una orientación ventral a la región antapical. La ornamentación de las

valvas está constituida por areolas profundas con un poro cada una (Fig. 32), y en ocasiones está presente una espina en la zona antapical (Fig. 33). Las costillas de la aleta sulcal derecha son equidistantes; la aleta sulcal izquierda no presenta costillas visibles. La aleta precingular presenta numerosos radios, está bien desarrollada y se proyecta anteriormente; la aleta postcingular es más reducida en tamaño que la precingular, pero sobresale por el límite del cingulum, o permanece al nivel de este.

Dimensiones: longitud: 68-70  $\mu\text{m}$ , ancho: 38-41  $\mu\text{m}$ . n = 30

Distribución: Boca Paila.

**Subclase: Prorocentrophycidae**

**Orden: Prorocentrales**

**Familia: Prorocentraceae**

**Género: *Prorocentrum* Ehrenberg 1833**

***Prorocentrum caribbaeum* Faust 1993**

Lámina 6, figuras 34-37.

Faust, 1993a. pp. 104, figs. 17-27.

Célula ovalada en vista valvar derecha (Figs. 34 y 35). El área periflagelar es una pequeña hendidura localizada en el ápice de la valva derecha desplazada levemente hacia la derecha. Adicionalmente, presenta un diente del lado izquierdo y una pequeña placa del lado derecho. La región posterior termina en una punta que apenas sobresale de la teca, observándose en conjunto una forma de corazón. La ornamentación de la teca está cubierta por poroides que se hacen más grandes de la periferia hacia el centro. Los poros de tricocistos están dispuestos radialmente de manera muy semejante que en *P. mexicanum*. La banda intercalar está notoriamente constituida por estrías verticales, mientras que en algunos ejemplares ésta característica no es notable (Figs. 36 y 37).

Dimensiones: longitud: 42-50  $\mu\text{m}$ ; ancho: 20- 23  $\mu\text{m}$ ; espina: 11 – 13  $\mu\text{m}$ . n = 2

Distribución: Se describió en las costas de Belice. En México se hallaron dos células en Bahía de la Ascención.

### ***Prorocentrum gracile* Schütt 1885**

Lámina 7, figuras 38-43.

Schütt, 1885: lám. 1, fig. 3. Dodge, 1975, p. 114, Fig. 3b, pl. 2d y 3e; Taylor, 1976, p. 22, pl. 1 fig. 2; Hernández-Becerril, 1988a, p. 424, fig. 2; Balech, 1988, p. 32, fig. 2; Hernández-Becerril y Cortés-Altamirano, 2000, p. 113, figs. 11-14.

Los organismos estudiados presentan un cuerpo alargado, asimétrico, de forma lanceolada hacia el último tercio de la célula que es donde se hace más aguda (Figs. 38, 41 y 43). La región anterior exhibe una espina fuerte, larga, ancha en su base; el área de emergencia de los flagelos es reducida y muestra un diente más pequeño en posición opuesta a la espina (Fig. 40). La superficie de las valvas exhibe tres tipos de ornamentación: poroides (depresiones sin perforación), poros pequeños y poros grandes (Fig. 39). La banda intercalar presenta tanto estrías horizontales como verticales, siendo más marcadas estas últimas, además, en células más viejas el área de sutura tiende a proyectarse lateralmente (Fig. 42).

Dimensiones: longitud: 41-49  $\mu\text{m}$ , ancho: 20-22  $\mu\text{m}$ , espina: 11-13  $\mu\text{m}$ . n = 5.

Distribución: De distribución cosmopolita, ha sido registrada en los océanos Índico, Atlántico y en el Mar Mediterráneo. En México se distribuye en la región pacífica aunque no llega a ser abundante, mientras que en el Mar Caribe se localizaron algunas células en la estación 20 que comprende la parte norte de la Bahía de la Ascensión.

### ***Prorocentrum lima* Ehrenberg**

Lámina 8, figuras 48-52.

Dodge, 1975: p. 108, figs. e, f; lám. 1, figs. b, c; Faust, 1991, pp. 642-648, figs. 2-9.

Sin. *Cryptomonas lima* Ehrenberg, 1859: p. 793, fig. 73.

*Exuviaella marina* Cienkowski, 1881: p. 159, figs. 36, 37.

Células sin espina apical, ovaladas, más anchas en la segunda mitad del cuerpo (Figs. 48-52). La superficie de las valvas presenta poros irregularmente distribuidos en la periferia pero no en el centro (Fig. 52), además de una hilera de poros marginales. La región periflagelar se presenta en forma de V debido a una excavación en la valva derecha, muy reducida. En observaciones en el microscopio de luz es posible ver una estructura celular en el centro de la célula correspondiente al pirenoide (Figs. 49-51) y por debajo de este al núcleo. Asimismo, la célula muestra numerosas estructuras en forma de vacuolas que al parecer son mucocistos.

Dimensiones: longitud: 33.7  $\mu\text{m}$ , ancho: 22  $\mu\text{m}$ ,. n = 10.

Distribución: Cosmopolita. En la costa del Caribe Mexicano se localizó a lo largo de toda la costa aunque no llega a ser muy abundante.

### ***Prorocentrum mexicanum* Osorio-Tafall 1942**

Lámina 9, figuras 53-58

Osorio-Tafall, 1942: lám. 34, figs. 3, 8; Faust, 1990, p. 549, figs. 5-12; Hernández-Becerril *et al.*, 2000, p. 116, figs. 18 y 19.

Sin. *Prorocentrum rhathymum* Loeblich, Sherley et Schmidt, 1979: p. 119, fig. 1, 8-13.

Célula ovaladas tanto en vista valvar, lateral y apical (Figs. 53-55 y 58). La valva derecha es excavada en la parte anterior formando el área periflagelar donde se ubican los poros flagelar y apical (Figs. 56 y 57). También es visible una pequeña aleta membranosa del lado izquierdo de esta misma valva. La superficie de las valvas puede ser rugosa o lisa, sobresaliendo en ambos casos los poros de tricocistos arreglados en líneas de cuatro que parten de la periferia hacia el centro de la célula. Algunos de estos poros forman un semicírculo que rodea el área periflagelar. La banda intercalar está verticalmente estriada dando la apariencia de estar acanalada, siendo muy visible en formas megacíticas.

Dimensiones: longitud: 36-43  $\mu\text{m}$ ; ancho: 25-32.5  $\mu\text{m}$ ; espina ó aleta: 1.6  $\mu\text{m}$ .

Distribución: Océano Pacífico y Mar Caribe. Se encontraron poblaciones de esta especie en Boca Paila.

### ***Prorocentrum reutzlerianum* Faust**

Lámina 8, figuras 45-47.

Faust, 1990, pp. 552-555, figs. 21-24.

Célula subcircular en vista valvar. Presenta valvas ornamentadas con areolas pentagonales de 1 a 1.5  $\mu\text{m}$  de diámetro. Las figuras 45 y 46 muestran la valva derecha de dos ejemplares de esta especie. Es posible distinguir la muesca en forma de V en el ápice de la misma que es donde se aloja el área periflagelar. En la figura 47 se aprecia el pirenoide en la parte central de la célula

Dimensiones: longitud: 28  $\mu\text{m}$ , ancho: 23.9  $\mu\text{m}$ , n = 1

Distribución: Actualmente se haya restringida a la costa de Belice.

### ***Prorocentrum robustum* Osorio-Tafall**

Lámina 8, figura 44.

Osorio-Tafall, 1942, p. 439, lám. 34, figs. 9 y 10. Hernández-Becerril y Cortés-Altamirano, 2000, p. 118, fig. 26.

Esta especie sólo se observó en un individuo. Sus características más notorias son un cuerpo oval, con la parte posterior redondeada, La presencia de una espina más o menos larga con una aleta. La ornamentación de las valvas se constituye por numerosos poroides y por

poros dispuestos simétricamente a ambos lados de la valva exceptuando tres poros dispuestos por debajo del área flagelar, que a su vez está constituido por una ligera excavación a manera de canal sobre la parte anterior de la valva derecha. El número de poros en esta valva es de 39. La zona de la banda intercalar presenta estrías orientadas verticalmente (Fig. 44).

Dimensiones: longitud: 50  $\mu\text{m}$ , ancho: 38  $\mu\text{m}$ . n = 1

Distribución: Pacífico Tropical Mexicano. En aguas del Caribe se encontró un solo individuo en la parte norte de la Bahía de la Ascención.

### ***Prorocentrum* sp.**

Lámina 10, figuras 59-65.

Esta especie de *Prorocentrum* está constituida por células ovaladas, ligeramente asimétricas (Fig. 59, 61, 64 y 65). Esta asimetría está determinada por una curvatura más amplia del lado derecho de la célula en la primera mitad del cuerpo cuando se observa en vista valvar. En esta misma valva es visible una pequeña excavación en forma de V, que constituye el área periflagelar, reducida y deprimida, con un diente en su lado izquierda (Fig. 60). La superficie de la célula está constituida por poroides y por dos tamaños de poros: unos más abundantes y más grandes y otro grupo menos numeroso y más pequeño que los primeros (Fig. 63). Los poros mayores, presumiblemente poros de tricocistos, se proyectan en líneas de cuatro desde la periferia hacia el centro, y en la región posterior forman un rombo, mientras que en la región anterior, existe una línea de 5 poros subyacentes al área periflagelar (Fig. 62). La banda intercalar se forma de bandas dispuestas verticalmente.

Dimensiones: longitud: 45  $\mu\text{m}$ ; ancho: 30  $\mu\text{m}$ . n = 20.

Distribución: Boca Paila.

### Especies del complejo ***Prorocentrum/Exuviaella***

Láminas 11 y 12, figuras 66-77.

Bajo este título, agrupo en este estudio a las especies que reúnen las siguientes características: Presentan una forma oval a circular simétrica; no presentan espina en la región periflagelar; son profusamente areoladas, siendo las areolas generalmente profundas ovaladas o redondeadas, y algunas de ellas presentan un poro en el centro.

La identificación de estas especies es difícil ya que se necesita que una gran cantidad de células sea analizada al microscopio electrónico puesto que los caracteres taxonómicos necesarios para su determinación así lo requieren.

En algunos de los ejemplares analizados, se ha observado que las características que presentan no son compartidas por las especies ya descritas a las cuales pudieran pertenecer,

que básicamente son 5 (*P. sabulosum*, *P. belizeanum*, *P. hoffmannianum*, *P. concavum* y *P. tropicalis*; todos presentes en el Caribe y en ambientes muy similares a aquellos en los que se obtuvieron estas muestras). En este estudio se ha observado que las medidas y las características más importantes como el número de areolas y la estructura del área periflagelar es distinta, o en su caso pueden representar variaciones a las características ya descritas.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

### *Gambierdiscus*

En la actualidad, existen tres especies descritas y reconocidas como pertenecientes al género *Gambierdiscus*. Las características morfológicas y de distribución están resumidas en la tabla 3. Este género se erigió con *G. toxicus* descrito por Adachi y Fukuyo (1979) de muestras de las Islas Gambier en la Polinesia Francesa, y comparte características con *Heteraulacus* y *Goniodoma*, principalmente por la forma de la placa sulcal posterior, por lo que fue colocado originalmente en la familia Heteraulacaceae. Besada *et al.* (1982), transfirieron el género a la familia Ostreopsidaceae basados en el análisis de las homologías presentes en el patrón tabular de los géneros *Coolia*, *Ostreopsis* y *Gambierdiscus*. Fensome *et al.* (1993) incluyeron esta especie en la familia Goniodomeaceae y crearon la subfamilia Gambierdiscoideae.

El descubrimiento de esta especie tuvo especial importancia ya que se pudo determinar como el agente causante de la ciguatera. Yasumoto *et al.* (1977) ya había supuesto que este organismo era el origen de esta enfermedad, cuyos primeros registros se remontan al año de 1500 en el Caribe, y en el Pacífico Sur desde 1606 cuando fue descrito en el archipiélago de Nueva Hébridas. En este contexto, es famoso el reporte que hizo sobre este padecimiento el Capitán Cook en 1774 al describir los síntomas clínicos que se presentaron en su tripulación después de consumir pescados de origen tropical asociados a ambientes arrecifales nativos de Nueva Caledonia. A partir de estos trabajos, Yasumoto *et al.*, (1979, 1980) realizaron estudios sobre la toxicidad de algunos dinoflagelados bentónicos asociados a los arrecifes de coral, así como de algunas variables del entorno físico de este hábitat bajo la hipótesis que suponía que la generación de las toxinas por el organismo tenía como origen cambios en uno o varios factores ambientales, hecho que hasta la fecha no se ha comprobado.

Faust (1995) describió a *G. belizeanus* en muestras de sedimento de lagunas costeras en el litoral caribeño de Belice. Esta especie formaba parte de una comunidad de dinoflagelados compuesta además por algunas especies de *Prorocentrum*, *Ostreopsis* y *Coolia*. A dicha composición de especies se le conoce como comunidad ciguatóxigena ya que se ha descubierto que algunas especies de estos géneros también están relacionadas con la producción de toxinas implicadas en la ciguatera. En estas muestras también se encontraron otros dinoflagelados no considerados tóxicos de los géneros *Gymnodinium* y *Scrippsiella*. Actualmente, la distribución de esta especie se restringe al área del Mar Caribe, en oposición a *G. toxicus*, de distribución circuntropical.

Holmes (1998) describió a *G. yasumotoi* en muestras de macroalgas de Singapur. Su descripción está basada en una sepa producida por una sola célula. En este trabajo, el autor demostró también toxicidad en la especie. Tanto *G. toxicus* como *G. belizeanus* presentan un



cuerpo comprimido en su eje antero-posterior, característica que no es compartida por *G. yasumotoi*, cuyo cuerpo es globular. El cingulum en las dos primeras especies es ascendente en comparación con el cingulum descendente de *G. yasumotoi*. El poro apical está desplazado ventralmente en *G. toxicus* y en *G. belizeanus*, y orientado dorsalmente en *G. yasumotoi*, siendo este último el mayor en longitud. La característica de la ornamentación de la superficie celular es diferente en las tres especies. En *G. belizeanus*, está constituida por una areolación muy conspicua formada por areolas irregulares con bordes redondeados. En *G. toxicus*, la superficie de las placas presenta poros distribuidos sin un patrón definido, en baja densidad. En *G. yasumotoi* los poros son más grandes pero más dispersos.

Sobre el patrón tabular del género, Holmes (1998) ofreció un cuadro comparativo entre la fórmula tecal de *G. toxicus* y *G. belizeanus* donde se consideran las fórmulas dadas por varios autores. Como fue descrito inicialmente, *G. toxicus* presenta el siguiente patrón tabular: Po, 3', 0a, 7'', 6c, 8c, 6''', 1p, 1'''''. Por su parte, Besada *et al.* (1982) proporcionaron la fórmula: Po, 1', 6'', 6c, s?, 5''', 0p, 2'''''. La principal diferencia entre ambas tabulaciones es la interpretación de las placas epitecales; mientras Adachi y Fukuyo (1979) consideraron 3 placas apicales y 7 precingulares; Besada *et al.* (1982) consideran 4 apicales y 6 precingulares. Los autores consideran que el patrón de placas en *Gambierdiscus* es homóloga al presentado por *Ostreopsis* y *Coolia* considerando la estrecha relación entre los tres géneros, asimismo transfirieron al género *Gambierdiscus* a la familia Ostreoposidaceae. A este respecto, Steidinger (1983), considerando el trabajo de Balech (1980) sobre la nueva definición para las placas anticipales, se ajustó a la última tabulación argumentando que la 4' estaría desplazada.

El primer registro de *Gambierdiscus* que se hizo para la zona del Caribe fue el de Bomber *et al.* (1982). A este autor, le siguieron otros con trabajos tanto ecológicos como morfológicos, de los cuales una parte ha estado basada en análisis de organismos cultivados.

En el Caribe mexicano tres especies de *Gambierdiscus* están presentes: *G. toxicus* es la especie que contó con más individuos observados tanto en preparaciones como en las muestras líquidas. Su presencia está difundida a la parte norte, en Puerto Morelos, y en la región central de Quintana Roo, en Bahía de la Ascensión, y en la laguna interior Boca Paila. Una estación en donde es particularmente abundante a pesar del poco material colectado, es Yalkú.

De *G. belizeanus* sólo se registró una célula para la región de Pto. Morelos en una muestra preservada. Actualmente, no se ha demostrado la presencia de *G. belizeanus* en otra zona diferente a la del Caribe por lo que su distribución geográfica queda reducida a esta área. Este punto sin embargo merece más énfasis ya que al ser encontrado *G. yasumotoi* por primera vez en la misma región es posible pensar en una distribución circuntropical del género.

De *G. yasumotoi* se registraron cinco células en la localidad de Boca Paila. La presencia de esta especie en este sitio da lugar a varias consideraciones. Como ya se ha mencionado, Boca Paila presenta condiciones de baja salinidad. Esto concuerda con el dato de Holmes (1998) sobre la salinidad de las aguas en las que fue colectada y en la que se mantuvo el cultivo, que aún cuando no eran tan bajas (30- 33 ups), tampoco alcanzan los niveles de la salinidad marina.

Al ser colectada con red de plancton y estar presente en este substrato, se puede pensar que la especie puede además tener hábitos planctónicos, aseveración que estaría reforzada por la observación de fototropismo positivo, característica no esperada en células netamente bentónicas. Es necesario un estudio al respecto para determinar con certeza el origen de las células en el Caribe Mexicano.

Una situación por la que no se hayan encontrado cantidades mayores de células es que los muestreos fueron dirigidos principalmente a las especies pelágicas mediante el uso de una red de fitoplancton. Así, se puede considerar que la presencia de estas especies es incidental, ya que es bien conocido que su substrato es bentónico o epífito. La mayor ocurrencia de *G. toxicus* puede ser debida a algún efecto de disturbio en el medio como lo han señalado Bomber *et al.* (1988); según este autor *Gambierdiscus toxicus* tiende a secretar una gran cantidad de mucosidad, e incluso en cultivos las células tienden a fijarse a la pared del recipiente que las contiene, por lo que sólo si son removidas por algún tipo de movimiento fuerte éstas pueden desprenderse y adquirir un estado móvil hasta que encuentran un nuevo substrato al cual fijarse. Este tipo de eventos son frecuentes en las regiones tropicales y generalmente corresponden a depresiones, tormentas o huracanes. Por su parte, *G. yasumotoi* fue colectado en aguas cálidas, muy someras y de salinidad muy variable pero por debajo de los intervalos de agua marina (profundidad de 0.4 a 2.5 m de profundidad, temperatura de 25 a 28 C, salinidad 6-22 ppm).

En este estudio no se realizaron disecciones de la estructura tecal de los organismos por la reducida cantidad de células encontradas. Sin embargo éste se constituye como el primer registro de estas especies en una zona donde la incidencia de la Ciguatera es frecuente (Núñez-Vázquez *et al.*, 2000).

### ***Dinophysis***

El género *Dinophysis* fue descrito por Erhenberg en 1883 con *D. acuta* como especie única, y por lo tanto, especie tipo. *Dinophysis* permaneció como el único género de la familia Dinophyceae hasta que Stein (1883) introdujo el género *Phalacroma* con *P. porodictyum* como la especie tipo. Hasta ahora se han descrito más de 200 especies (Sournia, 1986). Jörgensen

(1923) sugirió que la separación entre estos dos géneros era arbitraria. La incompleta caracterización de ambos géneros y la existencia de formas intermedias fueron también notadas por Kofoid y Skogsberg (1928). Desde entonces, se ha suscitado una controversia por la independencia o la integración taxonómica de ambos géneros. Estructuralmente, *Dinophysis* ha sido caracterizado por tener una epiteca pequeña, aplanada y poco prominente anteriormente, que se prolonga sobre el borde marginal distal de la aleta cingular anterior, mientras que las especies de *Phalacroma* tienen una epiteca prominente que sobresale por encima de las aletas precingulares. Tai y Skogsberg (1934) enfatizaron la relación estructural dentro del sulcus y el arreglo de los pares de las placas ventrales de la hipoteca como características taxonómicas importantes. Abé (1967) además, estableció la estrecha relación entre la aleta sulcal izquierda y las placas hipotecales ventrales sin encontrar diferencias importantes para distinguir ambos géneros. Así, Balech (1967) y Abé (1967) por separado transfirieron todas las especies de *Phalacroma* a *Dinophysis*. Norris y Berner (1970) y Balech (1976a) añadieron detalles sobre el patrón de la teca. El último autor describió también características más detalladas sobre la estructura y disposición de las placas de las regiones apical y sulcal, asimismo, aportó una nueva nomenclatura basado en estas observaciones. De esta forma, las especies pertenecientes a *Dinophysis* poseen 18 placas dispuestas de la siguiente manera: 4 placas epitecales, 4 placas hipotecales, 4 placas sulcales, 4 placas cingulares que rodean al poro flagelar y dos placas pequeñas que rodean el poro apical.

Tradicionalmente, las especies de *Dinophysis* se identificaban por la forma, tamaño, ornamentación de la teca y la morfología de las aletas y las espinas, pero a partir del trabajo de Hallegraeff y Lucas (1988) en el que examinaron treinta especies del género *Dinophysis* presentes en las costas australianas, se aportaron elementos ultraestructurales como es la presencia o ausencia de cloroplastos, así como hábitos alimenticios y ecológicos. Estos autores propusieron el restablecimiento del género *Phalacroma* sobre la base de su estudio y bajo la premisa de que el número y morfología de las placas son de poco valor taxonómico como ya lo había indicado anteriormente Balech (1980). Hallegraeff y Lucas (1988) además establecieron 5 tipos básicos de ornamentación tecal:

Tipo A. Corresponde a la ornamentación más simple. La teca es totalmente lisa o con ligeras depresiones. Solamente hay un poro por cada área comprendida en 5-10 depresiones. Una hilera de poros bordea las aletas cingulares anteriores y posteriores tanto como a los márgenes de las placas. *D. ovum* y *P. doryphorum*.

Tipo B. La estructura tecal es ligeramente más profunda. Existe un poro por cada área de 5-10 depresiones. Ejemplos: *D. exigua* y *P. porodictyum*.

Tipo C. La superficie tecal exhibe una reticulación hexagonal somera con un poro en el

centro de cada areola. Ejemplo: *P. cuneus*.

Tipo D. La superficie de la teca muestra una areolación prominente, grande y casi esférica. Los poros están presentes en el centro de cada 3-5 areolas. Ejemplos: *P. mitra* y *P. favus*.

Tipo E. La superficie de la teca es más o menos prominente, con areolación circular o hexagonal y un poro central profundo presente en cada areola. Esta ornamentación se presenta en las especies de *Dinophysis* comprimidas lateralmente: Ejemplos: *D. acuta*, *D. norvegica*, etc.

Otros trabajos taxonómicos y florísticos importantes son los elaborados por Taylor (1976) quién efectuó una revisión taxonómica de 24 especies en el Océano Índico; Balech (1976b), realizó un trabajo sobre el género a partir de muestras recolectadas en Noruega entre 1962 y 1965; Sournia (1986) hizo revisiones sobre la familia Dinophysiaceae enfatizando aspectos taxonómicos del género y aportando además importantes antecedentes bibliográficos de literatura en japonés (Fukuyo, 1981a, 1981b, Fukuyo *et al.*, 1981); Burns y Mitchell (1982) describieron ocho especies de éste género representantes del plancton costero de Nueva Zelanda incorporando microscopía electrónica.

En México destacan las contribuciones sobre el género de Hernández-Becerril (1992), quien describió una nueva especie: *D. taylorii* en aguas de Baja California; el mismo autor (1988a, 1988b) hizo una revisión de las especies del género presentes en aguas del Golfo de California y el Océano Pacífico.

De las especies del género *Dinophysis* presentadas en este estudio, *D. doryphora*, *D. rotundata* y *D. hastata* fueron registradas con una sola célula. Siguiendo la propuesta de Hallegraeff y Lucas (1988). Las primeras dos especies permanecerían en el género *Phalacroma* por ser heterótrofas y de afinidad oceánica. Este último punto constituye un factor importante en el hecho de haber registrado solo una célula por especie ya que todas las muestras son de material nerítico y es posible que los individuos también fueran incidentales en las muestras.

Otro punto importante es que *D. rotundata* está asociada a aguas frías habiendo sido observado sólo en dos ocasiones en aguas cálidas, y esto, con la reserva de una mala identificación ya que esta especie no presenta atributos específicos por los cuales pueda ser distinguida con facilidad, aún cuando existiera una serie de caracteres tabulares presentes en un grupo de taxones a los cuales habría que examinar con material abundante, situación ya discutida por Balech (1988). Esta especie presenta nutrición heterótrofa.

*Dinophysis doryphora* es una especie de afinidad oceánica ampliamente distribuida en el Océano Atlántico. En México se presenta como una especie común en el Golfo de México. Esta especie, según la convención de Hallegraeff, se situaría dentro del género *Phalacroma*.

Desde el establecimiento de *Dinophysis hastata*, cerca de 25 taxones se han asociado con esta especie considerados como el grupo "hastata", conjunto relacionado básicamente por la presencia de un apéndice caudal en forma de espina.

Sobre este complejo, el trabajo más importante lo constituyó el de Norris y Berner (1970) quienes hicieron una revisión minuciosa de los taxa del grupo "hastata" presentes en aguas del Golfo de México. Así pues, *D. hastata sensu stricto*, posee una gran variabilidad en talla y en el desarrollo de sus aletas sulcales y el apéndice caudal. Esta especie no posee cloroplastos, sin embargo está considerada por Hallegraeff como perteneciente al género *Dinophysis* por ser lateralmente comprimida.

Una última especie de *Dinophysis*, no determinada hasta el momento, fue encontrada como una población bien constituida, pero al parecer restringida a las aguas someras y cálidas de la Reserva de Sian ka'an, registrándose en las estaciones 17 y 18. Esta especie presenta el patrón areolar tipo E, propuesto por Hallegraeff y Lucas (1988), es lateralmente comprimida y exhibe una epiteca reducida.

Es posible que *Dinophysis* sp. esté relacionada con *D. caudata* var *ventricosa* Pavillard, ilustrada por Schiller (1933), Margalef (1957) y Hernández-Becerril y Navarro (1996). La figura 78 muestra un gradiente de formas en el que podría insertarse como un extremo de esta variación a la especie descrita en este estudio. La figura 78-a representa un ejemplar de *D. tripos* iniciando esta serie de gradación morfológica *D. tripos*. Además de las dimensiones mayores a la figura 78-b, que representa a *D. caudata* es posible observar que la prominencia dorsal posterior está bien desarrollada en la primera especie mientras que en la segunda ésta desaparece casi por completo y sólo queda un ligero angulamiento. En 78-c el borde dorsal ya es redondeado y las aletas sulcales son de menor tamaño que en las precedentes; la forma general del cuerpo es rectangular. En 78-d la célula es levemente más estrecha y la célula tiene una forma ovalada. La figura 78-e es más elongada y exhibe un ensanchamiento en la parte media del apéndice caudal. Igualmente estrecha, en 78-f el apéndice caudal se ensancha y se reduce (esta especie es considerada ya *D. caudata* var. *ventricosa*). 78-g representa al mismo taxón. 78-h es la variedad tipo descrita por Pavillard e ilustrada en Schiller (1933). Este dibujo es el que más se asemeja a la especie de este estudio, sin embargo no hay datos suficientes en su descripción que permitan una determinación formal pues no se describe la ornamentación de la superficie de la valva ni de las aletas sulcales y cingulares; tampoco se señalan sus dimensiones.

De los taxa revisados a los que se podría esperar que perteneciera la especie aquí descrita, se debe señalar que en ningún caso el apéndice caudal tiene una orientación ventral. Además es muy discutible si se le puede llamar a esta región apéndice.

Las figuras 79-87 tomadas en la misma escala ilustran la variación morfológica de la especie en cuestión. En las fotografías 79, 82 y 85, la forma del cuerpo es alargada y la zona antapical es algo más aguda con respecto a los ejemplares de las figuras 80, 83 y 84 son más robustos y casi ovalados. La variación en cuanto a longitud es mínima. Es notorio que caracteres como la ornamentación de la teca, la forma y reticulación de las aletas sulcales y cingulares, y la concavidad ventral permanecen invariables. Todo lo anterior permite suponer que la especie tratada en este apartado cumple con los requerimientos necesarios para constituirse como una especie nueva.

### ***Prorocentrum***

El género *Prorocentrum* fue establecido por Ehrenberg en 1834 siendo la especie tipo *P. micans*. El mismo autor en 1860 describió un conjunto de organismos flagelados a los que se refirió como *Cryptomonas*, describiendo a *C. lima*. Cienkowski (1881) describió al género *Exuviaella*, con *E. marina* como la especie tipo. Bütschli (1885) a partir de las observaciones de Stein (1883) propuso la combinación de *E. marina* y *C. lima* para formar *E. lima* aduciendo una relación entre ambas. Schiller (1933) realizó una monografía de dinoflagelados tratando extensivamente a los Prorocentrales incluyendo a tres especies de *Exuviaella*. Además detalló algunos aspectos citológicos como los pirenoides, plástidos, y también mencionó reproducción vegetativa en los quistes de este género. Abé (1967) no encontró características morfológicas suficientes para hacer una clara distinción entre *Exuviaella* y *Prorocentrum*, cuya separación sólo estaba basada en la presencia de la espina apical (*Prorocentrum*) o la ausencia de ésta (*Exuviaella*), y aunque propuso su integración no hizo ninguna transferencia formal. Loeblich (1970) sugirió que ambos géneros deberían de permanecer separados en función de la estructura de las placas apicales y de los poros. Dodge y Bibby (1973) incorporando microscopía electrónica describieron y compararon la estructura fina de ocho especies de *Prorocentrum* y *Exuviaella* concluyendo que el carácter de presencia-ausencia de la espina apical no era suficiente para hacer una distinción taxonómica de los géneros. A partir de esta información, Dodge (1975) transfirió todas las especies de *Exuviaella* a *Prorocentrum*, redujo de 64 a 21 el número de especies para el género argumentando que muchas de ellas estaban deficientemente descritas o eran sinónimos de otras descritas con anterioridad, también ilustró la posible relación filogenética dentro del género y propuso 5 secciones (Fig.88):

Sección A. Sin espina anterior u ornamentación. Sin tricocistos. Ejemplo *P. aporum*.

Sección B. Sin espina anterior u ornamentación. Poros de tricocistos presentes.  
Ejemplo. *P. lima*.

Sección C. Pequeña espina anterior. En ocasiones depresiones sobre la superficie.

Poros de tricocistos presentes. Ejemplo: *P. compressum*.

Sección D. Presentan una espina anterior larga. Extremo anterior puntiagudo. La superficie de la placa tecal está cubierta por depresiones. Ejemplo: *P. micans*.

Sección E. Placas tecales con ornamentación dentada. Los poros de los tricocistos y la espina anterior pueden estar presentes. Ejemplo: *P. dentatum*.

Faust (1990, 1993a, 1993b, y 1994) ha hecho grandes aportaciones sobre el conocimiento taxonómico de especies de *Prorocentrum* de hábitos bentónicos o epífitos asociados a arrecifes coralinos y manglares en el Caribe beliceño. Con esta nueva información sobre la morfología de las especies bénticas, propuso como caracteres taxonómicos importantes los siguientes: la estructura del área periflagelar, el tipo de ornamentación tecal y la arquitectura de la banda intercalar, además de la característica forma y talla de la célula.

McLachlan *et al.* (1997) reinstalaron el género *Exuviaella* tomando en cuenta aspectos toxicológicos, hábitos ecológicos y la presencia de mucocistos. Bajo estos criterios, las especies productoras de toxinas, de hábitat bentónico y con presencia de mucocistos pertenecerían a *Exuviaella*, mientras que los individuos sin potencial tóxico, con hábitos planctónicos pertenecerían a *Prorocentrum*. Estos autores hicieron una transferencia formal de *P. hoffmannianum*, *P. maculosum* y *P. lima* a *Exuviaella*. Al parecer, un análisis de secuencias de ARN ribosomal elaborado por Zardoya *et al.* (1995) y el trabajo de Grzebyk *et al.* (1998), donde además describen a *P. panamensis*, apoyan con bases moleculares las probables afinidades filogenéticas de estas especies para la reinstalación del género, aún cuando en su trabajo no se consideró a *P. mexicanum* como candidato a pertenecer a este género, los trabajos de Loeblich *et al.* (1979) y Bomber *et al.* (1988) han documentado que la especie secreta mucosidad para adherirse a las macroalgas y también se ha considerado como productor de toxinas (Nakajima *et al.* 1981).

Otros trabajos taxonómicos importantes para el género los realizaron Fukuyo (1981b), quien describió dos especies nuevas: *P. concavum* y *P. emarginatum*; Carlson (1984) dio algunas notas sobre la distribución de algunas especies de hábitos bentónico-epífitos y Honsell y Talarico (1984) enfatizaron la importancia del arreglo flagelar y su inserción en la interpretación de la teca como un carácter taxonómico importante, ratificando, además, como ya lo habían hecho Loeblich *et al.* (1979), que en el género ambos flagelos emergen del mismo poro, el poro apical.

Zhou y Fritz (1993) realizaron un análisis ultraestructural de *P. lima* y *P. maculosum* para determinar la existencia de bacterias endosimbiontes y su posible relación con la producción de toxinas impulsados por las hipótesis de Kodama *et al.* (1988, 1990) y Silva (1990) sin encontrar evidencia de la presencia de tales bacterias

***Prorocentrum lima***. Entre los estudios más importantes sobre esta especie se pueden citar los de Dodge (1975), Fukuyo (1981b), Faust (1991, 1993d, 1993e), Zohu y Fritz (1993) y McLachlan *et al.* (1997).

En su revisión taxonómica sobre el género, Dodge (1975) colocó a *Prorocentrum lima* en la sección B junto con las especies *Prorocentrum ovum*, *P. dactylus*, y *P. nanum*, sección caracterizada por la ausencia de ornamentación tecal, espina anterior y la presencia de poros de tricocistos. A la luz de las investigaciones de Zhou y Fritz (1993) se ha comprobado que *P. lima* no presenta estructuras similares a los tricocistos siendo principalmente, al igual que *P. maculosum*, formadores de mucosidad. Faust (1991) realizó un trabajo de morfología comparativa entre 11 diferentes clones de *P. lima* originarios de distintas regiones geográficas del Pacífico, Atlántico y Caribe y de formas de vida tanto epífitas como bentónicas. Entre otras cosas encontró que tanto el número de poros de la teca y los poros marginales está directamente correlacionado con el tamaño de la célula. Ambas valvas son cóncavas en el centro; la valva derecha presenta una depresión muy ligera en su parte anterior, donde se alojan 8 placas pequeñas. Entre estas últimas placas, se encuentran los poros flagelar y apical rodeados por una estructura protuberante, semicircular, denominada collar. Taylor (1980) discutió sobre la disposición de las placas del área periflagelar en las diferentes especies de *Prorocentrum* distinguiendo 3 patrones, correspondiendo el tipo C a *P. lima*, caracterizado por un grado de excavación grande, campo del poro flagelar subtriangular, y por tener los poros inclinados en un ángulo agudo con respecto al plano de la sutura sagital. Aunque el autor argumentó que las variaciones entre la disposición de los diferentes tipos de arreglo podrían ser utilizados para hallar relaciones entre las especies, al parecer no ha habido más trabajo al respecto.

Ultraestructuralmente, *P. lima* posee un par de pirenoides visibles en la parte central de la célula y un núcleo con los típicos cromosomas condensados de los dinoflagelados en la parte posterior. La estructura del cloroplasto se rodea por tres membranas y está compuesto por paquetes de 10 a 20 lamelas de 2-3 discos cada una (Zohu y Fritz 1993).

Faust (1993d, 1993e) demostró sexualidad en la especie y una forma alternativa de reproducción asexual consistente en una división múltiple desarrollada al interior de una estructura hialina que puede contener hasta 32 células, además de la ya demostrada fisión binaria.

Las células de *P. lima* observadas en este estudio se distribuyeron a lo largo del litoral aunque en baja densidad. Los ejemplares de esta especie no muestran mucha variación ni en la forma ni en sus dimensiones como se observa en las figuras 48 a 52, ilustradas todas a la



misma escala.

Al parecer, es una especie cosmopolita con una gran plasticidad genética que le confiere todas las posibilidades que despliega para colonizar los ambientes ya descritos.

***Prorocentrum mexicanum***. La especie fue descrita por Osorio-Tafall (1942). Las muestras bajo las cuales realizó sus observaciones eran de origen oceánico. Este autor destacó las medidas de la especie pero no hizo ningún énfasis en la estructura de la superficie o la disposición de los poros de tricocistos, y llegó a considerar que los especímenes podrían ser una forma un tanto alejada, pero afín a *P. maximum* (Gourret) Schiller, descrita en el Pacífico por Böhm (1936). Tal vez por este hecho, Dodge (1975) la consideró como un sinónimo de esta última y la colocó en la sección E, relacionada con especies que presentan poros de tricocistos y una espina anterior como *P. dentatum*, *P. minimum*, o *P. cordatum*. En su descripción, Osorio-Tafall (1942) comenta que la especie presenta pequeñas espinas distribuidas sobre la superficie de la valva, sin embargo es posible que esta observación no sea correcta. Dodge (1975) retoma esta característica y señala la semejanza con *P. proximum* descrito por Marakova o con *P. obtusum* de Ostenfeld, todos considerados sinónimos de *P. maximum*.

Loeblich *et al.* (1979) incorporando microscopía electrónica describieron a *P. rhathymum* en clones cultivados con ejemplares de superficie de las Islas Vírgenes, y destacaron la forma de la inserción del flagelo en tres especies de *Prorocentrum*. Steidinger (1983) consideró a *P. rhathymum* como sinónimo de *P. mexicanum*, por lo que por el principio de prioridad, este último es el nombre correcto. Fukuyo (1981) utilizó el nombre de *P. rhathymum* para denominar a los ejemplares encontrados asociados a macroalgas en los arrecifes coralinos de Nueva Caledonia y Japón. Además de su hábito planctónico, *P. mexicanum* ha demostrado ser un componente importante en las comunidades bénticas y epífitas (Baden 1983, Fukuyo, 1981b, Steidinger, 1983 y Bomber *et al.*, 1985).

Faust (1994) analizó detalles morfológicos de seis especies bénticas de *Prorocentrum* incluido *P. mexicaum*. Destacó la arquitectura del área periflagelar, la ornamentación de la teca, el patrón de poros de tricocistos y la estructura de la banda intercalar. Entre algunas cuestiones relevantes de su estudio destaca el hecho de que la espina encontrada en la región anterior, no es sino una protuberancia de una estructura que ella nombra collar y que rodea al poro flagelar. Además mencionó la existencia de dos tipos de poros sobre la superficie de la valva de igual forma que lo presenta la especie *P. carebbeaum*, *P. gracile* y la especie descrita en este estudio como *Prorocentrum* sp. con las que comparte además un arreglo similar de los poros de tricocistos y la presencia de la estructura similar a una espina. Recientemente, Cortés-

Altamirano y Núñez-Pastén (2000) describieron una especie de *Prorocentrum* semejante a *P. mexicanum* encontrada como una fracción importante de las mareas rojas de la Bahía de Mazatlán. Las medidas y la forma de este ejemplar son semejantes a la ilustración de Osorio-Tafal (1942), pero difiere en la forma ondulada de la región anterior de la espina apical. La figura 89 muestra las ilustraciones de estos autores.

En el estudio de Faust (1994), las células fueron observadas pegadas a detritus flotante, nadando libremente o embebidas en mucílago. Algunas cepas de este dinoflagelado en el Caribe han demostrado ser tóxicas (Steidinger, 1983), mientras que algunas del Pacífico no presentan tal potencial (Nakijama *et al.* 1981).

Si se acepta que la especie descrita por Cortes-Altamirano y Núñez-Pastén pertenece a *P. mexicanum*, podríamos hablar de tres formas más o menos diferenciadas: una robusta, con la superficie de las valvas con mayor cantidad de poroides debido a lo cual adquiere una apariencia rugosa que enmascara el patrón de poros y con valvas más cóncavas que la segunda, estaría vinculada al hábito bentónico y representado por la mayoría de las células ilustradas en la lámina 15; la segunda, asociada al hábito planctónico, con la superficie de las valvas lisa y más aplanada que la primera presenta un patrón de poros de tricocistos evidente como lo muestran las figs. 53, 89 y 102 de la lámina 14; y una tercera, con el margen dorsal más curvado que los primeros. Las dos primeras corresponden a las células estudiadas por Faust (1994), y Loeblich III *et al.* (1979) con afinidad principalmente costera, mientras que la última, asociada a las formas descritas por Osorio-Tafal (1942) y Cortés-Altamirano y Núñez-Pastén (2000) corresponderían al hábitat oceánico. Los dos primeros tipos se han encontrado mezclados en algunas muestras, y en el área de estudio se han registrado ambas. Las figuras 88-103 ilustran la variación en forma general de la especie. En esta lámina se puede observar que la forma general de la especie considerada *P. mexicanum* es ovalada y ligeramente asimétrica con los bordes laterales rectos. En México, esta especie ha sido causante de mareas rojas en las Bahías de la Paz y de la Concepción en B. California Sur (Cortés-Altamirano y Hernández-Becerril, 1998).

*P. mexicanum* presentó cantidades importantes principalmente en la estación de Boca Paila asociada también a *Prorocentrum* sp. y a *Pyrodinium bahamense*. No se observó adherida ni a detritus ni a algún tipo de macroalga.

***Prorocentrum gracile***. Descrita por Schütt en 1885, esta especie pertenece a un grupo de taxones con forma lanceolada y presencia de una espina anterior bien desarrollada, lo que sin duda las relaciona. *P. gracile* fue colocada por Dodge (1975) en la sección D, dentro del esquema de su revisión taxonómica. Las especies a las que fue asociada en ese entonces son

*P. micans*, *P. arcuatum* y *P. rostratum*. Todas estas especies se caracterizan por poseer una forma irregular, mas o menos lanceolada. Abé (1967), inclusive representó una forma aberrante de *P. micans* muy semejante a *P. gracile*.

Esta especie ha sido citada en algunos trabajos como el de Osorio-Tafall (1942), donde es nombrada como *P. sigmoides* Böhm, considerada como sinónimo por Dodge (1975), lo que sin duda es discutible. Las ilustraciones de su trabajo muestran un ejemplar (68 a 82  $\mu\text{m}$  de largo sin espina y 21 a 23  $\mu\text{m}$  de ancho, siendo la longitud de la espina de 13 a 19  $\mu\text{m}$ ) más grande que el señalado por Dodge (40-60  $\mu\text{m}$  de longitud), pero de forma muy similar variando apenas en pequeños detalles (Fig. 89-I, tabla 4).

Taylor (1976) ilustró también a *P. gracile* y discutió un poco sobre las diferencias entre esta especie y *P. sigmoides*, como es la talla un poco mayor y una depresión anterior en esta última. El ejemplar esquematizado en su trabajo es la típica forma de *P. gracile* con dimensiones de 52  $\mu\text{m}$  de largo sin espina.

Hernández-Becerril (1988b) citó la presencia de esta especie en aguas del Pacífico Mexicano y el Golfo de California. Las medidas dadas para sus ejemplares son: longitud 50 a 70  $\mu\text{m}$ ; ancho 17 a 23  $\mu\text{m}$ , y 10 a 12  $\mu\text{m}$  de longitud de la espina

Al comparar los individuos observados en este estudio con las ilustraciones de los trabajos ya citados, se observan algunas diferencias. En los ejemplares observados, orientados en vista valvar derecha, se observa que el margen derecho no se continúa hasta la región anterior como una curva continua como es el caso de las ilustraciones ya referidas, sino que en este caso ambos márgenes de la valva describen una forma redondeada hasta más allá de la región media del cuerpo de la célula, para inmediatamente angularse en dirección posterior y formar así la región estrecha de la célula.

Es posible que *P. gracile* y *P. sigmoides* sean conespecíficas, sin embargo las ilustraciones antes referidas no aportan mayor detalle sobre la ornamentación de la superficie de la teca siendo el único caracter diferencial la concavidad que presenta la segunda especie sobre el margen anterior izquierdo. Es importante realizar una revisión de ambas taxa para discernir con claridad su independencia o integración taxonómica.

***Prorocentrum caribbaeum***. Esta especie se describió en aguas caribeñas por Faust en 1993. *P. caribbaeum* se ubicaría dentro de la sección C, conformada por especies con una pequeña espina anterior, superficie techal ornamentada con depresiones, y la presencia de poros de tricosistos. Especies de este tipo son *P. compressum*, *P. magnum* y *P. triestinum*. Por su parte, Faust (1994) tomando en cuenta el arreglo de los poros de tricosistos, la ornamentación de la banda intercalar y las características estructurales del área periflagelar, la

relacionó con *P. mexicanum*.

Además de esta relación, y por las mismas características, es probable que exista cierta relación con *Prorocentrum* sp. descrita en este mismo trabajo, ya que, adicionalmente, estas tres especies exhiben dos tipos de poros sobre la superficie de las valvas.

Otra especie con la que podría estar relacionada estructuralmente sería con *P. scutellum*. Sobre esta especie, Dodge (1975) hace énfasis en la forma de corazón de la especie y en el par de espinas de la zona anterior. Las medidas aportadas en su trabajo son: longitud 37 a 57  $\mu\text{m}$  de longitud y de 30 a 45  $\mu\text{m}$  de ancho, que coincide con las medidas de *P. caribbaeum* de Faust (1993a), 40-45  $\mu\text{m}$  de largo y 30 a 35  $\mu\text{m}$  de ancho y las de la célula del presente trabajo, 40  $\mu\text{m}$  de long. y 30  $\mu\text{m}$  de ancho.

***Prorocentrum robustum***. Esta es otra de las especies con las que sólo se cuenta para su descripción y análisis con una sola célula. Morfológicamente es muy semejante a *P. micans*, sin embargo, no tiene una terminación aguda sino redondeada. La longitud de su espina y la topografía de sus valvas lo situarían en la sección D, junto con *P. micans*, *P. gracile*, y *P. arcuatum*.

La célula descrita en este trabajo, es también semejante a *P. maximum* ilustrado por Osorio-Tafall (1942), e igualmente similar a la fotografía (lám. 3, fig. F) de Dodge (1975), aunque en general, aquellas son ligeramente más alargadas en comparación con la forma un poco más redondeada de esta especie.

*P. maximum*, sin embargo, se coloca dentro de la sección E, de Dodge, por la presencia de espinas sobre la superficie de la valva, característica que no presenta la célula reportada en este trabajo.

***Prorocentrum* sp.** Como ya se ha discutido anteriormente, esta especie comparte algunas similitudes principalmente con *P. mexicanum*, *P. carebbaeum* y posiblemente las especies de la sección C de Dodge (1975). *Prorocentrum* sp. es una forma típica de este género, tanto por la presencia de espina anterior como por la ornamentación de su teca. Esta especie es planctónica, con preferencia de ambientes estuarinos, ya que estas son las características bajo las cuales se encontró en las muestras. Su distribución se limita a las lagunas interiores de Bahía de la Ascensión. Morfológicamente, no presenta mucho parecido con las formas actuales ya descritas, por lo que existe la posibilidad de que se trate de una especie nueva.

### **Especies del complejo *Exuviaella/Prorocentrum***

Bajo este nombre se designa en este estudio al de taxones que, exceptuando a *P. lima*, son las especies bajo las cuales se basaron MacLachlan *et al.* (1997) para proponer la reinstalación del género *Exuviaella*. Estas especies presentan una forma general muy similar que va de la ovalada a casi redonda. La superficie de las valvas está profusamente areolada. Las areolas son irregulares en forma y tamaño pero presentan bordes redondeados portando, algunas de ellas, un poro en su interior.

Las especies descritas anteriormente que se ubican bajo esta somera descripción son: *P. concavum*, *P. hoffmanianum*, *P. belizeanum*, *P. sabulosum*, *P. reutzlerianum* y *P. maculosum*,

La tabla 5 resume sus rasgos más importantes.

Las características taxonómicas para identificar a estas especies están basadas principalmente en los trabajos de Faust (1993a-e, 1994), y son: arquitectura del área periflagelar (descripción de la ubicación de los poros auxiliar y flagelar, presencia o ausencia del collar, poroides accesorios, forma general de la región anterior, etc.), número y tamaño de las areolas, apariencia general de la banda intercalar y dimensiones del largo y ancho de la célula, o diámetro en aquellas que son casi redondas.

El principal problema que surge al tratar de establecer con certeza la identidad de las especies que forman este complejo es la necesidad absoluta de contar con microscopía electrónica, y con un número suficiente de células de la misma especie.

Bajo esta perspectiva, se debe resaltar el hecho de que estos organismos son de hábitos epífitos, adheridos por medio de mucosidad a los tallos de diferentes especies de macroalgas, o bentónicos, desplazándose estos entre los espacios intersticiales del sedimento, formando incluso, debido a su alta densidad, manchas coloridas características que van del anaranjado al café. Lo anterior significa que su presencia en las muestras que se analizaron es baja ya que el esfuerzo de colecta fue dirigido principalmente a los organismos de la columna de agua, de aquí que se descarte la posibilidad de diferenciarlos por características ecológicas. Esto se refleja en el poco número de individuos presentes tanto en las preparaciones como en las muestras analizadas. En estas circunstancias, la identificación de las células no es posible cuando se trata de identificar a la especie con algunos organismos que pueden representar extremos de variación dentro de la misma.

Por otra parte, los caracteres bajo los cuales se identifican las especies no son muy conservativos como es el caso de las dimensiones de la célula, o el número y tamaño de las areolas.

Como ejemplo de esta afirmación se citan las células de las figuras 67, 68, 72 y 75

denominadas A, B, C y D.

Por el número de areolas (697, 638, 651 y 670; respectivamente), todas excepto la célula B, pertenecerían a la especie *P. hoffmannianum*. Sin embargo, por sus dimensiones sólo la célula C permanecería en esta especie, y si se toma en cuenta una de las características a la que se le ha dado mayor peso taxonómico que es la arquitectura del área periflagelar, la única célula que pertenecería a *P. hoffmannianum* sería B. Otro ejemplo es la célula D, que exhibe 6 poros accesorios en la región izquierda del área periflagelar derecha, característica no descrita en este complejo de especies.

Las células A y C, coinciden con la estructura de *P. sabulosum* en cuanto al área periflagelar y a las dimensiones del cuerpo pero difieren en el número de areolas.

Otra característica básica es la ornamentación de la banda intercalar que puede ser lisa u horizontalmente estriada. A este respecto, se considera que una célula puede presentar los dos tipos de patrones en diferentes estadios de su vida. La figura 71 muestra el área de sutura de la célula B donde se puede apreciar que la banda intercalar no existe, probablemente por la edad temprana de la célula. Con estos argumentos se puede establecer que los caracteres con los que se han venido determinando la identidad de las especies no son los suficientemente estables para ser apropiados. De hecho, es probable que exista una intergradación suficientemente amplia en todos estos rasgos que no permita en un momento determinado identificar a la especie correspondiente, ya sea por factores ontogénicos o ecológicos. Así pues, se propone redescibir todo este complejo mediante el análisis ultraestructural de los taxa involucrados, lo que sin duda haría más robusta su identificación al ser complementaria de la información morfológica.

Las células de las figs. 46 y 47 presentan dimensiones más grandes que las reportadas para cualquiera de las especies aceptadas; el número de areolas no coincide con las de las especies de este grupo, y en el área periflagelar se observan 6 poros accesorios, característica que no ha sido registrada hasta la fecha.

### ***Pyrodinium***

El género *Pyrodinium* fue constituido por Plate en 1906. Desde entonces ha permanecido como un género monoespecífico pero existe aún una controversia sobre el estatus de los taxa asociados a esta especie, esto es, si son considerados como variedades o como formas.

*Pyrodinium bahamense* fue descrito en aguas más o menos salobres de las Islas Bahamas donde tiene la particularidad de presentar bioluminiscencia por las altas concentraciones que llega alcanzar.

Bhöm (1931) describió por primera vez al taxón de forma comprimida en aguas en la región del Golfo Pérsico nombrándolo como *P. bahamense* f. *compressa*. El único carácter distintivo era su forma más comprimida sobre el eje anteroposterior en comparación con la forma *bahamense*. Este autor no mencionó si el grupo que describió se presentaba en cadenas. Matzenauer (1933) describió a la especie *Gonyaulax schilleri* de muestras del mar rojo. Schiller (1937) consideró sinónimos la forma *compressa* de Bhöm y la especie de Matzenauer bajo el nombre de *Pyrodinium schilleri*.

Osorio-Tafall (1940) describió algunos individuos de la forma descrita por Plate, y de *P. schilleri* en aguas del Pacífico Mexicano.

Buchanan (1968) con material de la Bahía del Ostión en Jamaica y, Wall y Dale (1969) con ejemplares de la bahía de Tampa en la Florida redescubrieron a *Pyrodinium bahamense* f. *bahamense* aportando algunas características morfológicas importantes.

Sobre la base de estos trabajos, Steidinger *et al.* (1980) elevaron a nivel de variedades las anteriormente consideradas formas *bahamense* y *compressa*. Aunado a esto, los trabajos de McLean (1973, 1977), Worth *et al.* (1975) y Beales (1976) documentando algunos aspectos sobre la incidencia, distribución y composición de mareas rojas asociadas con el PSP. producidas por la forma comprimida de *Pyrodinium bahamense*, despertaron nuevamente el interés en el estatus taxonómico de la especie que llevó a Balech (1985) a elaborar una revisión taxonómica de los taxa involucrados mediante el análisis minucioso del arreglo, y forma de las placas. El material utilizado en su trabajo era representativo de poblaciones no consideradas tóxicas de la Bahía Fosforescente en Puerto Rico y Jamaica; y de poblaciones con capacidad tóxica: Filipinas y Nueva Guinea.

Sus conclusiones lo llevaron a establecer que aunque existen algunas diferencias entre los especímenes del material estudiado, en la especie se presenta una amplia intergradación de forma que puede ir de la típica forma *compressa* a la típica forma *bahamense* en poblaciones como la de Puerto Rico. No encontró, pues, características morfológicas confiables que le permitan asignarle a un individuo alguna variedad determinada, encontrando sólo diferencias promedio entre poblaciones pero no entre individuos estableciendo que *Pyrodinium bahamense* no puede estar subdividido en taxa subespecíficos.

Finalmente, supuso que las diferencias en el potencial tóxico entre las distintas poblaciones pueden ser atribuidas a la existencia de especies crípticas, o que la toxicidad puede estar generada por factores externos como la presencia de bacterias.

Fue en aguas alledañas al Caribe que se registro por primera vez la presencia de *P. bahamense*. En aguas mexicanas se registró su presencia en el Océano Pacífico con las observaciones de Osorio-Tafall (1942). Desde entonces, su presencia se ha documentado en

ambos litorales de la República Mexicana. Según las observaciones de Gomez-Aguirre y Licea (1997) *P. bahamense* parece presentar una distribución continua a lo largo del Golfo de México registrando florecimientos importantes en las lagunas de Tamiahua, Alvarado, Sontecomapan, Carmen-Machona, Mecoaacan y Términos.

Hernández-Becerril (datos sin publicar) encontró a *P. bahamense* en el Mar Caribe principalmente en la Bahía de la Ascensión. Gomez-Aguirre (1998) reportó densidades de 1500 cel/ml en la Laguna de Boca Paila, aledaña a la Bahía de la Ascensión.

### ***Consideraciones sobre el concepto de especie en dinoflagelados tóxicos***

Históricamente, el concepto de especie generalmente aplicado a los dinoflagelados ha sido el concepto morfológico (CME) ya que la reproducción sexual ha sido demostrada en sólo alrededor de un 10% de los dinoflagelados actuales. De este modo, el concepto biológico (CBE) es poco utilizado.

La especie morfológica se define por vacíos o huecos morfológicos entre dos especies estrechamente emparentadas. Así pues, la discontinuidad en un intervalo de formas representa la frontera entre dos especies morfológicas. Un requisito importante, o al menos recomendable, es que los caracteres morfológicos sobre los que se base la diagnosis deben de ser lo suficientemente estables para ser válidos.

A pesar de ser ampliamente usado por cuestiones prácticas, este concepto entraña algunas limitaciones importantes señaladas en varias ocasiones por algunos autores que además han pugnado por el abandono del mismo (John y Maggs, 1997).

Entre estas debe destacarse el criterio de estabilidad, entendiéndose este como la mínima variabilidad de los rasgos utilizados para definir la especie, aún cuando ésta se presente en diferentes ambientes o estados ontogénicos. Para cumplir con este requisito, la descripción de las especies debe sustentarse con un análisis exhaustivo de material de diferente origen tanto en espacio como en tiempo. Sin embargo, no en pocas ocasiones es difícil lograr todo lo anterior, especialmente cuando la obtención de las muestras requiere grandes esfuerzos tanto económicos como logísticos. Un caso particular lo constituyen las muestras obtenidas en los cruceros de investigación oceanográfica, disponiéndose muchas veces sólo de algunos ejemplares.

Por otra parte, es destacable el hecho de que varias especies morfológicas hayan sido erigidas mediante el uso de cultivos, o sea, células que descienden de uno o algunos individuos que pueden o no representar la variabilidad morfológica de la población, o de la especie, o que la diagnosis se haga basándose en individuos anormales.

En el pasado, la mayoría de las especies fueron descritas sin contar con el recurso de la



microscopía electrónica de barrido y de transmisión, que actualmente se ha constituido como una herramienta fundamental en el estudio y análisis de los organismos unicelulares. En consecuencia, muchas de las descripciones sobre nuevas especies elaboradas sin este recurso son incompletas.

Otra limitación grande del concepto morfológico de especie es la delimitación de taxones subespecíficos, esto es, forma, variedad y subespecie. En estas situaciones, la decisión recae en la experiencia y la competencia del investigador, generando así, un cierto grado de subjetividad en el proceso.

Un par de ejemplos que resultan ilustrativos basados en el presente estudio son los casos de *Dinophysis* sp. y de *P. gracile*.

En el primer caso se ha relacionado a *Dinophysis* sp. con la *Dinophysis caudata* var. *ventricosa* Pavillard. Si generamos un gradiente morfológico a la manera de una serie en donde las características morfológicas más importantes cambian gradualmente, como en esta situación lo representarían el apéndice caudal y probablemente las aletas sulcales, tendríamos una representación, tal vez incompleta, de un linaje filético, esto es, un grupo de organismos con una historia evolutiva propia. La figura 78 ilustra esta serie. Más allá de *D. tripos*, que es el taxón que comienza esta serie morfológica, podría estar situado *D. miles*, y en el otro extremo de este gradiente de variación podríamos situar a *D. acuta*. Como se puede observar, la variabilidad del apéndice caudal no es lo que define a la especie *D. caudata*, sino la sola presencia de este. La longitud y la anchura de ésta delimitan las variedades del taxón. El problema surge cuando entre *D. tripos* y *D. caudata*, ilustradas en la figura 78, la única característica distintiva es la talla. Sin embargo, si se analizan las medidas ofrecidas para estos grupos (Balech, 1988) encontramos que existe un traslapamiento en talla, existiendo ya un problema de determinación de especie.

En el otro extremo de esta variación morfológica, la presencia del apéndice caudal se va diluyendo paulatinamente y la transición entre la forma *ventricosa* de *D. caudata* y *Dinophysis* sp., es casi imperceptible entre estos dos grupos. Así, la célula de la izquierda ilustrada por Schiller (1933) es semejante a la especie descrita en este trabajo dado que en ninguna de las dos existe el apéndice caudal. Sin embargo, el solo dibujo no ofrece una posibilidad de descripción minuciosa, por lo que no se puede tomar como taxa válido. Es bajo este último criterio, además, que se separa en este estudio como una especie aparte a *Dinophysis* sp. y se separa de la forma *ventricosa* de *D. caudata*.

Por otra parte existe el caso de *Prorocentrum gracile*, especie relacionada filogenéticamente con *Prorocentrum micans*, siendo esta última un poco menor en talla y más ancha que la primera. Sin embargo, Abé (1968), reportó un ejemplar de *P. micans*

“anormalmente” elongado muy semejante a *P. gracile*. Una especie más, *P. sigmoides*, similar a *P. gracile*, se diferencía sólo de ésta por ser mayor en talla y por la concavidad en el margen izquierdo de la célula según Taylor (1976), este mismo autor señaló que al parecer las mayores tallas de la especie se encuentran en aguas tropicales y supuso que con el aumento de talla probablemente la especie tendiera a adoptar la forma de *P. sigmoides*. Dado lo anterior, el problema radica en que la única diferencia utilizada para delimitar cualquiera de los tres taxa antes descritos es la talla. Así, si las suposiciones tanto de Taylor como de Abé son correctas, la transición de *P. micans* a *P. sigmoides* está dada por el aumento de talla que trae como consecuencia el aumento en la asimetría de la especie, siendo la forma de *P. gracile* un paso intermedio entre los dos primeros taxones. No obstante, como se ha discutido, existe un traslapamiento en talla entre los tres grupos de *Prorocentrum* (tabla 4). Tal afirmación parecería en exceso simplista pero es un buen ejemplo de la falta de caracteres morfológicos adecuados cuando se describen especies con tal variabilidad morfológica. Otra posibilidad de distinción entre los taxa involucrados arriba, sería la descripción de la escultura valvar, estudio no realizado hasta la fecha.

Los complejos de especies son también un problema que surge con la aplicación del concepto morfológico. Se habla de complejos de especies cuando algunos grupos de especies despliegan un conjunto de características cuyos valores se traslapan, además existen en el mismo lugar y a un mismo tiempo generando confusión sobre la frontera morfológica de cada una de ellas dificultando así la identidad de los taxones que los integran. Es posible que los grupos considerados en los complejos de especies representen conjuntos de poblaciones descendientes de una mismo tronco en proceso de especiación, o sólo se trate de una sola especie cuya variabilidad alcanza intervalos muy amplios.

El caso del complejo *Prorocentrum/Exuviaella* es un caso típico. Este está conformado por al menos tres especies morfológicas, *P. sabulosum*, *P. hoffmannianum* y *P. belizeanum*. Los caracteres traslapables son aquellos en los que se ha determinado su diagnóstico, siendo los más importantes la talla, la forma, la arquitectura del área periflagelar y el número de poros por valva.

Un caso especial de lo anteriormente dicho lo representan las especies crípticas o especies gemelas, taxa diferentes pero indistinguibles a nivel morfológico. Esto se complica cuando la misma especie morfológica despliega diferentes comportamientos fisiológicos, o de historias de vida, imposibilitando su identificación utilizando caracteres ecológicos. Como caso particular se puede citar a *Pyrodinium bahamense*. Aunque no se ha demostrado que existan especies crípticas relacionadas con este nombre, el estudio minucioso y exhaustivo de Balech (1985) sobre material de diferentes localidades y regiones geográficas donde determina que no

existe un argumento morfológico para hacer separación de la especie ni a nivel de forma ni de variedad, le permite pensar que podría tratarse de especies crípticas. Dado que algunas poblaciones son tóxicas (asociadas con la forma o variedad *compressa*, la formación de cadenas y los ambientes oceánicos), mientras que otras carecen de este potencial (vinculadas con la forma o variedad bahamense y las células solitarias), y siendo que no existe razón en su micromorfología para separar la especie en dos taxa, sólo quedarían criterios fisiológicos o ecológicos para tal diferenciación.

Bajo estas consideraciones, que demuestran las limitaciones del CME, se debe destacar su inoperatividad cuando hablamos de especies tóxicas, ya que el criterio morfológico no determina por sí mismo especies tóxicas. Ejemplo de lo anterior es además del caso ya planteado de *P. bahamense*, el de *Gambierdiscus toxicus*. Sobre esta especie se realizó un estudio de toxicidad con 17 diferentes sepas (Bomber *et al.*, 1989) demostrándose variabilidad dentro de la misma especie morfológica con respecto a esta característica.

Taylor (1993) opina que en algunos grupos es posible que se acumule variación genética sin que esto se refleje en el fenotipo. Como el CEM se basa en el fenotipo para distinguir especies, el problema con las que presentan toxicidad parece irresoluble.

Ante todo lo anteriormente expuesto, se puede tener la visión de que la delimitación de la especie puede conformar un obstáculo insalvable ante la inoperatividad del CME. Así, John (1997) señaló que un concepto más operativo es el cladista, donde las especies se definen por la posesión de autopomorfías, siendo estas fisiológicas, ecológicas o moleculares.

### **Otras especies**

Dos géneros que revisten cierta importancia en el ámbito ecológico tanto por su ubicuidad como por su riqueza específica son *Protoperidinium* y *Ceratium*. Ambos grupos están ampliamente representados en las muestras obtenidas. Destaca por su abundancia *C. hircus*, especie de afinidad nerítica en ambientes cálidos de aguas semicerradas y moxohalinas que junto con *Pyrodinium bahamense* son características de este tipo de ambientes, como lo han reportado Margalef (1957) y Hernández-Becerril y Navarro (1996) en sus trabajos sobre el fitoplancton de Bahía Fosforecente. Otra característica ecológica importante es la asociación al manglar. En México se han reportado florecimientos importantes de *C. hircus* en la laguna de Sontecomapan, ambiente igualmente salobre adyacente al Golfo de México (Guerra-Martínez y Lara-Villa, 1996). En este trabajo los autores hacen una comparación morfológica entre los especímenes de su zona de estudio y otros pertenecientes a la Bahía Fosforecente. En general encuentran diferencias significativas entre los grupos estudiados. Figueroa (1990) reportó la

especie en aguas del Golfo de México estableciendo su baja frecuencia en aguas oceánicas.

Los organismos estudiados en este trabajo son más esbeltos en cuanto a su forma general con respecto a los descritos por Guerra-Martínez y Lara-Villa (1996), asimismo, su longitud es mayor. Los ejemplares mostrados en las figuras 107 a 116 tienen un intervalo en la longitud del transdiámetro de 44 a 48 micras, mientras que su longitud total está en el intervalo de 190 a 220 micras.

Además de esta especie, el género *Ceratium* está representado por las siguientes especies. *C. pentagonum*, *C. eucarcatum*, *C. fusus*, *C. furca*, *C. macroceros*, *C. tripos*, *C. extensum*, *C. masilense* y *C. teres* entre otros (Figs. 117 a 129).

Las especies de *Protoperidinium* identificadas en este estudio fueron *P. pelliucidum*, *P. pentagonum*, *P. brochii*, *P. bipes* y *P. pallidum* (Figs. 133 a 137).

Otras especies igualmente frecuentes fueron *Ceratocoris horrida* y *Sinophysis macrocephalus* (Figs 130, 131 y 132).

## PERSPECTIVAS

Con los resultados obtenidos por este trabajo surge la necesidad de considerar varios aspectos para el estudio sistemático de los dinoflagelados potencialmente tóxicos presentes en la zona del Caribe Mexicano. Entre las más importantes destacan:

- 1.- Reevaluar los caracteres mediante los cuales se identifican las especies de dinoflagelados con potencial tóxico.
- 2.- Reconocer la ubicación de las poblaciones núcleo de las especies más importantes.
- 3.- Realizar cultivos en laboratorio de las especies registradas en el área tanto para determinar la ubicación de las cepas productoras de toxinas, como para describir los diferentes estadios de ciclo de vida.
- 4.- Estudiar la fluctuación demográfica de las especies involucradas y correlacionarla con los factores ambientales.

## GLOSARIO

**Acido okadaico.** Principal promotor de envenenamiento diarreico.

**Aletas cingulares.** Proyecciones membranosas de los bordes de las placas precingulares y postcingulares en varios géneros de dinoflagelados.

**Aletas sulcales.** Proyecciones membranosas, en ocasiones estriadas y con costillas de los bordes de las placas hipotocales en los géneros *Dinophysis*, *Ornithocercus*, etc.

**Area periflagelar.** En los proroacentrales es la región constituida por varias placas diminutas y por los poros flagelar y apical, siendo este último por donde emergen ambos flagelos.

**Areola.** Unidad del patrón areolado.

**Areolado.** Ornamentación de la superficie de la valva semejante a un entramado o red.

**Banda Intercalar.** Línea de sutura entre dos placas.

**Bentónicos.** Organismos asociados al sedimento, o a animales, plantas o rocas de hábitos bentónicos.

**Brevetoxina.** Toxina responsable del envenenamiento neurotóxico.

**Ciguatera.** Padecimiento causado por varias toxinas producidas por dinoflagelados de los géneros *Gambierdiscus*, *Coolia* y *Ostreopsis* entre otros que al ser acumulados en la cadena trófica pueden llegar al hombre generando trastornos neurológicos, cardiovasculares y gastrointestinales.

**Ciguatoxina.** Principal toxina aislada como responsable de la ciguatera.

**Cingulum.** Canal que recorre transversalmente a la célula.

**Complejo del poro.** Placa apical de los goniaulacales. En la familia *Ostreopocidaceae* es un carácter taxonómico importante para la identificación de las especies pertenecientes a esta familia.

**Costilla.** Se refiere a cada uno de los radios que sostienen las aletas sulcales en el género *Dinophysis*.

**Desmokontes.** Dinoflagelados que presentan los flagelos insertados en posición anterior, básicamente, los Proroacentrales.

**Dinokontes.** Dinoflagelados que presentan la inserción de los flagelos en posición ventral.

**DSP.** Siglas en ingles de "Diarethic Shellfish Poisoning", o envenenamiento diarreico por consumo de mariscos.

**Eje antero-posterior.** Línea imaginaria que divide a la célula del polo apical al antapical.

**Epifitos.** Organismos que viven sobre otros organismos de origen vegetal sin alimentarse de ellos, en este caso sobre macroalgas o antofitas marinas.

**Epiteca.** Región de la célula anterior al cingulum.

**Espina apical.** Apéndice espiniforme asociado alguna de las placas apicales en los Proroacentrales.

**Gambiertoxina.** Toxina asociada a la ciguatera.

**Hipotoca.** Región de la célula posterior al cingulum.

**Longitud dorsoventral.**

**Marea roja.** Florecimiento monoespecífico de organismos microscópicos, principalmente dinoflagelados que debido a su densidad generan coloración en el mar.

**Microalgas.** Grupo microscópico de células tanto eucariontes como procariontes que presentan la capacidad de fotosintetizar.

**Mixohalino.** Ambiente caracterizado por presentar oscilaciones marcadas en sus valores de salinidad.

**Mucicistos.** Organelos encargados de secretar el mucus mediante el cual la célula se adhiere a otras plantas, o detritus.

**Neríticos.** Se refiere a los organismos con afinidad por los ambientes costeros o de la Plataforma Continental.

**Nomenclatura kofoidiana.** Sistema de clasificación de las placas de los dinoflagelados dinokontes tecados con fines de identificación taxonómica y filogenética

**NSP.** Siglas en inglés de “Neurotoxic Shellfish Poissoning”, o envenenamiento neurotóxico por consumo de mariscos.

**Pelágico.** Se refiere al ambiente tridimensional constituido por la columna de agua.

**Pirenoide.** Organelo que cumple la función de almacenar las sustancias de reserva.

**Poroide.** Cada una de las depresiones ovales sin perforación de las placas de los Procentrales.

**Poros de tricocistos.** Perforaciones por donde emergen los tricocistos, generalmente distribuidos con un patrón definido.

**PSP.** Siglas en inglés de “Paralithic Shellfish Poissoning”, o envenenamiento paralítico por consumo de mariscos.

**Saxitoxina.** Toxina responsable del Envenenamiento Paralítico.

**Teca.** Cubierta de celulosa compuestas por placas.

**Transdiámetro.** Longitud medida en la parte más ancha de la célula en vista ventral o apical.

**Valva.** Cada una de las placas mayores en los Procentrales y de la familia Dinophyceae.

**Vista ventral.** Porción de la célula donde es visible frontalmente el sulcus.

## BIBLIOGRAFIA

- Abé, T. H. 1967. The armoured dinoflagellata: II. Prorocentridae and Dinophysidae (A). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 14: 369-89
- Adachi, R. y Y. Fukuyo. 1979. The thecal structure of the marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera endemic area. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 45: 67-71
- Alam, M. I., C. P. Hsu y Y. Shimizu. 1979. Comparisons of toxins in three isolates of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 15: 106-110.
- Baden, D. J. 1983. Marine food borne dinoflagellate toxins. *Int. Rev. Cytol.* 82:99-151.
- Balech, E. 1967. Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de México y Caribe. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. B. Rivadavia.* Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat. Hidrobiología. 2: 77-126.
- Balech, E. 1971. Dinoflagelados y tintinidos del Golfo de México y Mar Caribe: Sus relaciones con el Atlántico Ecuatorial. Symposium on investigations and resources of the Caribbean Sea and adjacent regions. Paris 1971. pp 297-301.
- Balech, E. 1976a. Some Norwegian *Dinophysys* species (Dinoflagellata). *Sarsia.* 61: 75-94.
- Balech, E. 1976b. Notas sobre el género *Dinophysys* (Dinoflagellata). *Physis B. Aires (A).* 35: 183-193.
- Balech, E. 1980. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on cingular and sulcal plates. *An. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 7: 57-68
- Balech, E. 1985. A revision of *Pyrodinium bahamense* Plate (Dinoflagellata). *Rev. Paleobotany and Palinol.*, 45:17-34.
- Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr. Nº 1. Madrid. 310 p.
- Ballantine, D. L., A. T. Bardales, T. R. Tosteson, y H. D. Durst. 1985. Seasonal abundance of *Gambierdiscus toxicus* and *Ostreopsis* sp. in coastal waters of southwest Puerto Rico. Prod. 5th. Int. Coral Reef Congr. Tahiti. 4: 417-22.
- Ballantine, D. L., T. R., Tosteson, y A. T Bardales. 1988. Populations dynamic and toxicity of natural populations of benthic dinoflagellates in southwestern Puerto Rico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119: 201-12.
- Beales, R. W. 1976. A red tide in Brunei's coastal waters. *Brunei Mus. J.*, 3:167-182
- Besada, E. G., L. A. Loeblich, y A. R Loeblich III. 1982. Observations on tropical, benthic dinoflagellates, from endemic areas: *Coolia*, *Gambierdiscus* and *Ostreopsis*. *Bull. Mar. Sci.* 32: 723-35.
- Blanco-Blanco, M., S. Aguilar-Olguín y A. Morales-Blake. 1999. Caracterización de una marea roja en la Bhia de Manzanillo, Colima, México. In: *Mem. VIII Colacmar*, 17-21 oct. 1999. Univ. Nac. De Trujillo, Perú: 338-339

- Blasco, D. 1977. red tide in the upwelling region of Baja California. *Limnol. Oceanogr.* 22: 255-263.
- Böhm, A., 1931. Peridineen aus dem Persischen Golf und dem Golf von Oman. *Arch. Protistenkd.*, 74:188-197.
- Bomber, J. W., D. R. Norris y L. E. Mitchell. 1985. Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. II. Temporal, spatial and substrate heterogeneity of *Prorocentrum lima*. In: Toxic Dinoflagellates; Anderson, D. M., A. W. Whitw y D. G. Baden (eds.);Elsevier, New York; pp 45-50.
- Bomber, J. W., S. L. Morton, J. A. Babinchak, D. R. Norris y J. G. Morton. 1988. Epiphytic dinoflagellates of drift algae-another toxigenic community in the ciguatera food chain. *Bull. Mar. Sci.* 43: 204-214.
- Bomber, J. W., D. R. Tindall y D. M. Miller. 1989. Genetic variability in toxin potencies among seventeen clones of *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 25: 617-125.
- Buchanan, R. J. 1968. Studies at Oyster Bay in Jamaica, West Indies 4. Observations on the morphology and asexual cycle of *Pyrodinium bahamense* Plate. *J. Phycol.* 4:272-277.
- Buchanan, R. J. 1971. Studies at Oyster Bay in Jamaica, West Indies 5. Qualitative observations on the planktonic algae and protozoa. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 21: 914-937.
- Burns, D. A. and J. S. Mitchell. 1982. Dinoflagellates of the genus *Dinophysis* Ehreberg from New Zealand coastal waters. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 16: 289-298.
- Bütschli, O. 1885. Erster Band. Protozoa. In: Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Wissenschaftlich Dargestellt in Wort und Bild, pp. 865-1088. C. E. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig.
- Cabrera-Mancilla, E., C. Ramírez-Camarena, L. Muñoz-Cabrera y A. Monreal-Prado. 2000. Primer registro de *Gymnodinium catenatum* Graham (gymnodiniaceae) como causante de marea roja en la Bahía de Acapulco Gro, México. In: *Estudios sobre plancton en México y el Caribe*; Ríos-Jarero, E., E. Juárez-Carrillo, M. PérezPeña, E. López-Uriarte, E. G. Robles-Jarero, D. U. Hernández-Becerril y M. Silva-Briano (eds.): Sociedad Mexicana de Planctología y Universidad de Guadalajara: 85-86.
- Carlson, R. D. 1984. Distribution, periodicity and culture of benthic, epiphytic dinoflagellates in a ciguateric endemic regions of the Caribbean. Ph. D. Thesis, Southern Illinois University, Carbondale, 308 pp.
- Carranza-Edwards, A., M. Gutierrez-Estrada y R. Rodríguez-Torres. 1975. Unidades morfo-tectónicas continentales de las costas mexicanas. *An. Centro. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 2: 81-88.
- Cembella, A. D., J. J. Sullivan, G. L. Boyer, F. J. R. Taylor y R. J. Anderson. 1986. Variation in paralytic shellfish poison composition within the *Gonyaulax tamarensis/catenella* species complex: red tide dinoflagellates. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 311-323.
- Chow, A. B. y P. M. A. Bhattathiri. 1991. Observations of primary productivity in the Caribbean Sea off Jamaica and Belize; April 1990. *Caribb. Mar Stud.* 2: 61-68.



- Cienkowski, L. 1881. Otchet` o byelomorskoy ekskursii 1880 g. Sanktpeterburgskoe Obshchestvo Estestvoispytatelei. 12: 130-71.
- Cortés-Altamirano, R. 1987. Observaciones de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Ciencias Marinas*. 13:1-19.
- Cortés-Altamirano, R. y N. Pastén-Miranda. 1982a. Composición, abundancia y distribución del fitoplancton del estero de Urias, Sin., México. I. Periodo primaveral 1980. *Rev. Lat. Microbiol.* 24:103-114.
- Cortés-Altamirano, R. y N. Pastén-Miranda. 1982a. Composición, abundancia y distribución del fitoplancton del estero de Urias, Sin., México. II. Periodo de verano 1980. *Rev. Lat. Microbiol.* 24: 297-308.
- Cortés-Altamirano, R. y N. Pastén-Miranda. 1984. Composición, abundancia y distribución del fitoplancton del estero de Urias, Sin., México. *Rev. Lat. Microbiol.* 26: 353-363.
- Cortés-Altamirano, R y R. Núñez-Pastén. 1992. Doce años (1979-1990) de registros de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sin., México, 19: 113-121.
- Cortés-Altamirano, R y A. Núñez-Pastén. 2000. *Prorocentrum mexicanum* Tafall 1942 o sp. nov.?. In: *Estudios sobre plancton en México y el Caribe*; Ríos-Jarero, E., E. Juárez-Carrillo, M. PérezPeña, E. López-Uriarte, E. G. Robles-Jarero, D. U. Hernández-Becerril y M. Silva-Briano (eds.): Sociedad Mexicana de Planctología y Universidad de Guadalajara: 89-90.
- Cortés-Altamirano, R., D. U. Hernández-Becerril y R. Luna-Soria. 1995a. Evaluación y prevención de las mareas rojas en la Bahía de Mazatlán (1994), Sin., México. *Rev. Ciencias del Mar*. 14: 14-18.
- Cortés-Altamirano, R., F. A. Manrique y R. Luna-Soria. 1995b. Presencia de mareas rojas en la costa del Golfo de California. *Rev. Lat. Microbiol.* 37:
- Cortés-Altamirano, R., D. U. Hernández-Becerril y R. Luna-Soria. 1996. Red tides in México: a review. In: *Harmful Toxic Algal Blooms*; Yasumoto, T., Y. Oshima y Y. Fukuyo (eds.); Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 101-104.
- Cortés-Altamirano, R., L. Muñoz-Cabrera y O. Sotomayor-Navarro. 1993. Envenenamiento paralítico por mariscos (PSP) causado por el dinoflagelado *Pyrodinium bahamense* var. *Compressum* en la costa sureste de México. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nat. Autón. México*. 20: 43-54.
- Cortés-Altamirano, R., A. Núñez-Pastén y R. Alonso-Rodriguez. 2000. Primer registro de una marea roja debido a *Prorocentrum triestinum* (Dinophyceae: Prorocentraceae) y su variación anual en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. In: *Estudios sobre plancton en México y el Caribe*; Ríos-Jarero, E., E. Juárez-Carrillo, M. PérezPeña, E. López-Uriarte, E. G. Robles-Jarero, D. U. Hernández-Becerril y M. Silva-Briano (eds.): Sociedad Mexicana de Planctología y Universidad de Guadalajara: 87-88

- Dodge, J. D. 1975 The prorocentrales (Dinophyceae), II, revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 71: 103-125.
- Dodge, J. D. 1984. Dinoflagellate taxonomy. In: Dinoflagellates; Spector, D. L. (ed.). Orlando Academic Press: pp 17-42.
- Dodge, J. D. y B. T. Bibby. 1973. The Prorocentrales (Dinophyceae). I. A comparative account of fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviaella*. *Bot. J. Linn. Soc.* 67: 175-187.
- Faust, M. A. 1990. Morphologic details of six benthic species of *Prorocentrum* (Pyrrophyta) from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including two new species. *J. Phycol.* 26: 548-58.
- Faust, M. A. 1991. Morphology of ciguatera-causing *Prorocentrum lima* (Pyrrophyta) from widely differing sites. *J. Phycol.* 27:642-648.
- Faust, M. A. 1992. Observations on the morphology and sexual reproduction of *Coolia monotis* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 28:94-104.
- Faust, M. A. 1993a. *Prorocentrum belizeanum*, *Prorocentrum elegans* and *Prorocentrum caribbaeum*, three new benthic species (Dinophyceae) from mangrove island Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 29: 100-7
- Faust, M. A. 1993b. Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from a mangrove island Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 32: 410-8.
- Faust, M. A. 1993c. Surface morphology of the marine dinoflagellate *Sinophysis microcephalus* (Dinophyceae) from a mangrove island, Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 29:355-363.
- Faust, M. A. 1993d. Sexuality in a toxic dinoflagellate, *Prorocentrum lima*. In: *Toxic Phytoplankton blooms in the sea*; T. J. Smayda y Y. Shimizu, (eds). Elsevier Science Publishers B. V. 121-125.
- Faust, M. A. 1993e. Alternate sexual reproduction of *Prorocentrum lima* in culture. In: *Toxic Phytoplankton blooms in the sea*; T. J. Smayda y Y. Shimizu, (eds). Elsevier Science Publishers B. V. 115-120
- Faust, M. A. 1994. Three new species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Carrie Bow Cay, Belize: *P. sabulosum* sp. nov., *P. sculptile* sp. nov., and *P. arenarium* sp. nov. *J. Phycol.* 30: 755-63.
- Faust, A. M. 1995. Observations of sand-dwelling toxic dinoflagellates (Dinophyceae) from widely differing sites, including two new species. *J. Phycol.* 31: 996-1003.
- Faust, A. M. 1998. Morphology and life cycles events in *Pyrophacis steinii* (Schiller) Wall et Dale (Dinophyceae). *J. Phycol.* 34: 173-179.
- Faust, M. A. y E. Balech. 1993. A further study of marine benthic dinoflagellates from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including *Plagiodinium belizeanum* gen et sp. nov. *Phycologia* 37: 47-52.
- Faust, M. A., S. L. Morton, y J. P. Quod. 1996. Further SEM study of marine dinoflagellates: the genus *Ostreopsis* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 32: 1053-65.

- Faust, M. A. y S. L. Morton. 1995. Morphology and ecology of the marine dinoflagellate *Ostreopsis labens* sp. nov. (Dinophyceae). *J. Phycol.* 32: 669-675.
- Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A. S. Sarjeant, D. I. Wharton y G. L. Williams. 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. Micropaleontology special publication number 7. 351 p.
- Ferraz-Reyes, E., G. Reyes-Vásquez y I. Bruzual. 1979. Dinoflagellate blooms in the Gulf of Cariaco, Venezuela. *In: Toxic dinoflagellates blooms; Taylor, D. L. y H. H. Seliger (eds.) Elsevier North Holland. Inc., New York: 155-190.*
- Ferraz-Reyes, E., G. Reyes-Vásquez y A. La Barbera. 1985. Dinoflagellates of the genera *Gonyaulax* and *Protogonyaulax* in the Gulf of Cariaco, Venezuela. *In: Toxic Dinoflagellates; Anderson, D., A. White y D. Baden (eds.); Elsevier New York: 69-72.*
- Figueroa-Torres, M. G. 1990. Sistemática y distribución del género *Certium* Schrank 1973, en el sur del Golfo de México (feb.- dic. 1987). Tesis de Posgrado. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Fukuyo, Y. 1981a. Dinoflagellates in Sanriku coast, northern of Japan. I. *Prorocentrum*, *Dinophysis*, *Ceratium*. Akashiwo Kenyukai guide book, *Fishery Agency*. 2: 60 pp.
- Fukuyo, Y. 1981b. Taxonomical Study on benthic dinoflagellates collected in coral reefs. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 47: 967-78.
- Fukuyo, Y. Toyoda, Y. y S. Miyazaki. 1981. Dinoflagellates found in Sanriku coast. I. Genus *Dinophysis*. Atsuchi Marine Research Center Report. 7: 13-23.
- Gárate-Lizárraga, I. 1991. Análisis de una marea roja causada por *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehreberg, en la Bahía de Concepción Baja California Sur en febrero de 1989. *Rev. Inv. Cient.* 2: 35-43
- Gárate-Lizárraga, I. 1995. Mareas Rojas en Bahía Concepción, B. C. S., México. Boletín N° 40, Cicimar-IPN: 2pp.
- Gárate-Lizárraga, I., D. A. Siqueiros-Beltrones y C. A. Lechuga-Deveze. 1990. Estructura de las asociaciones microfitoplanctónicas de la región central del Golfo de California en el otoño de 1986. *Ciencias Marinas.* 16: 131-153.
- García, 1973. Modificaciones al sistema climático de Koppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). *Inst. Geogr. Univ. Nal. Autón. México.* 264 p.
- Gómez-Aguirre, S. 1996. Sucesión de microplancton después de un florecimiento de *Alexandrium peruvianus* (Dinoflagellata) en cultivo mixto. *In: Memorias I Reunión Internacional de Planctología y VIII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología*, 24-26 abril 1996, Pátzcuaro, Michoacán. p. 20.
- Gómez-Aguirre, S. 1998. First record of *Pyrodinium bahamense* (Dinoflagellata) in brackish waters of the Mexican Caribbean coast. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser Zool.* 69(1):121-123.

- Gómez-Aguirre, S. y S. Licea. 1997. Blooms of *Pyrodinium bahamense* (Dinophyceae) in coastal lagoons of the southern Gulf of Mexico and Mexican Caribbean. *In: Harmful Algae*; Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds). Vigo. España: 61-63.
- Gómez-Aguirre, S., S. Licea, R. Cortés-Altamirano y L. Campos. 1999. Perfil de una mancha de *Gymnodinium sanguineum* y *Ceratium furca* en Punta Eugenia, Baja California Sur en julio de 1996. *In: Mem. VIII Colacmar*, 17-21 oct. 1999. Univ. Nac. De Trujillo, Perú: 340-342.
- González-López, I. 1994. Microalgas planctónicas como indicadores biológicos de "El Niño" en el Golfo de California. *Rev. Inv. Cient., Ser. Cienc. del Mar, UABCS*. 16: 157-188
- González-López, I. y D. A. Siqueiros-Beltrones. 1990. Estructura de las asociaciones microfitoroplanctónicas en la región sur del Golfo de California, México, en primavera y verano de 1984. *Ciencias Marinas*. 16: 157-188.
- Grzebyk, D., Y. Sako, y B. Berland. 1998. Phylogenetic analysis of nine species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) inferred from DNA sequences, morphological comparisons, and description of *Prorocentrum panamensis*, sp. nov. *J. Phycol.* 34: 1055-1068.
- Guerra-Martínez, S. L. y M. A. Lara-Villa. Florecimiento de *Ceratium furca* (Peridinales: Ceratiaceae) en un ambiente salobre: Laguna de Sontecomapan, México.]
- Halim, Y. 1967. Dinoflagellates of the south-east Caribbean Sea (East Venezuela). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 52: 701-755.
- Hallegraeff, G. M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*. 32:79-99.
- Hallegraeff, G. M. y Y. A. N. Lucas. 1988. The marine dinoflagellate genus *Dinophysis* (Dinophyceae): photosynthetic, neritic and non-photosynthetic, oceanic species. *Phycologia*. 27: 25-42.
- Hernández-Becerril, D. U. 1987. Un caso de marea roja en el Golfo de California. *Rev. Lat. Microbiol.* 29: 171-174.
- Hernández-Becerril, D. U. 1988a. Planktonic dinoflagellates (except *Ceratium* and *Protoperdinium*) from the Gulf of California and off coasts of Baja California. *Bot. Mar.* 31: 423-435.
- Hernández-Becerril, D. U. 1988b. Observaciones de algunos dinoflagelados (Dinophyceae) del Pacífico Mexicano con microscopios fotónico y electrónico de barrido. *Inv. Pesq.* 52: 517-531.
- Hernández-Becerril, D. U. 1988c. Especies de fitoplancton tropical del Pacífico mexicano. II. Dinoflagelados y cianobacterias. *Rev. Lat. Microbiol.* 30: 187-196.
- Hernández-Becerril, D. U. 1989. Species of the dinoflagellate genus *Ceratium* Shrank (Dinophyceae) in the Gulf of California and off the coasts of Baja California. *Nova Hedw.* 48: 33-54.

- Hernández Becerril, D. U. 1991. *Protoperidinium* (Dinophyceae) species in the Gulf of California and off the coasts of Baja California. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 18: 77-88.
- Hernández-Becerril, D. U. 1992. *Dinophysis taylorii* sp. nov. y otros *Dinophysis* de Baja California, México (Dinophyceae). *Rev. Biol. Trop.* 40: 101-109
- Hernández-Becerril D.U. y N. Navarro. 1996. Thecate dinoflagellates (Dinophyceae) from Bahía Fosforescente, Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.* 44: 465-475.
- Hernández-Becerril, D. U., R. Cortés-Altamirano y R. Alonso. 2000. The dinoflagellate genus *Prorocentrum* along the coasts of the Mexican Pacific. *Hydrobiologia*. 418: 111-121.
- Holmes, M. J. 1998. *Gambierdiscus yasumotoi* sp. nov. (Dinophyceae), a toxic benthic dinoflagellate from southeastern Asia. *J. Phycol.* 34:661-668.
- Honsell, G. and L. Talarico. 1958. The importance of flagellar arrangement and insertion in the interpretation of the theca of *Prorocentrum* (Dinophyceae). *Bot. Mar.* 38: 15-21.
- Jhon, D. M. y C. A. Magss. 1997. Species problems in eukaryotic algae: a modern perspective. *In: Species: The units of biodiversity*. Claridge, M. F., H. A. Dawah y M. R. Wilson. (eds.) Chapman & Hall: 83-107.
- Jørgensen, E. 1923. Mediterranean Dinophysiaceae. Report on the Danish oceanographical expeditions 1908-10 to the Mediterranean and adjacent seas. II. *Biology*: 1-48.
- Kodama, M., T. Ogata. and S. Sato. 1988. Bacterial production of saxitoxin. *Agr. Biol. Chemistry*. 52: 1075-1077.
- Kodama, M., T. Ogata, S. Sato y S. Sakamoto. 1990. Possible association of marine bacteria with paralytic shellfish toxicity of bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61:203-206.
- Kofoid, C. A. y T. Skogsberg. 1928. The dinoflagellata: the Dinophysoidea. *Mem. Mus. Comparative Zoology of Harvard College*. 51: 1-766.
- La Barbera-Sánchez, A. 1984. Estudio taxonómico de los dinoflagelados del orden peridinales de la plataforma Nor-Oriental de Venezuela. Tesis de grado para optar al título Magister Scientiarum en Ciencias Marinas, Mención Biología Marina.
- La Barbera-Sánchez, A. 1989. Estudio de las mareas rojas en las Costa Oriental de Venezuela. Informe Técnico FONAIAP. Estación Experimental Sucre.
- La Barbera-Sánchez, A. 1993. Dinoflagelados de la región Nor-Oriental de Venezuela. Cumaná, Ven. FONAIAP-Centro de Investigaciones Agropecuarias del Estado de Sucre. 98 p. SERIE A.
- Lechuga-Devéze, C. y A. Sierra-Beltrán. 1995. Documented case of ciguatera on the Mexican Pacific coast. *Natural Toxins*, 3: 415-418.
- Licea, S., S. Gómez-Aguirre, R. Cortés-Altamirano y S. Gómez. 1999. Notas sobre algunos florecimientos algales de especies tóxicas en cinco localidades del pacífico mexicano (1996-1999). *In: Mem. VIII Colacmar*, 17-21 oct. 1999. Univ. Nac. De Trujillo, Perú: 335-337.

- Loeblich, A. R. III. 1970. The amphiesma or dinoflagellate cell covering. *Proc. N. Am. Paleont. Conv.* 1969. Part G, pp:867-929.
- Loeblich, A. R. III, J. L. Sherley y R. J. Schmidt. 1979. The correct position of flagelar insertion in *Prorocentrum* and description of *Prorocentrum rathymum* sp. nov. (Pyrrophyta). *J. Plankton Res.* 2: 113-120.
- López-Baluja L. y L. A. Vinogradova 1972. Fitoplancton de las aguas adyacentes al Archipiélago cubano. Serie Oceanológica N° 13, *Inst. Ocean. Acad. Cien. Cuba*; 24 pp.
- López-Baluja L. y L. A. Vinogradova 1974. Distribución del fitoplancton en la plataforma suroccidental de Cuba. Serie Oceanológica N° 24. *Inst. Ocean. Acad. Cien. Cuba.* 17 p.
- López-Baluja, L y N. Borrero-Agramonte. 1977. Lista de especies de algas unicelulares para las aguas de la Plataforma cubana. *Inst. Ocean, Acad. Cien. Cuba.* Informe Científico-Técnico N° 11. 20 pp.
- Macleán, J. L. 1973. Red tides and paralytic shellfish poisoning in Papua New Guinea. *Papua New Guinea Agric. J.*, 24: 234-254.
- Macleán, J. L. 1977. Observations on *Pyrodinium bahamense* Plate, a toxic dinoflagellate, in Papua New Guinea. *Limnol. Oceanog.* 22: 234-254
- Maranda, L., D. M. Anderson y Y. Shimizu. 1985. Comparison of toxicity between populations of *Gonyaulax tamarensis* of eastern North American waters. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 21: 401-410.
- Margalef, R. 1957. Fitoplancton de las costas de Puerto Rico. *Inv. Pesq.* 6: 39-52.
- Matzenauer, L. 1933. Die dinoflagellaten des Indischen Ozeans. *Bot. Arch.*, 35:473-510
- Mee, L. D., G. Díaz-González y M. Espinosa-Damián. 1986. Paralytic shellfish poisoning with *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific coast of México. *Mar. Environ Res.*, 19: 77-92.
- McLachlan, J. L., G. T. Boalch, y R. Jhan. 1997. Reinstement of the genus *Exuviaella* (Dinophyceae, Prorocentrophycidae) and assessment of *Prorocentrum lima*. *Phycologia*, 36: 38-46.
- Millán-Núñez, E. 1988. Marea roja en la Bahía de Los Angeles. *Ciencias Marinas.* 14: 51-55.
- Morales-Blake, A. D. U. Hernández-Becerril y C. Cavazos-Guerra. 2000. Registros de mareas rojas en la bahía de Manzanillo, Colima, México. *In: Estudios sobre plancton en México y el Caribe*; Ríos-Jarero, E., E. Juárez-Carrillo, M. PérezPeña, E. López-Uriarte, E. G. Robles-Jarero, D. U. Hernández-Becerril y M. Silva-Briano (eds.): Sociedad Mexicana de Planctología y Universidad de Guadalajara: 81-82
- Nakajima, I., Y. Oshima, y T. Yasumoto. 1981. Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 47: 1029-33.
- Norris, D. R. y L. D. Berner. 1970. Thecal morphology of selected species of *Dinophysis* (Dinoflagellata) from the Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* 15: 145-192.

- Nuñez-Vázquez, E. J., A. Almazán-Becerril, A. Heredia-Tapia, D. U. Hernández-Becerril, L. Troccoli-Ghinaglia, B. O. Arredondo-Vega, J. A. Vázquez-Castellanos y J. L. Ochoa. 2000. Incidencia del envenenamiento por ciguatera en México. *In: 4ª Reunion de Expertos en Envenenamiento por Animales Ponzofosos*; 30 y 31 de marzo, Cuernavaca, México.
- Osorio-Tafall, B. F. 1942. Notas sobre algunos dinoflagelados planctonicos de México, con descripción de nuevas especies. *Anales Esc. Nal. Cien. Biol.* 2:435-450.
- Pierce, R. H., M. S. Henry, L. S. Proffitt y P. A. Hassbrouck. 1990. Red tide toxin (brevetoxin) a enrichment in marine aerosol. *In: Toxic Marine Phytoplankton*; Graneli, E., B. Sundstrom, L. Edler y D. M. Anderson (eds.) Elsevier, New York, pp 397-402.
- Rajendran, M., M. D. Kumar, A. A. Khan, D. Knight, A. O'Reilly, I. Chang Yen, A.B. Wagh, y B. N. Desai. 1991. Some aspects of nutrient chemistry of the Caribbean Sea. *Caribb. Mar. Stud.* 2: 81-86.
- Reyes-Vásquez, G., E. Ferraz-Reyes y E. Vásquez. 1979. Toxic dinoflagellates blooms in northeastern Venezuela during 1977. *In: Toxic Dinoflagellates blooms*; Taylor, D. L. y H. H. Seliger (eds.) Inc. New York: 191-194.
- Reyes-Vásquez, G., E. Ferraz-Reyes, F. Troconis y La Barbera-Sánchez. 1991. Ocurrance of *Pyrodinium bahamense* in Venezuela coastal waters. *Rev. Intern. D'Oceanogr. Médicale. CERBOM.* 104: 127-132.
- Schiller, J. 1933. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. Part I. *In: Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz Zehnter Band, Flagellata, Dritte Abteilung. Akademische Verlagsgesellschaft M. B. H. Leipzig.* 617 pp.
- Schiller, J. 1937. Dinoflagellate. *In: L. Rabenhorst (Ed.) Kryptogamen flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 10(3).* Akad. Verlag Leipzig, 589 p.
- Schmidt, R. J. y A. R. Loeblich III. 1979. Distribution of paralytic shellfish poison among Pyrrophyta. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 59: 479-487.
- Schütt, F. 1985. Die peridineen der plankton expedition. *Ergebn. Plankt. Exped. Humboldt-Striftung.* 4: 1-171.
- Silva, S. E. 1990. Intracellular bacteria: the origin of dinoflagellate toxicity. *Journal of Enviromental Pathology, Toxicology and Oncology.* 10: 124-128.
- Smayda, J. T. 1993. Flagellates and their blooms in the sea: Trygve Braarud's contributions to our knowledge. *In: Toxic phytoplankton blooms in the sea*; Smayda T. J. y Y. Shimizu (eds.); Elsevier Science Publishers B. V.: 3-11.
- Soto-Cadena, J. P. y M. E. Zamudio Resendiz. 1999. Distribución de algunas especies del género *Ceratium* Schrank en la costa oeste del Golfo de México (abril y noviembre de 1990). *In: Mem. VIII Colacmar, 17-21 oct. 1999. Univ. Nac. De Trujillo, Perú:* 329-331.

- Sotomayor-Navarro, O. 1992. Desarrollo de la marea roja tóxica producida por *Pyrodinium bahamense* en el Golfo de Tehuantepec, México, 1989-1990. *In: Memorias IX congreso Nacional de Oceanografía*
- Sournia, A. 1986. Atlas du phytoplancton marin. I. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 216 pp.
- Steidinger, K. A. 1983. A re-evaluation of toxic dinoflagellates biology and ecology. *In: Progress in Phycological Research*; Round, F. E. y Chapman, D. J. (eds), 2:147-188.
- Steidinger, K. A., Tester, L. S. and F. J. R. Taylor. 1980. A redescription of *Pyrodinium bahamense* var. *compressa* Böhm stat. nov. From Pacific red tides. *Phycologia*. 19: 235-238.
- Stein, E. R. 1883. Der Organismus der Infusionsthier nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. III. Abteilung, II. Hälfte. Die Naturgeschichte der arthrodelen Flagellaten. 3(2), 30 pp.
- Tai, L. S., and T. Skogsberg. 1934. Studies on the Dinophysoidae, marine armoured dinoflagellates of Monterey Bay, California. *Arch. Protistenkunde*, 82: 380-482.
- Taylor, F. J. R. 1976 Dinoflagellates from the international Indian Ocean expedition. *Bibl. Bot.*, 132. 132. p
- Taylor, F. J. R. 1980. On dinoflagellate evolution. *BioSystems*, 13:65-108.
- Taylor, F. J. R. 1993. The species problem and its impact on harmful phytoplankton studies. *In: Toxic Phytoplankton blooms in the sea*; Smayda, T. Y. y Y. Shimizu (eds.) Elsevier Science Publishers: 81-86
- Turrubiates-Morales, J. R. 1994. Registro de *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka 1922, en la marea roja observada en bahía Tortugas, B. C. S., durante abril-agosto de 1991. *In: Memorias IX Simposio internacional de Biología Marina* junio 1992; D. A. Siqueiros-Beltrones (ed); Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B. C. S., México: 81-85.
- Wall, D. y B. Dale. 1969. The "hystrichosphaerid" resting spore of the dinoflagellate *Pyrodinium bahamense* Plate, 1906. *J. Phycol.* 5: 140-149.
- Wood, E. J. F. 1968. Dinoflagellates of the Caribbean Sea and adjacent areas. University of Miami Press. 143 p.
- Wood, E. J. F. 1971. Symposium on Investigations and resources of the Caribbean Sea and adjacent regions. UNESCO, Paris. pp. 399-410.
- Worth, G. K., J. L. Maclean y M. J. Price. 1975. Paralytic shellfish poisoning in Papua New Guinea, 1972. *Pac. Sci.* 29: 1-5.
- Yasumoto, T., I. Nakajima, R. Bagnis, y R. Adachi. 1977. Finding a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 43: 1021-1026.



- Yasumoto, T., Inoue, A., Bagnis, R. y M. Garcon. 1979. Ecological survey on a dinoflagellate responsible for ciguatera. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 45: 395-399.
- Yasumoto, T., A. Inoue, O. Tadashi., K. Fujimoto, Y. Oshima, Y. Fukuyo, R. Adachi y R. Bagnis. 1980. Enviromental studies on a toxic dinoflagellate responsible for ciguatera. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 46: 1397-1404.
- Zardoya, R., Costas, E., López-Rodas, V., Garrido-Pertierra, A. and J. M. Bautista. 1995. Revised dinoflagellate phylogenia inferred from molecular analysis of large-subunit ribosomal RNA gene sequences. *J. Mol. Evol.* 41: 637-45.
- Zhou, L. y L. Fritz. 1993. Ultrastructure of two toxic marine dinoflagellates, *Prorocentrum lima* and *Prorocentrum maculosum*. *Phycologia* 32: 444-450.

Tabla 1. Datos de la muestra utilizadas durante este análisis

	Muestra	Fecha	Localidad	Coordenadas	T (C)	S (ppm)
1	7PM3	10-07-90	Puerto Morelos			
2	9PM5	10-07-90	Puerto Morelos			
3	16MA3	27-09-90	Mahaual			
4	18MA5	27-09-90	Mahaual			
5	19HB3	21-05-91	Holbox	21 33.90' N 87 25.07' O		
6	30XK3	09-11-90	Xcalak			
7	32YK1	24-02-91	Yalkú			
8	36BA6	07-03-91	Bahía de la Ascensión			
9	39BA9	07-03-91	Bahía de la Ascensión			
10	41PI1	30-04-91	Punta Cancún- Isla Mujeres	21 09.70' N 86 45.00' O		
11	44PI4	30-04-91	Punta Cancún- Isla Mujeres	21 09.77' N 86 43.95' O		
12	45PH1	03-10-91	Punta Herrero			
13	E1	15-11-96	Laguna Campechén	20 05.00' N 87 28.86' O	25.1	6
14	E2	15-11-96	Laguna Campechén	20 01.71' N 87 29.06' O	26.4	6
15	E3	15-11-96	Boca Paila	20 00.42' N 87 28.80' O	26.9	8
16	E4	15-11-96	Boca Paila	19 58.21' N 87 28.57' O	27.8	8
17	E5	15-11-96	Laguna Catoche	19 54.53' N 87 26.59' O	28.3	10
18	E6	15-11-96	Laguna Sandaldi	19 51.24' N 87 27.27' O	28.8	15
19	E7	15-11-96	Punta Gorda	19 50.00' N 87 27.00' O	27.3	22
20	E8	20-11-97	Santa Julia			
21	E9	20-11-97	Punta Allen			

Tabla 2. Presencia de las especies en los diferentes sitios de muestreo. Los números 1, 2 y 3 describen la abundancia relativa de acuerdo a la convención explicada en el texto.

Muestra	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	2	
<b>Taxón</b>																						
<i>Gambierdiscus belizeanus</i> Faust, 1995	1																					
<i>Gambierdiscus toxicus</i> Adachi et Fukuyo 1979	2	2				2	2			2	1										2	
<i>Gambierdiscus yasumotoi</i> Holmes, 1998																		1				
<i>Dinophysis doryphorum</i> (Stein) Abe												1										
<i>Dinophysis hastata</i> Stein, 1883												1										
<i>Dinophysis rotundata</i> Stein, 1883	1											1										
<i>Dinophysis</i> sp.																	2	2				
<i>Prorocentrum caribbaeum</i> Faust, 1993	1																				1	
<i>Prorocentrum gracile</i> Schüt,																						
<i>Prorocentrum lima</i> (Erhemberg) Dodge, 1975		1					2														2	
<i>Prorocentrum mexicanum</i> Osorio, 1942	2	1	1			1				1	1					1	3				2	
<i>Prorocentrum reutzlerianum</i> Faust, 1990																					1	
<i>Prorocentrum robustum</i>																					1	
<i>Prorocentrum</i> sp.																					1	
<i>Prorocentrum</i> (complejo)	2					2				1	1					2	2	2			1	
<i>Pyrodinium bahamense</i> Plate, 1906	2				2				1					2		1	2	3	2	2	3	

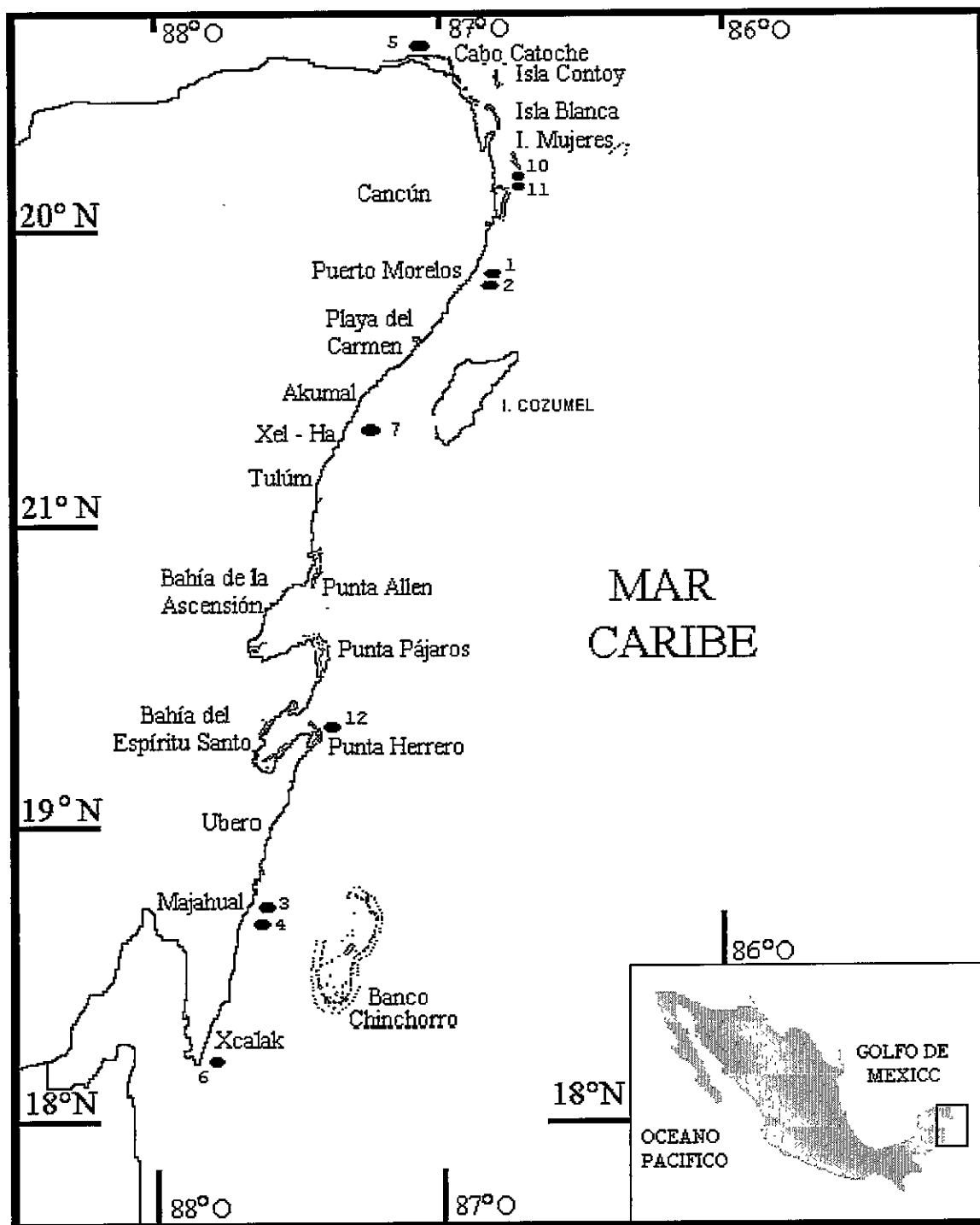


Figura 1. Area de estudio. Los óvalos sombreados indican la localización de las muestras. El número que aparece a continuación en cada una de ellas es el mismo número consecutivo que identifica a cada estación según la tabla 1.

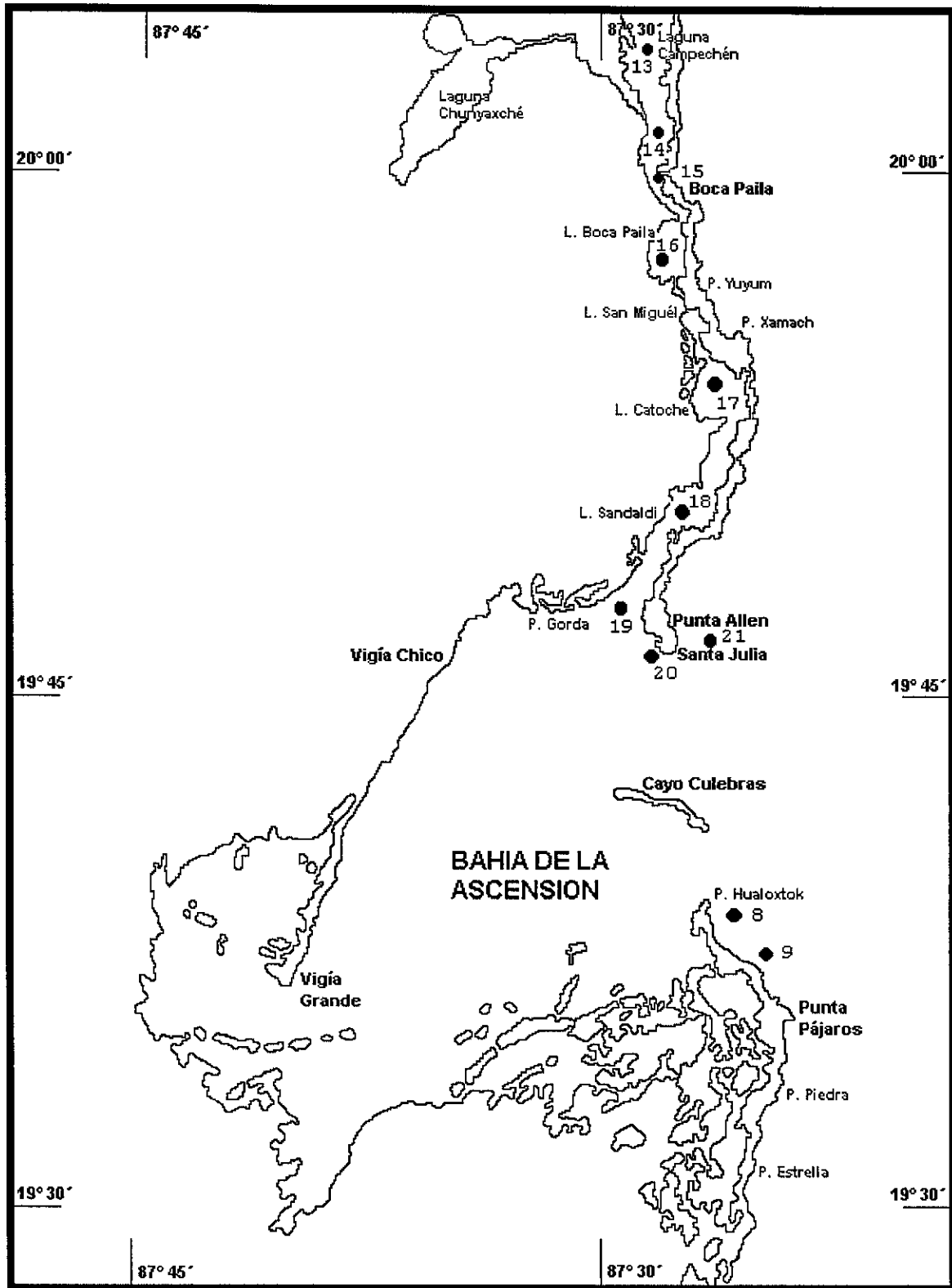


Figura 2. Sitios de muestreo en la zona de la Bahía de la Ascension dentro de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka' an. Los círculos negros representan las estaciones de muestreo y el número consecutivo con el que se identifican las estaciones en la tabla 1.

## **LÁMINA 1.**

Figuras 3 y 4. *Gambierdiscus belizeanus*.

Figura 3. Detalle del poro apical.

Figura 4. Vista lateral. Se destaca la posición del poro apical (flecha) y la estructura de la aleta sulcal (cabeza de flecha).

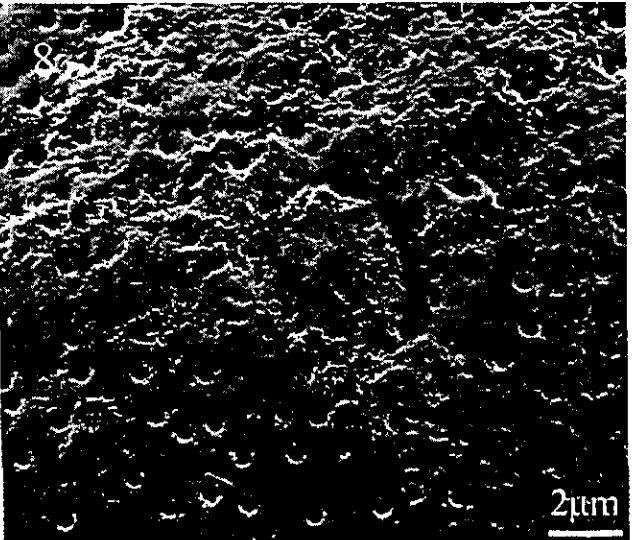
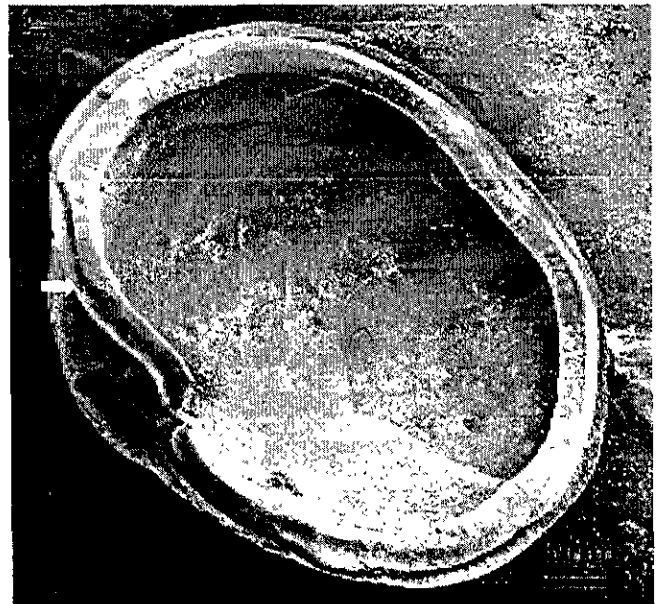
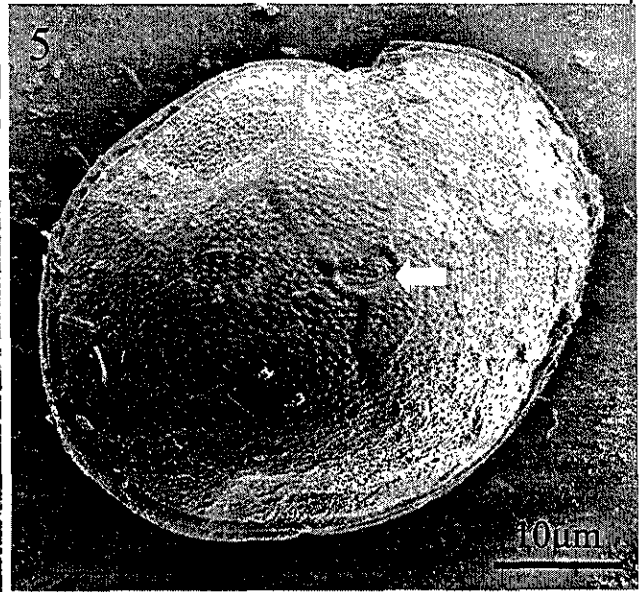
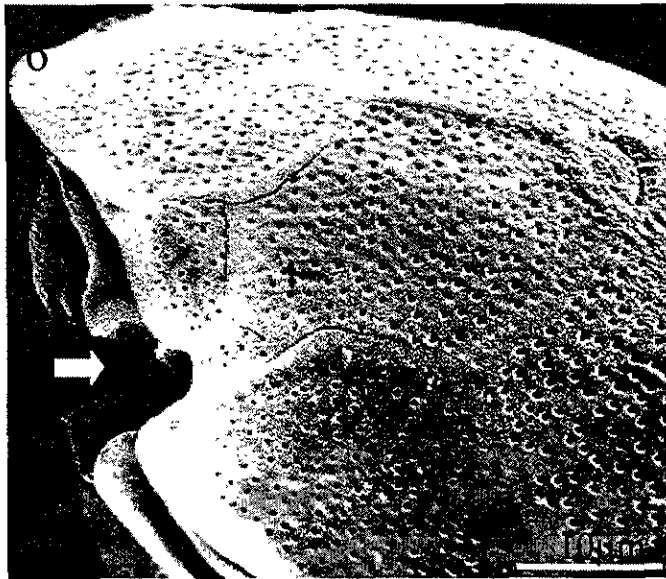
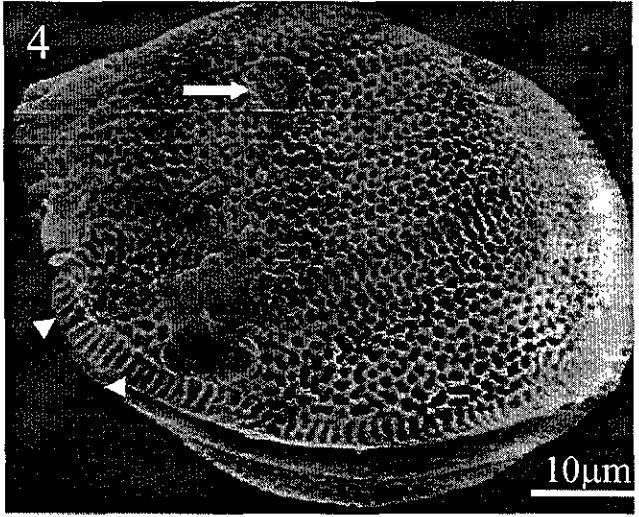
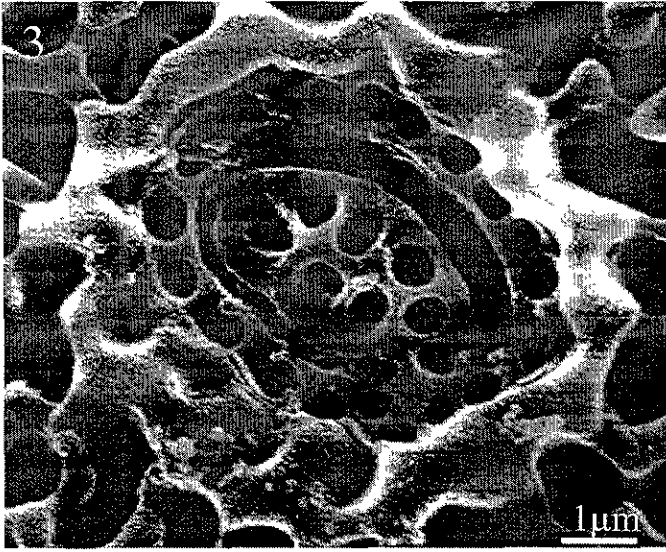
Figuras 5-8. *Gambierdiscus toxicus*

Figura 5. Vista apical de mostrando la posición del poro apical (flecha)

Figura 6. Acercamiento a la región sulcal.

Figura 7. Vista interna de la epivalva. La flecha hece notar la excavación del cingulum.

Figura 8. Detalle del poro apical.



## **LAMINA 2.**

Figuras 9-14. *Gambierdiscus yasumotoi*

Figura 9. Vista lateral derecha

Figura 10. Detalle del poro apical

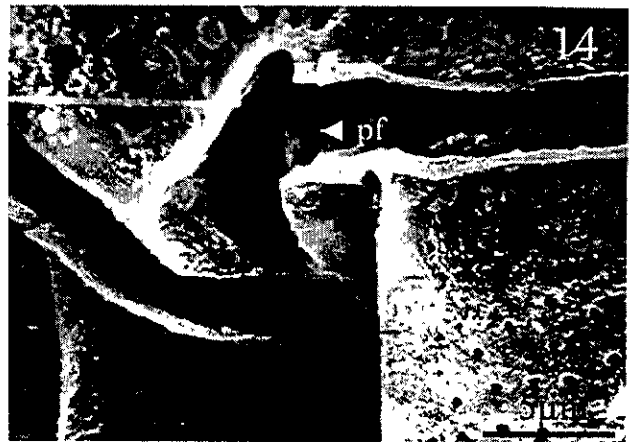
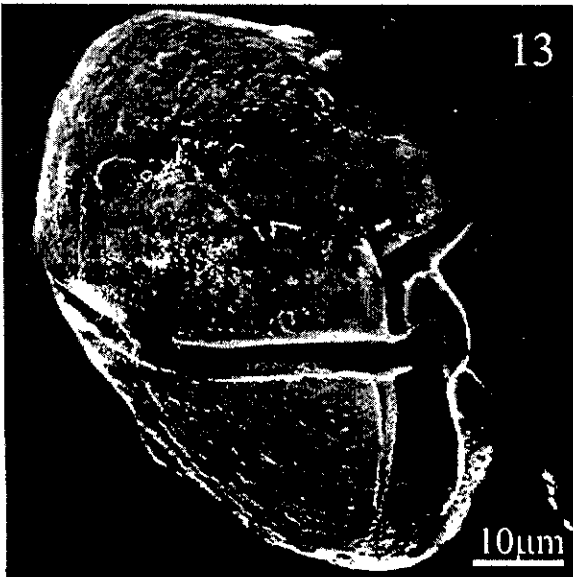
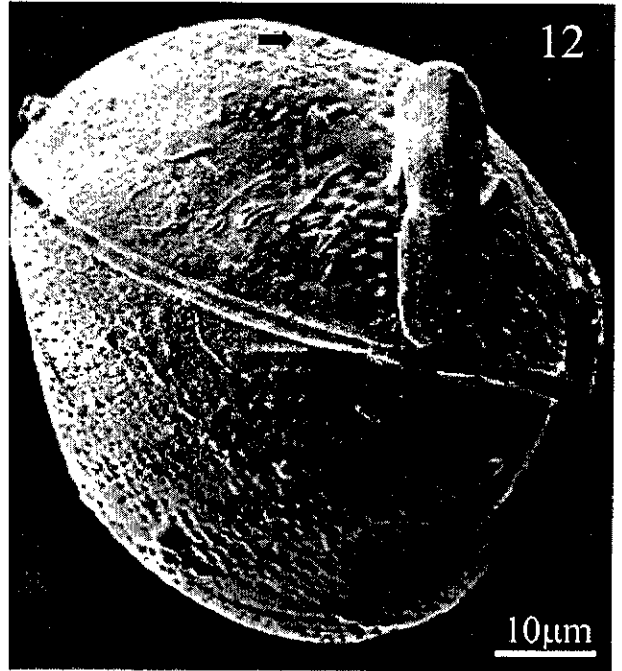
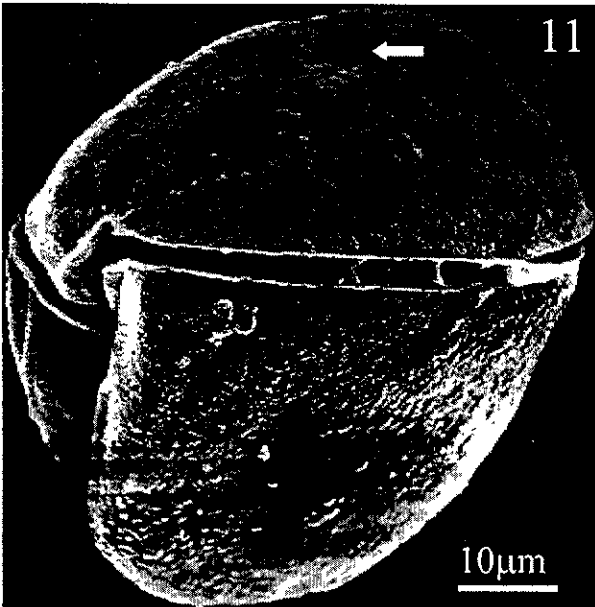
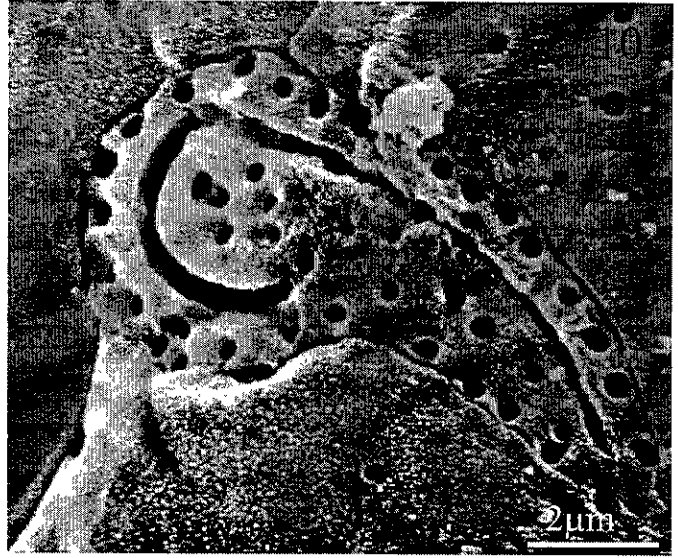
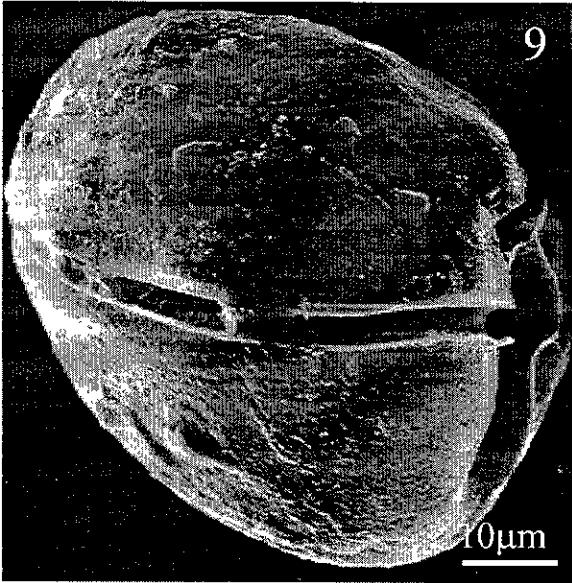
Figura 11. Vista lateral izquierda. La flecha señala la posición del poro apical sobre la epivalva.

Figura 12. Vista lateral derecha.

Figura 13. Vista frontal que muestra el excavamiento del sulcus y el cingulum ascendente.

Figura 14. Acercamiento del cingulum. Es posible notar el poro flagelar.





#### **LAMINA 4.**

Figura 21. *Dinophysis doriphora*. En la fotografía se aprecia el apéndice espiniforme (flecha gruesa), la sutura sagital (flecha blanca pequeña), y los radios de la aleta sulcal izquierda (flechas negras)

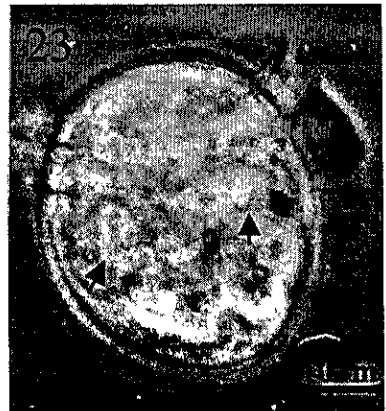
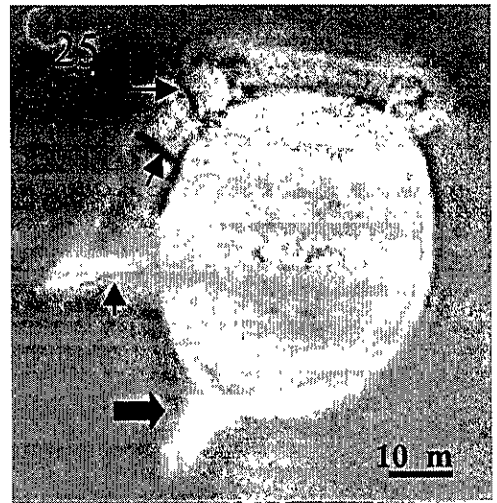
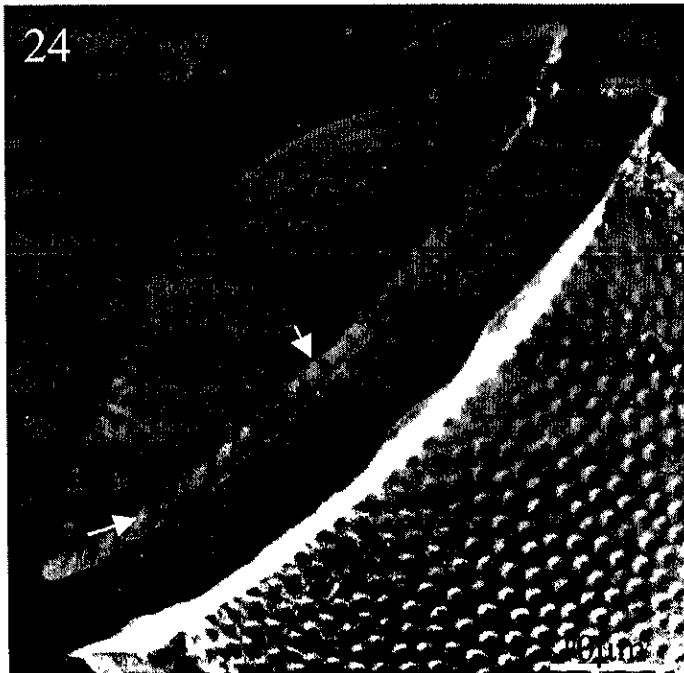
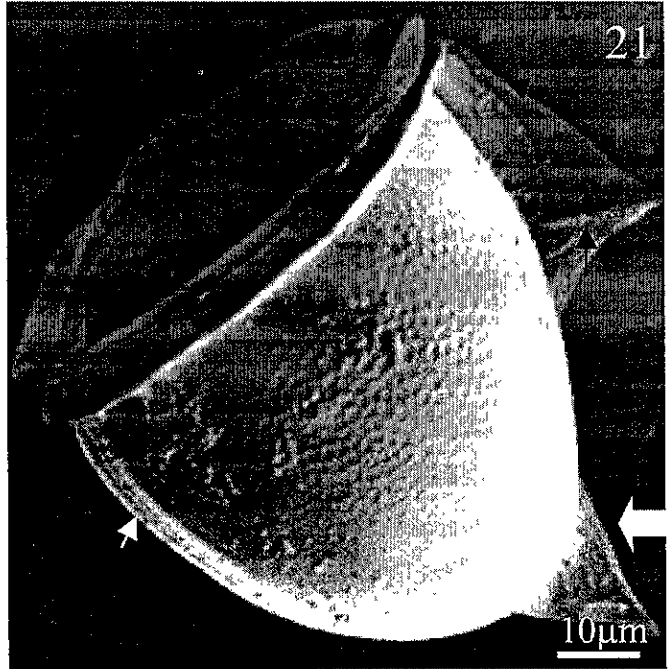
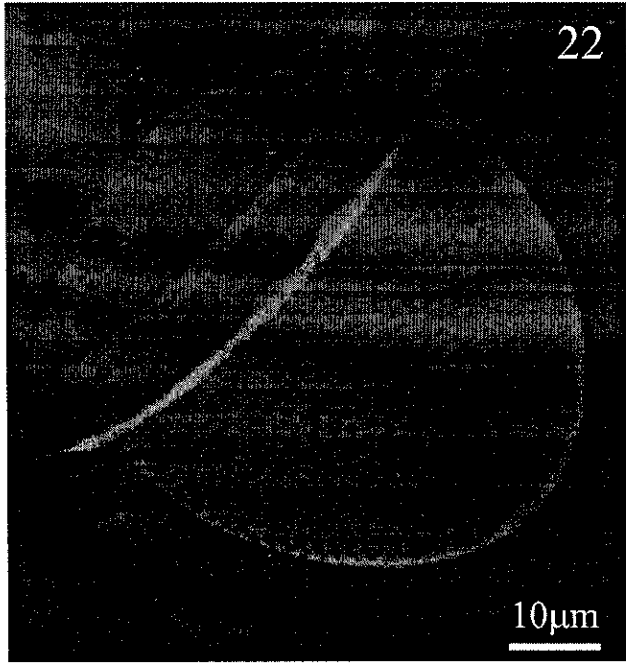
Figura 22-24. *Dinophysis rotundata*

Figura 22. Vista lateral MEB.

Figura 23. Vista lateral ML. En el protoplasma son visibles algunas vacuolas alimenticias (flechas).

Figura 24. Detalle de la epivalva mostrando los radios de la alea precingular.

Figura 25. *Dinophysis hastata*. Las flechas delgadas señalan las costillas de la aleta sulcal izquierda, mientras la flecha ancha destaca el apéndice espiniforme.



## **LAMINA 5**

Figuras 26-33. *Dinophysis* sp

Figura 26. Vista lateral izquierda

Figura 27. Vista lateral derecha

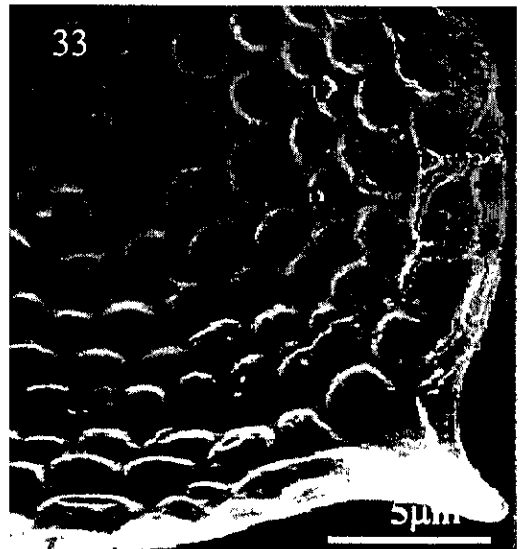
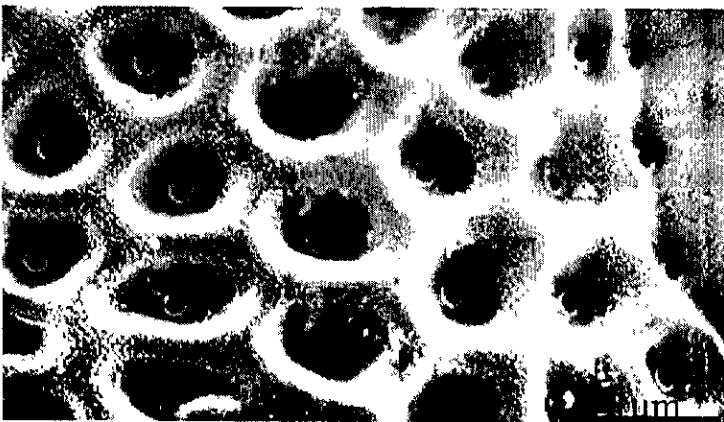
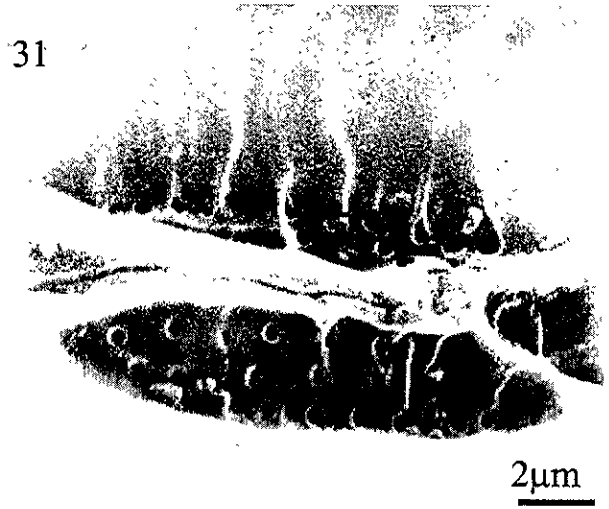
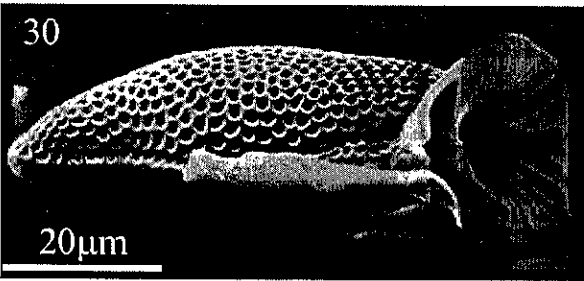
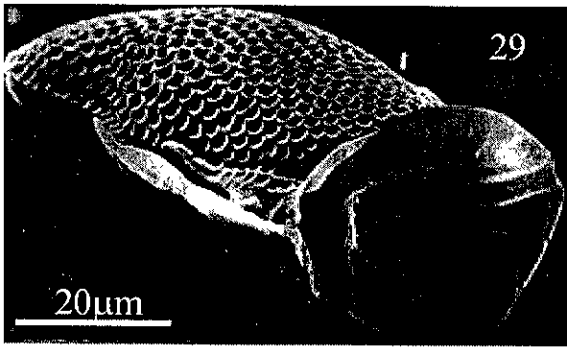
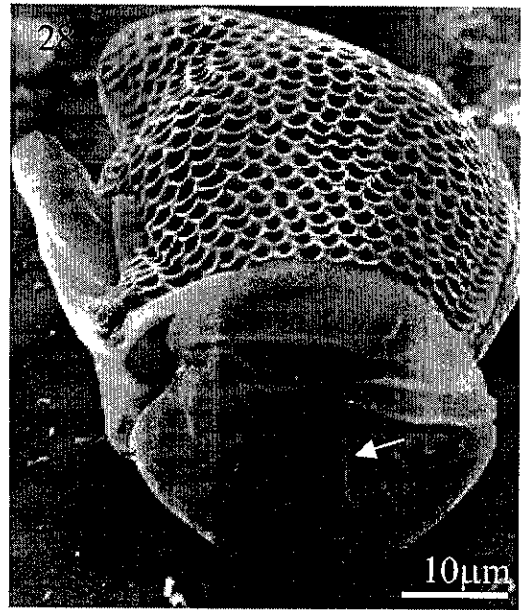
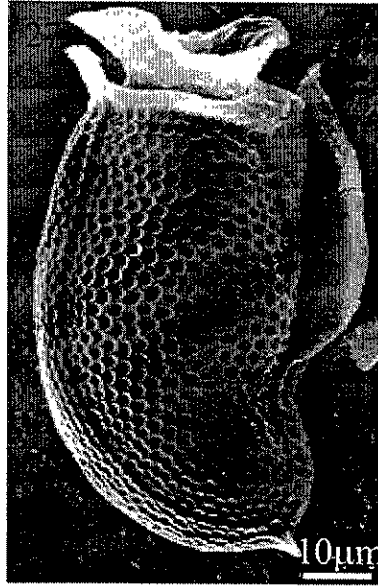
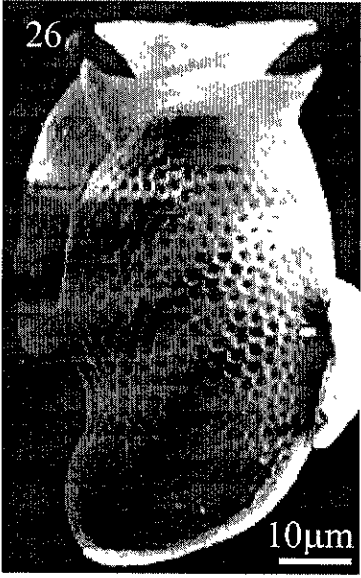
Figura 28. Vista apical donde son visibles los radios de la aleta precingular.

Figuras 29 y 30. Vista ventral de la especie mostrando la compresión lateral.

Figura 31. Placas epitecales.

Figura 32. Detalle del patrón areolar.

Figura 33. Algunas células presentan una espina pequeña en la región antapical.



## LAMINA 7.

Figuras 38-43. *Prorocentrum gracile*.

Figura 38. Valva derecha.

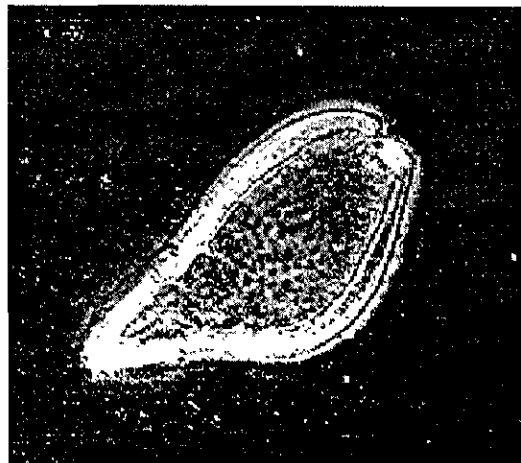
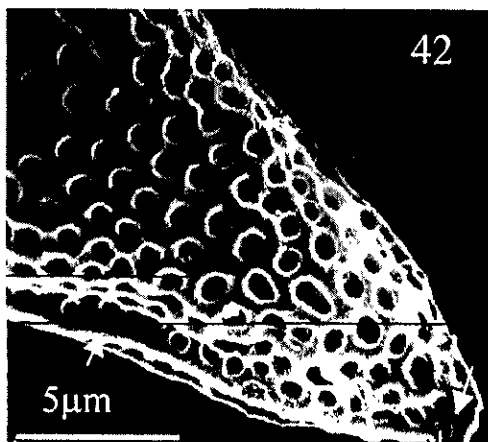
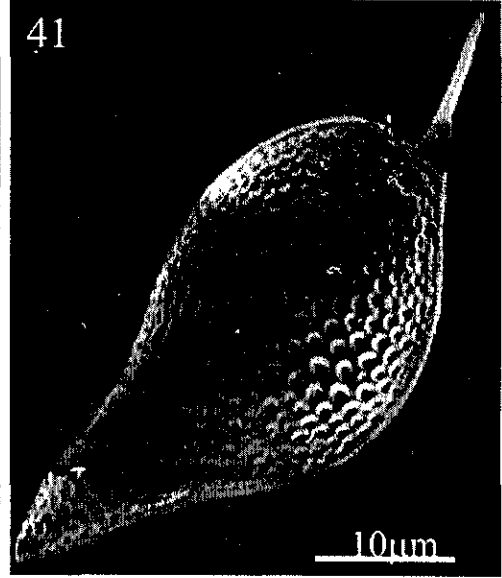
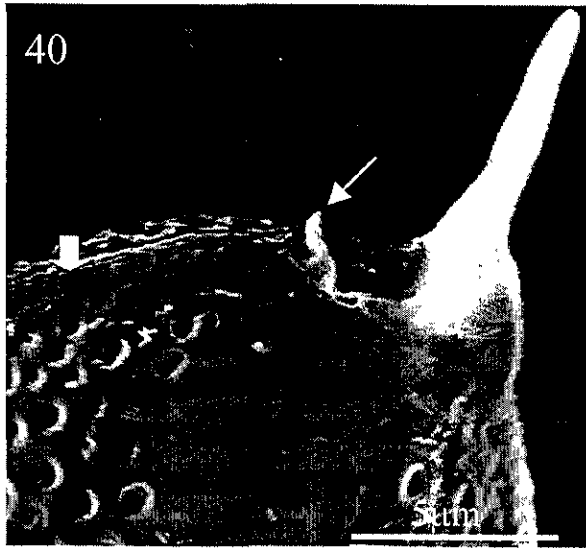
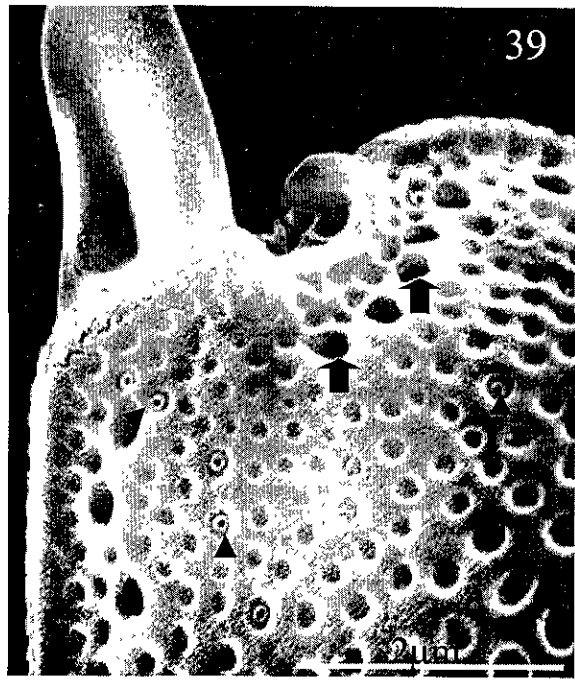
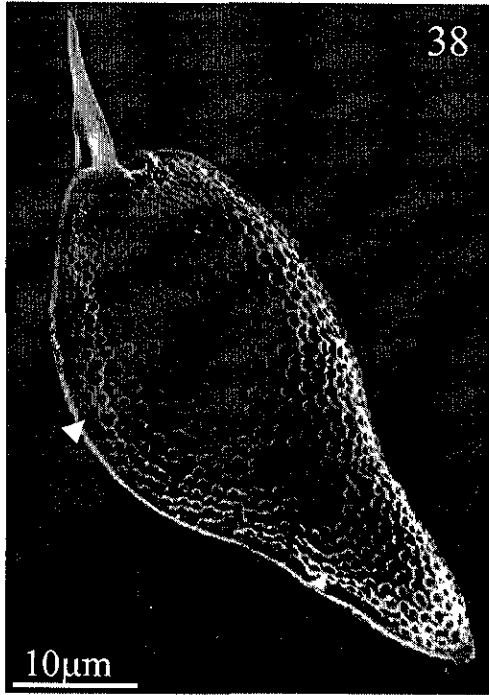
Figura 39. Detalle del zona que rodea al área periflagelar. Existen tres tipos ornamentación valvar: poroides, poros primarios de tricocistos (flechas gruesas) y poros secundarios más pequeños que los últimos (cabezas de flecha).

Figura 40. La banda intercalar muestra una escultura conformada por estrías perpendiculares a la línea de sutura, aún cuando no es visible esta arquitectura en otras células (fig. 42).

Figura 41. Valva izquierda.

Figura 42. Zona antapical. La línea de sutura se ensancha como resultado del crecimiento de las valvas (flechas).

Figura 43. Valva izquierda en microscopía de luz.



## LAMINA 8.

Figura 44. *Prorocentrum robustum*.

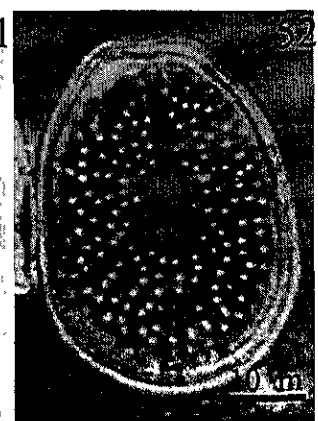
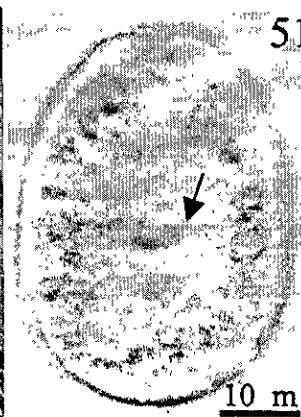
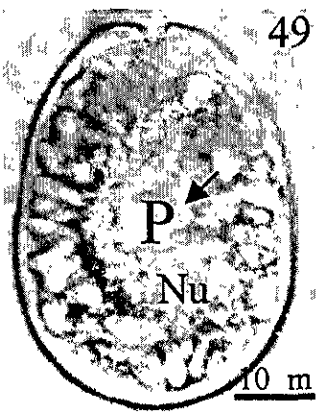
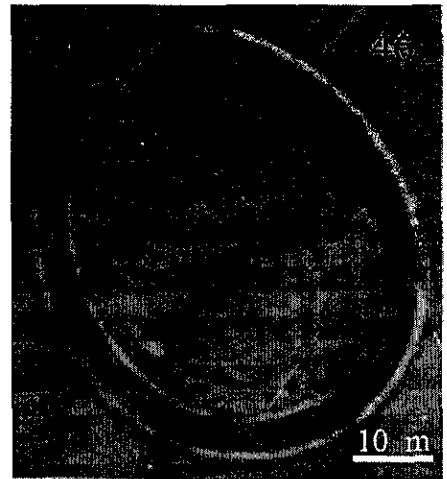
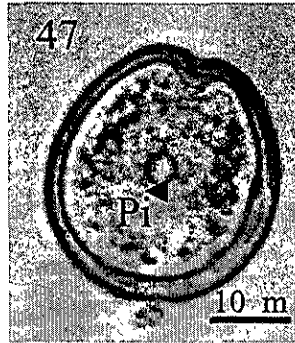
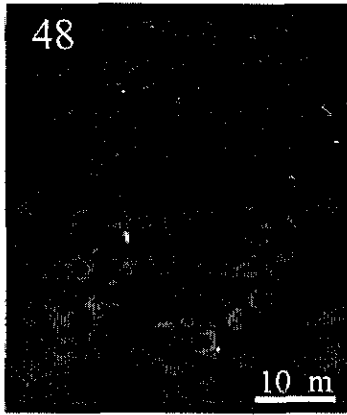
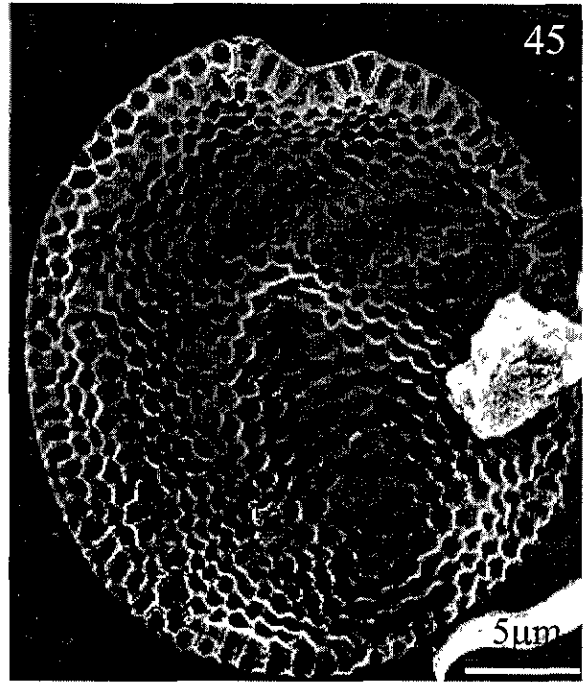
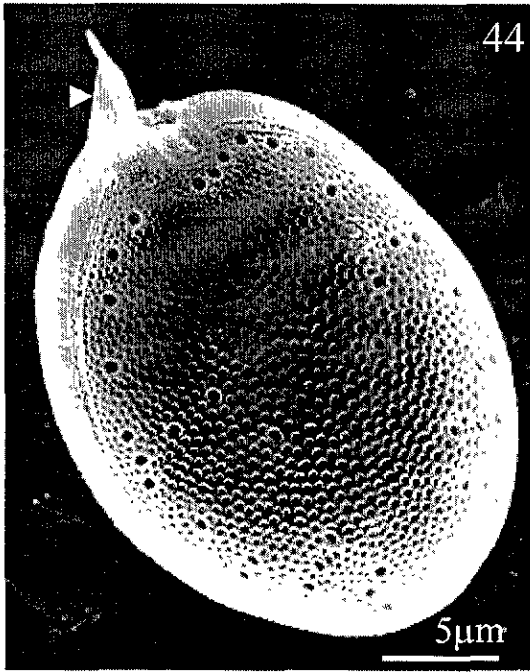
Figuras 45-47. *Prorocentrum reutzlarianum*

Figura 45. Patrón areolar de la valva.

Figuras 46 y 47. Fotografías de luz en 100x y 40x. En la fig. 47 es posible observar el pirenoide (cabeza de flecha).

Figuras 48-52. Variación morfológica de *Prorocentrum lima*.





## LAMINA 9.

Figuras 53-58. *Prorocentrum mexicanum*.

Figura 53. Valva izquierda donde es notorio el arreglo de los poros de tricocistos.

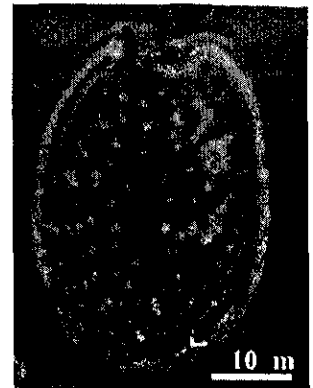
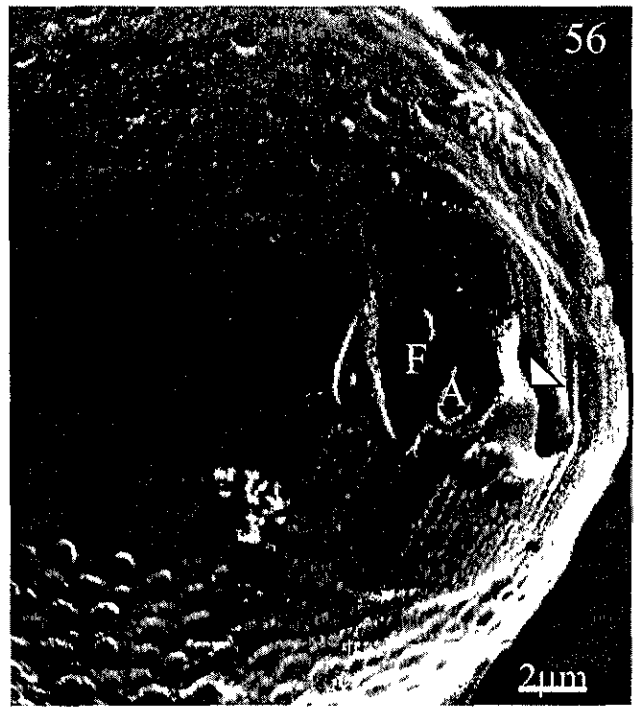
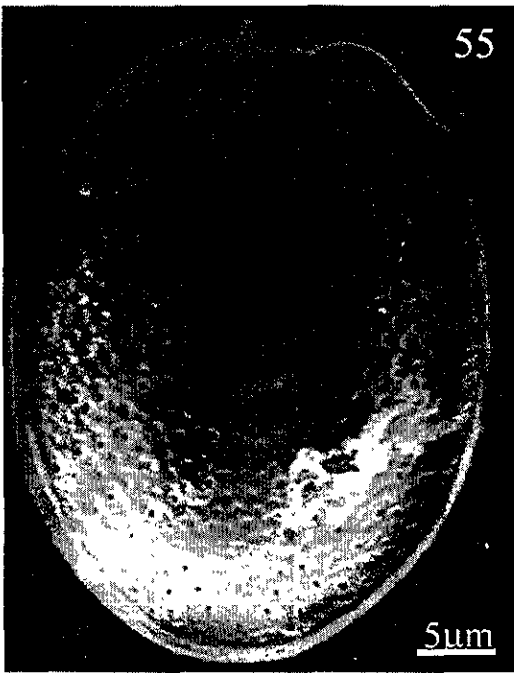
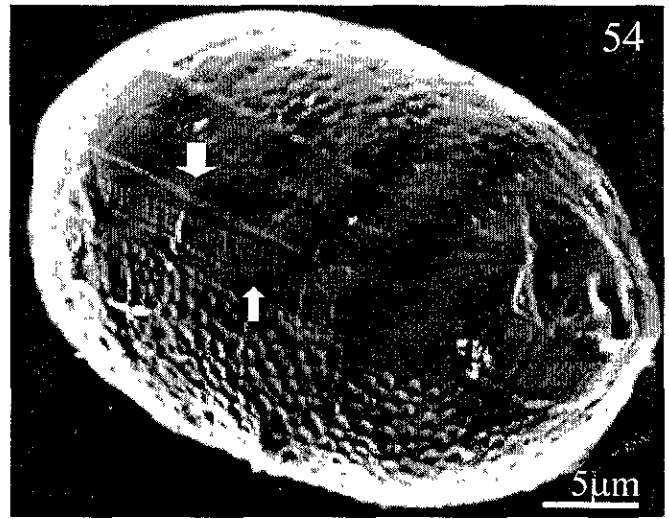
Figura 34. Vista lateral que muestra la forma lenticular de la célula y la escultura de la banda intercalar (flechas).

Figura 55. Valva derecha. En esta vista es posible ver el área periflagelar.

Figura 56. Detalle de el área periflagelar exhibiendo los poros apical (A) y flagelar (F) además de la aleta apical.

Figura 57. Estructura de la aleta apical.

Figura 58. Valva derecha en microscopía de luz (40x).



## LAMINA 10

Figuras 59- 63. *Prorocentrum* sp.

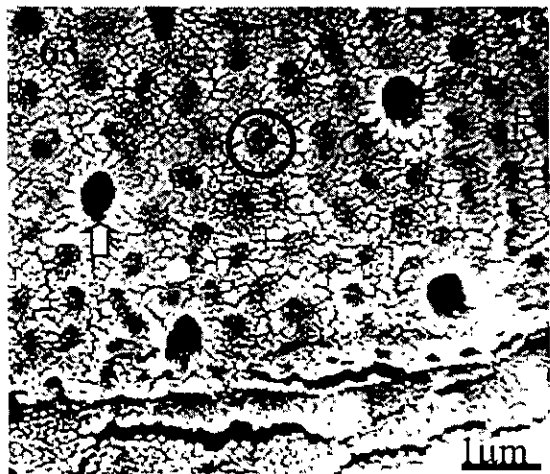
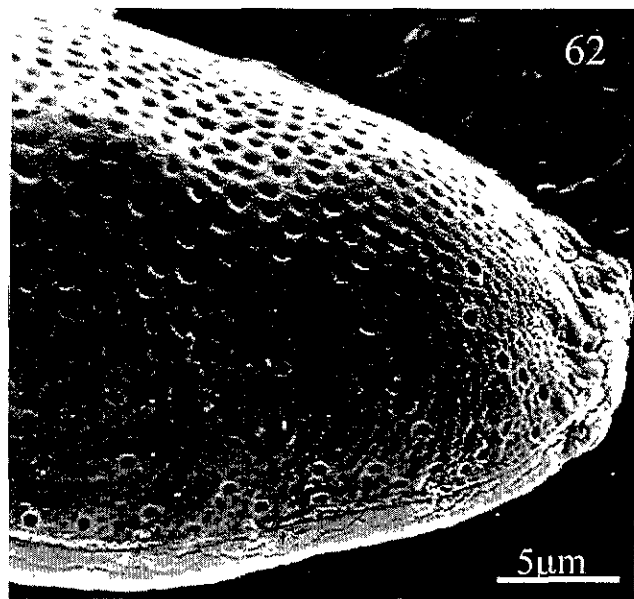
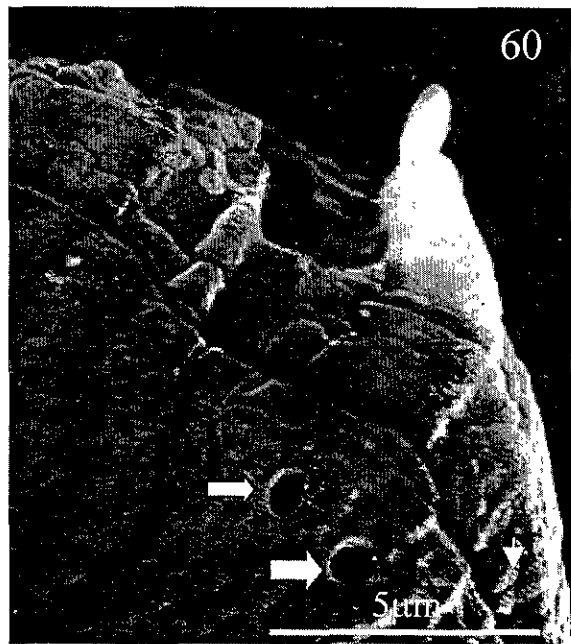
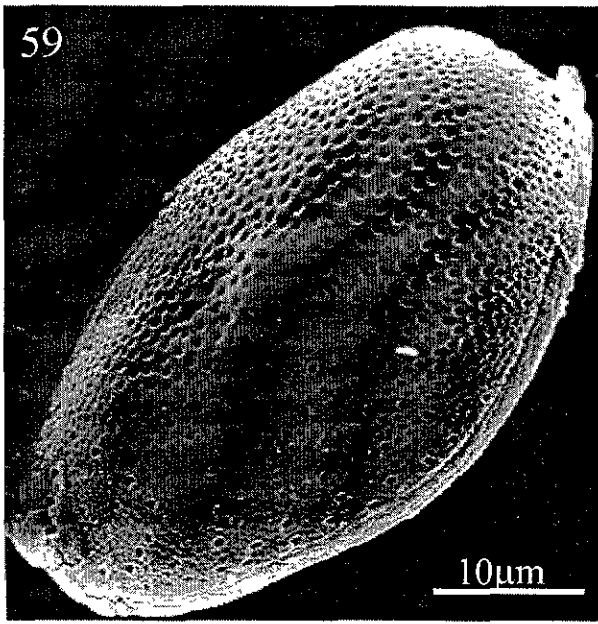
Figuras 59 y 61. Valva derecha. Se observa la disposición de los poros de tricocistos.

Figura 60. Detalle del área periflagelar. Esta es reducida y presenta en su margen derecho una aleta apical. En esta fotografía se destacan con flechas los poros de tricocistos.

Figura 62. Acercamiento de la zona antapical de la célula.

Figura 63. Detalle de la ornamentación de la valva constituida por poroides, Poros de tricocistos (flecha) y poros secundarios más pequeños que los últimos (círculo).

Figuras 64 y 64. Microscopía de luz en campo claro y contraste de fases.



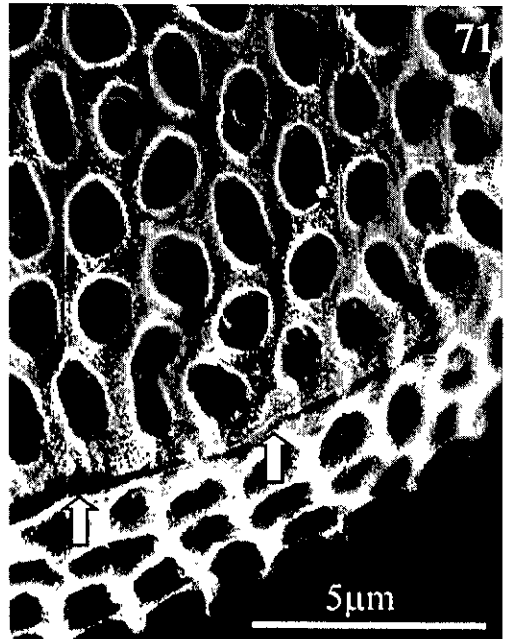
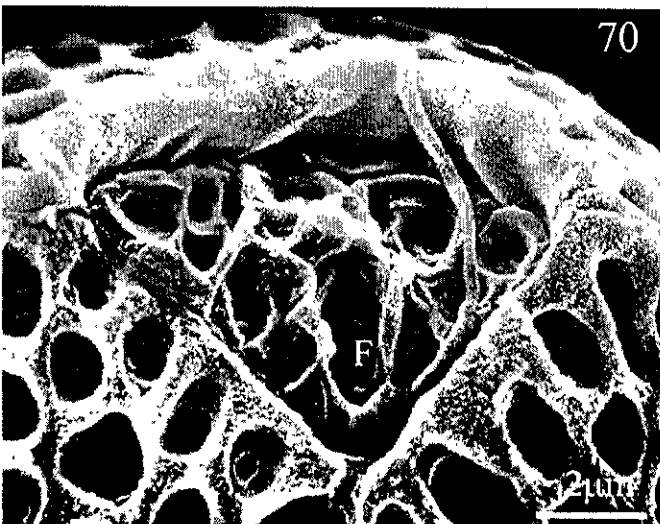
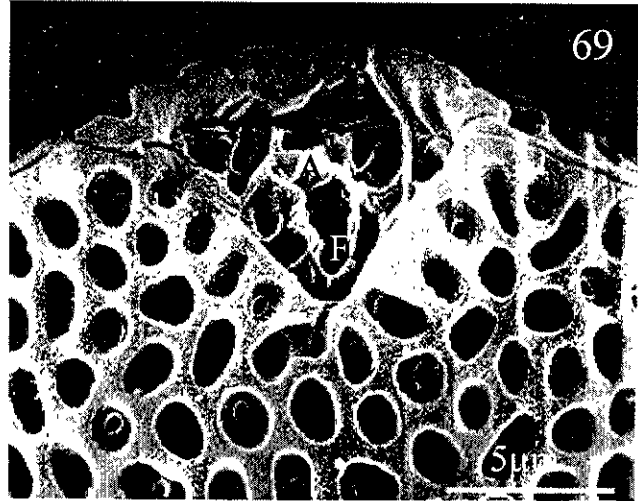
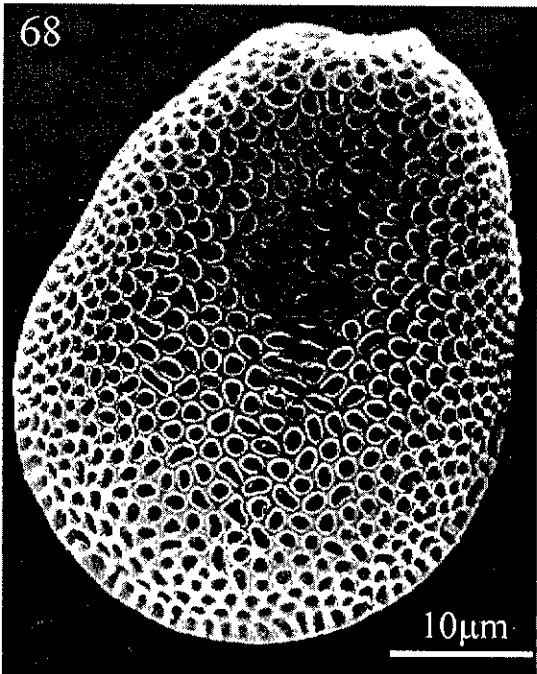
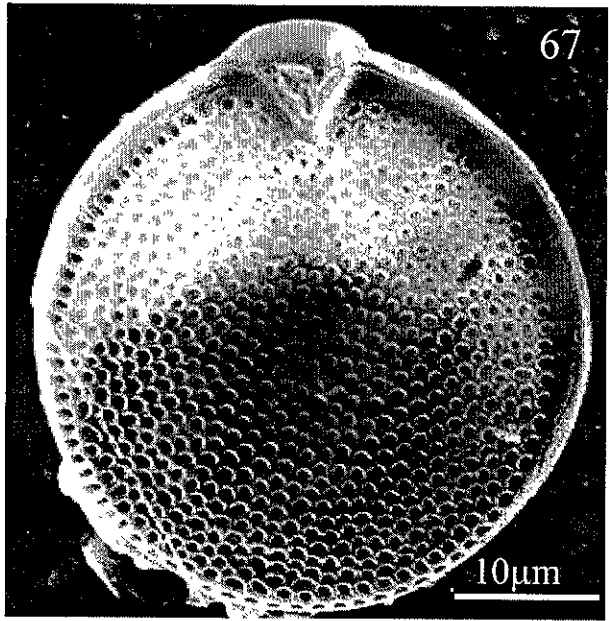
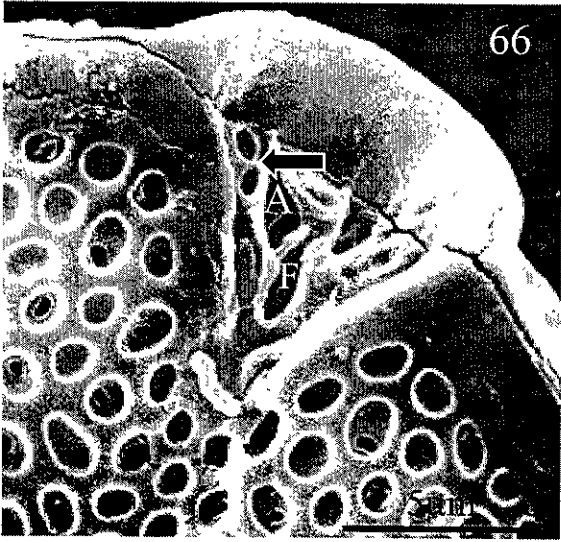
## **LAMINA 11.**

Figuras 66-71. Complejo *Exuviaella/Prorocentrum*.

Figuras 66, 69 y 70. Estructura del área periflagelar de tres células distintas.

Figuras 67 y 68. Valva derecha de dos ejemplares distintos.

Figura 71. Detalle de la línea de sutura sin ornamentación.



## **LAMINA 12.**

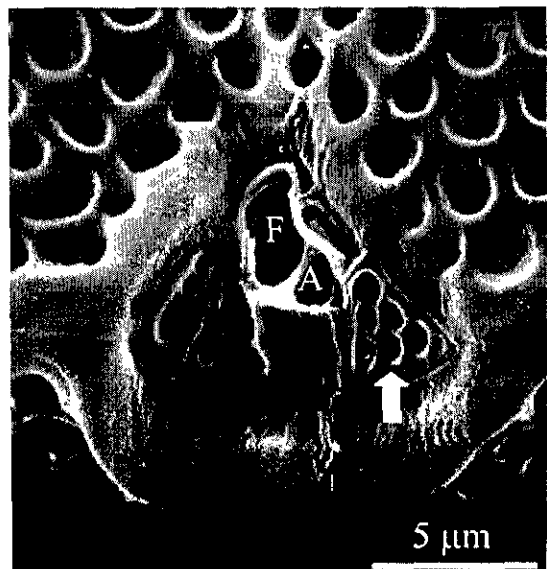
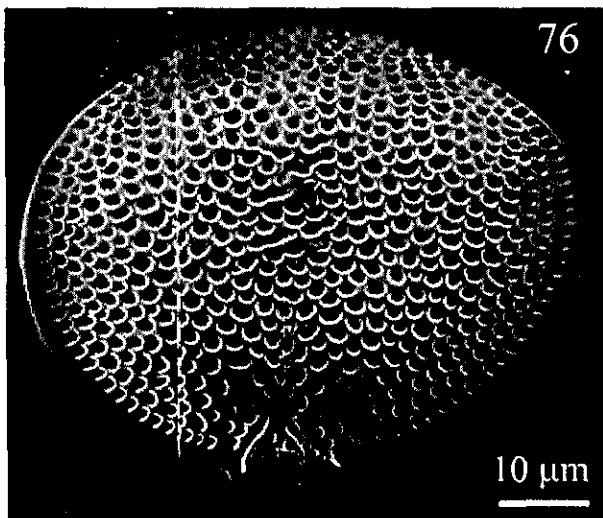
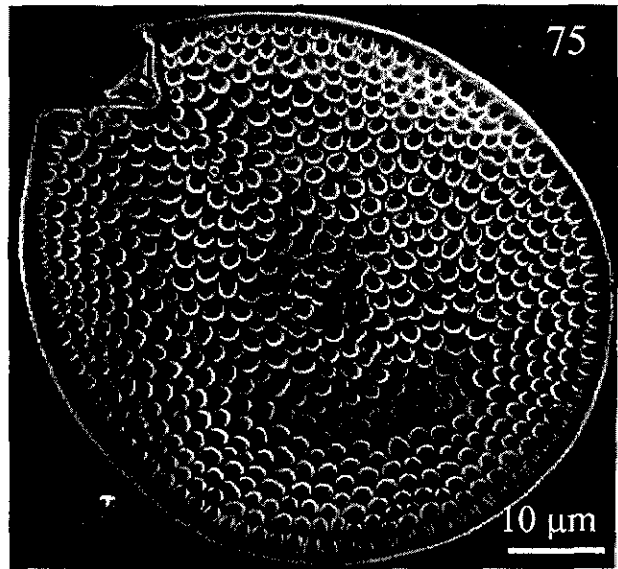
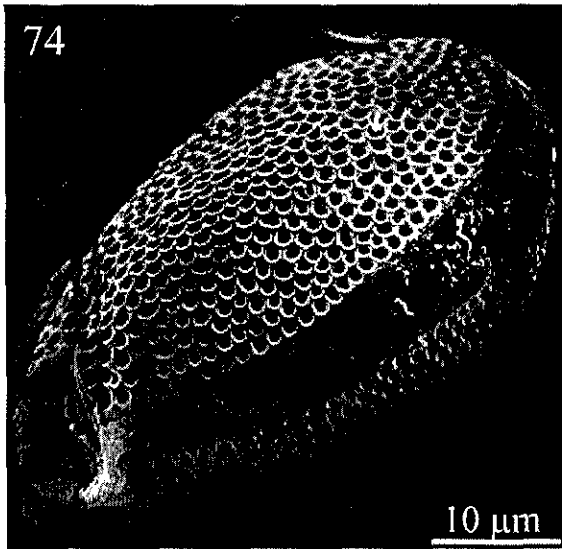
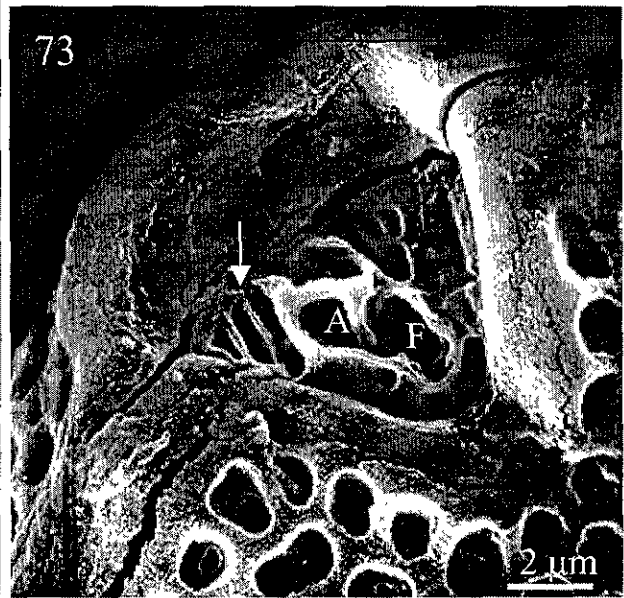
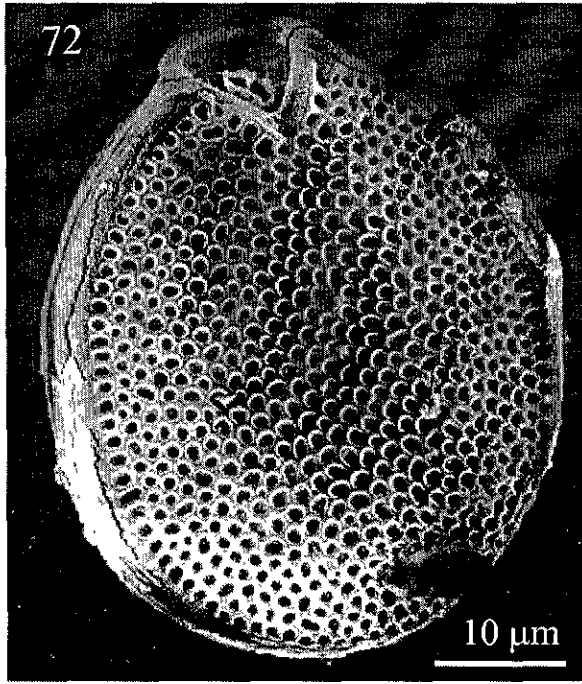
Figuras 72-77. Complejo *Exuviaella/Prorocentrum*

Figuras 72,75 y 76. Valva derecha de tres ejemplares diferentes.

Figuras 73 y 77. Area periflagelar de dos individuos distintos.

Figura 74. Vista lateral.





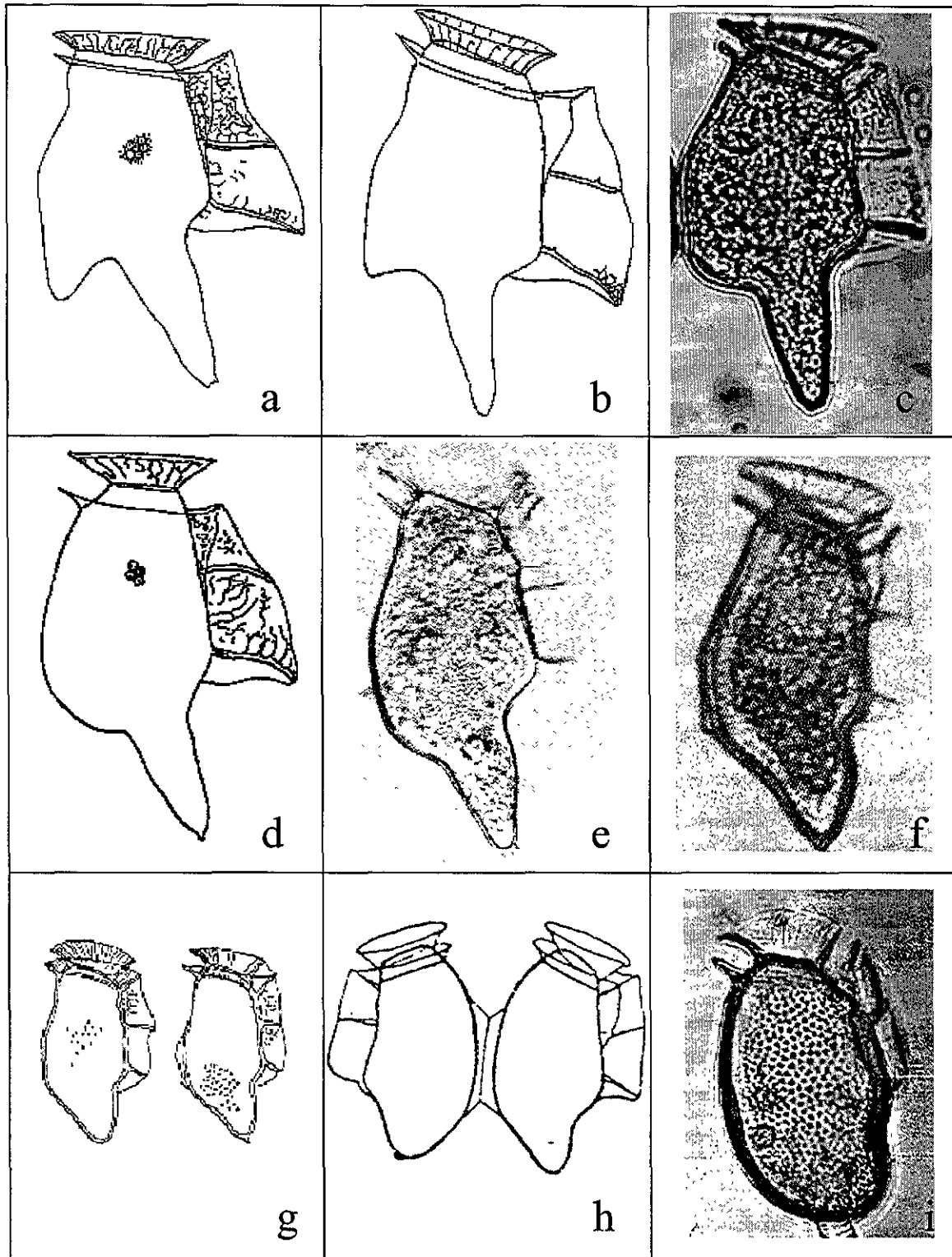


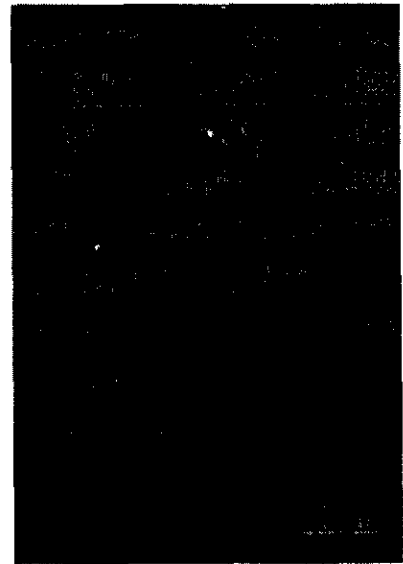
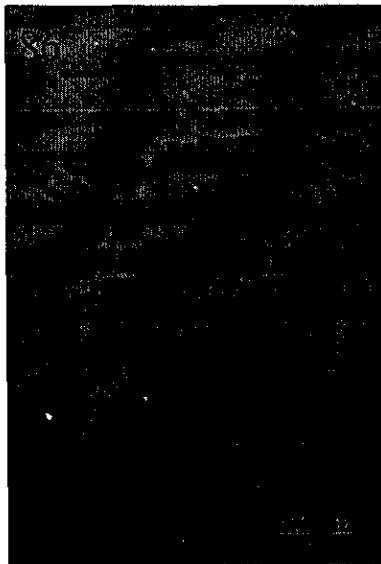
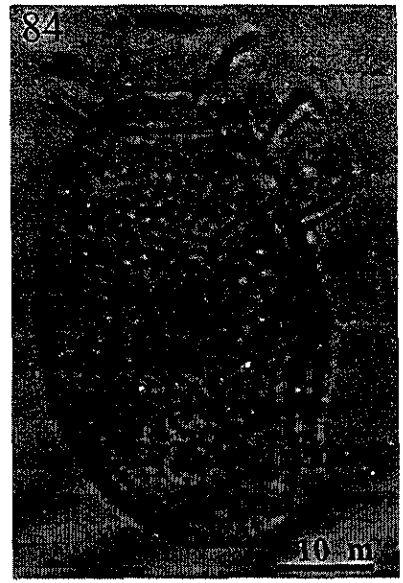
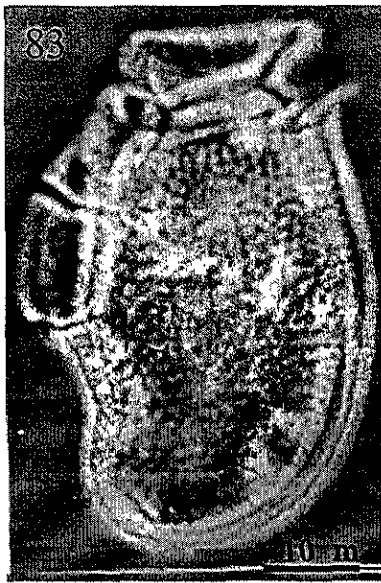
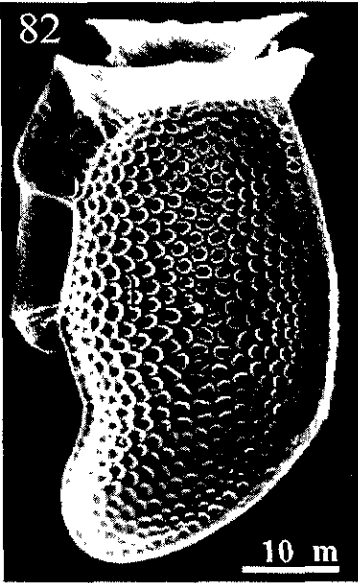
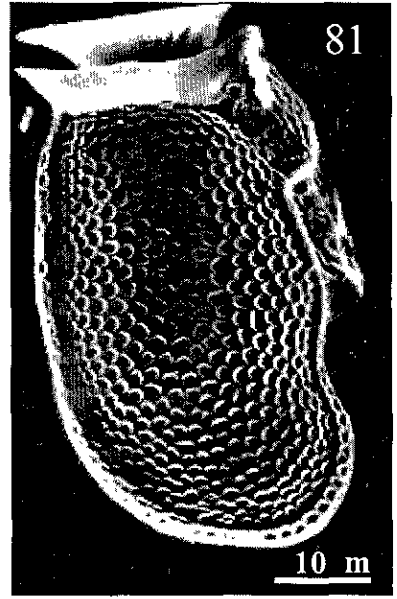
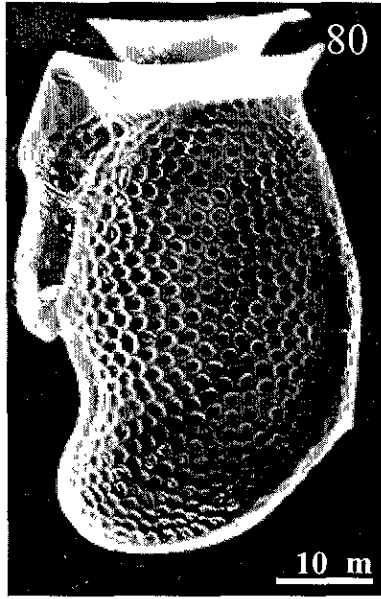
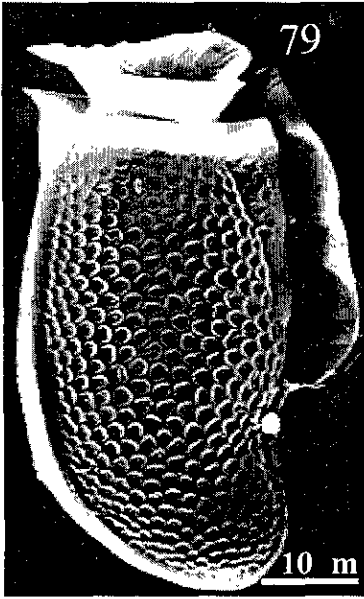
Figura 78. Gradiente de formas emparentadas o pertenecientes a con *D. caudata* incluyendo *Dinophysis* sp1 en el extremo de esta serie. a, b y d) tomadas de Balech, 1986; c) Hernández-Becerril, sin publicar; d) tomada de Larsen y Moestrup, 1992; f) Hernández-Becerril y Navarro, 1996; g) Margalef, 1957; h) Schiller, 1933; i) este estudio.

### **LAMINA 13.**

Figuras 79-87. Variación morfológica de *Dinophysis* sp

Figuras 79-82. Microscopía electrónica de barrido (1000x)

Figuras 83-87. Microscopía de luz (40x).



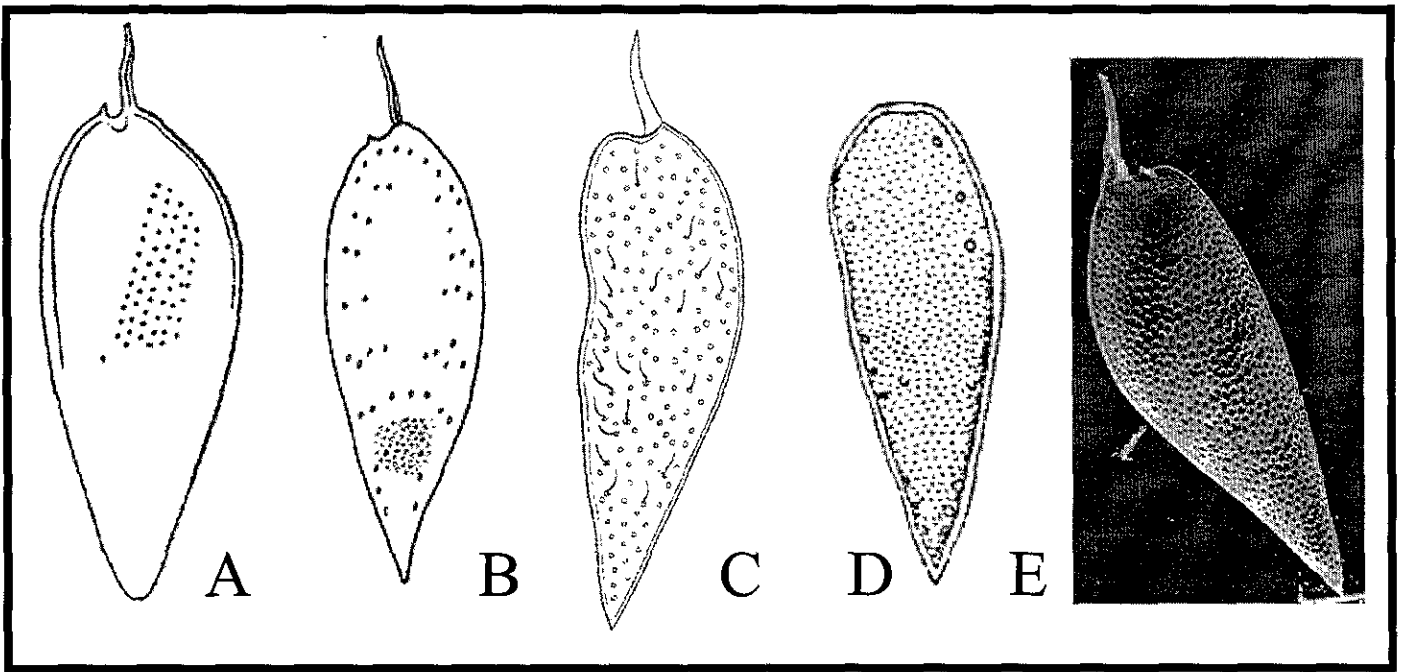


Fig. 88. A) *Prorocentrum micans* -forma alargada- (según Abe, 1968); B) *P. gracile* (según Balech, 1986); C) *P. sigmoides* (según Osorio-Tafall, 1942); D) *P. gracile* (según Taylor, 1976); y E) *P. gracile* (según Hernández-Becerril, 1992).

Taxa	Autor	Longitud	Ancho	Espina	Localidad
<i>P. micans</i>	Abe, 1968	48 – 59 $\mu\text{m}$	20 – 28 $\mu\text{m}$		Japón
<i>P. gracile</i>	Balech, 1986	50 - 64 $\mu\text{m}$	18 – 23 $\mu\text{m}$	9 – 14 $\mu\text{m}$	Atlántico Occidental
<i>P. sigmoides</i>	Tafall, 1942	68 – 82 $\mu\text{m}$	21 - 23	13 – 19 $\mu\text{m}$	Pacífico Tropical Mexicano
<i>P. gracile</i>	Taylor, 1976	52 $\mu\text{m}$			Océano Indico
<i>P. gracile</i>	Hernández-Becerril, 1992	50-70 $\mu\text{m}$	17 – 23 $\mu\text{m}$	10 – 12 $\mu\text{m}$	Pacífico Norte de México

Tabla 4. Cuadro comparativo de diferentes taxones reportados en la literatura relacionados con *P. gracile*.

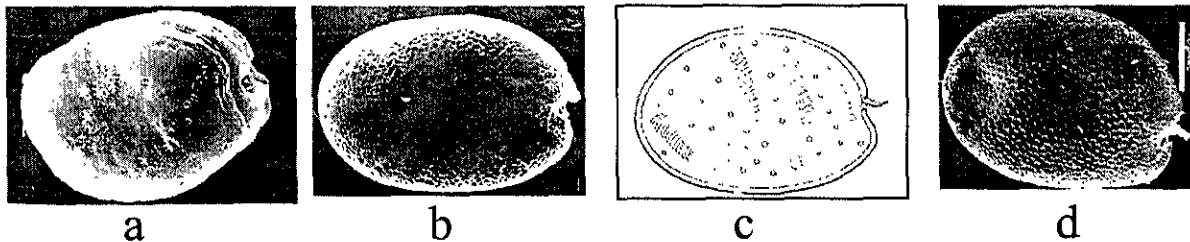
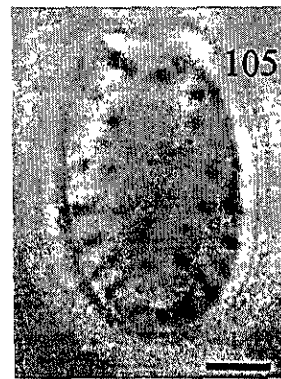
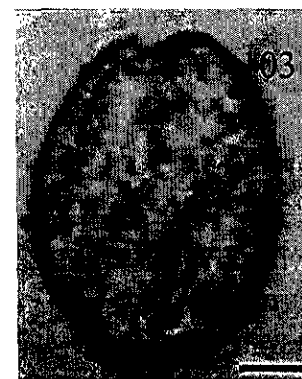
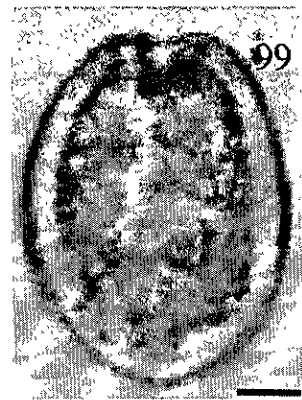
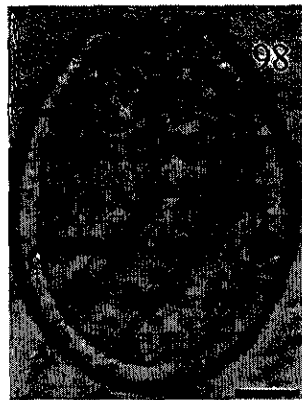
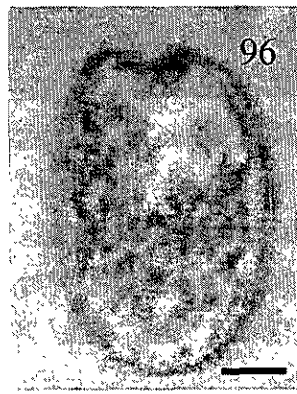
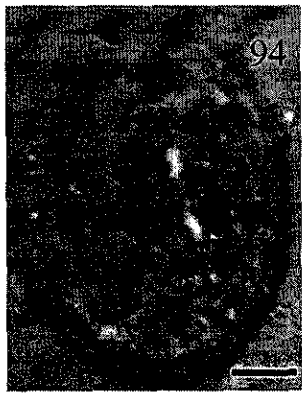
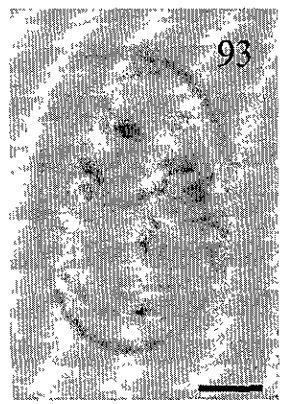
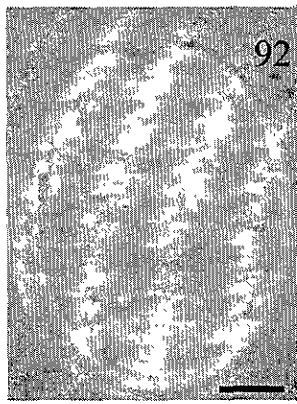
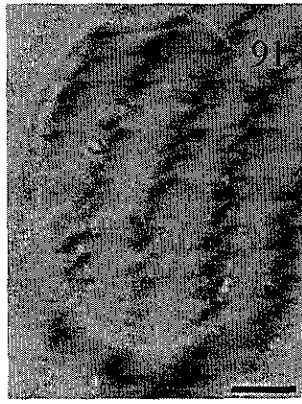
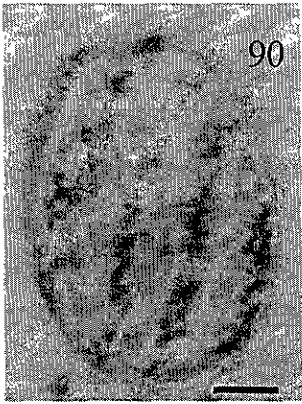


Fig. 89. *Prorocentrum mexicanum* según varios autores: a) Loeblich et al. 1975. b) Faust, 1994. c) Osorio-Tafall, 1942, d) Cortés-Altamirano y Núñez-Pastén, 2000.

## **LAMINA 14.**

Figuras 90-105. Variación morfológica de *Prorocentrum mexicanum*. Todas las fotografías tienen un aumento de 40x. Escala: 10  $\mu$ m.



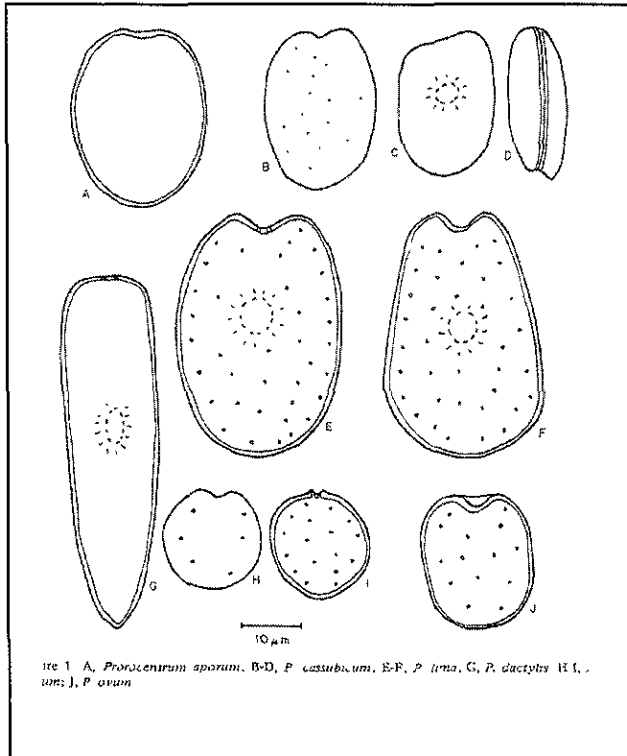


Figure 1 A, *Procozentrum aporum*. B-D, *P. cassubicum*. E-F, *P. lima*. G, *P. dactylis*. H, I, *P. lima*; J, *P. ovum*.

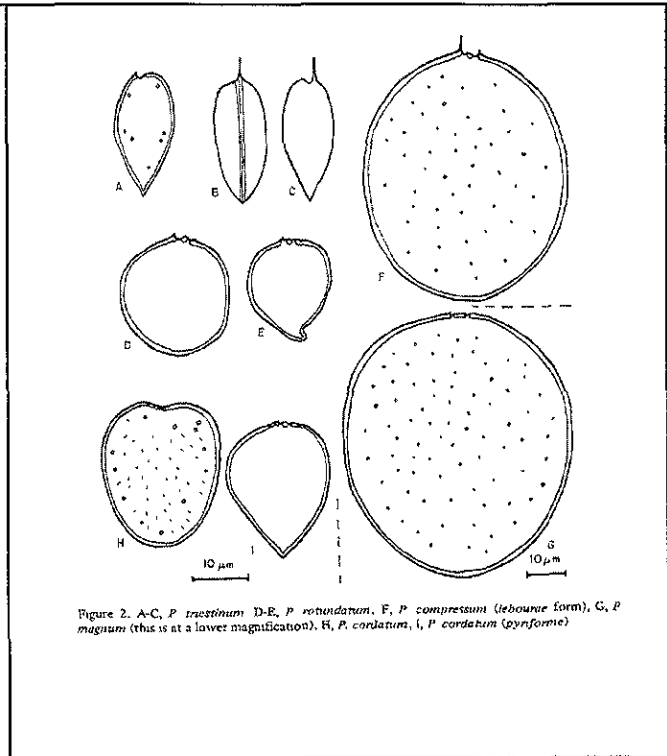


Figure 2. A-C, *P. trisetinum*. D-E, *P. rotundatum*. F, *P. compressum* (lebourne form). G, *P. magnum* (this is at a lower magnification). H, *P. cordatum*, I, *P. cordatum* (pyriform).

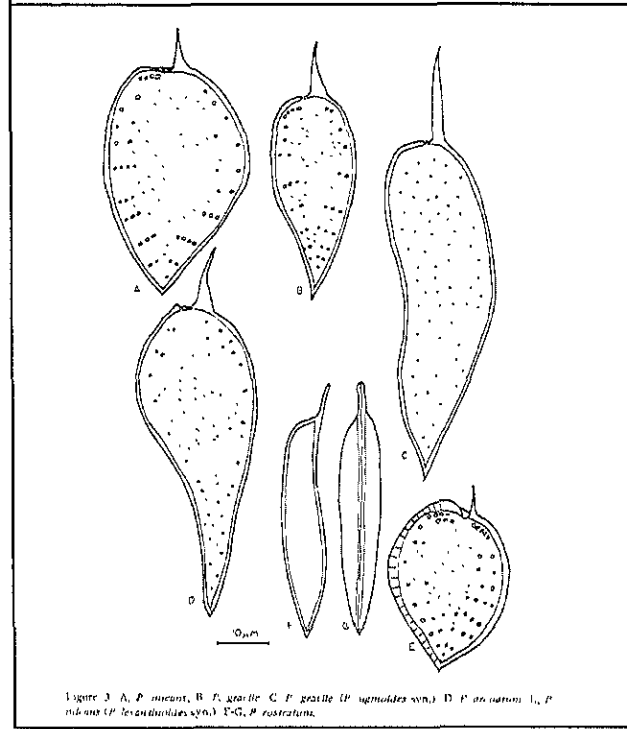


Figure 3 A, *P. micans*. B, *P. gracile*. C, *P. gracile* (*P. ugoides* var.). D, *P. anatum*. E, *P. micans* (*P. leucobulboides* var.). F-G, *P. rostratum*.

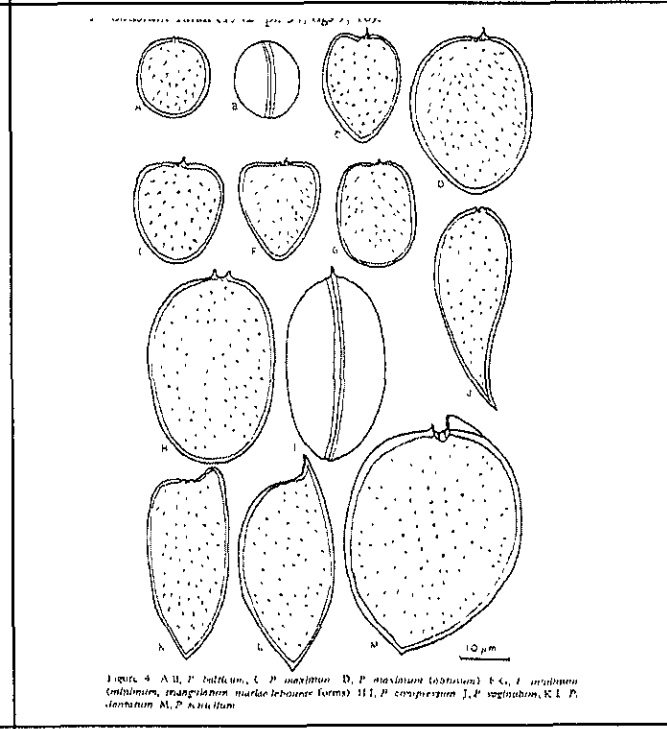


Figure 4 A, B, *P. bulbosum*. C, *P. maculatum*. D, *P. maculatum* (teardrop). E-G, *P. maculatum* (teardrop). H, *P. maculatum* (teardrop). I, *P. maculatum* (teardrop). J, *P. maculatum* (teardrop). K, L, *P. maculatum*. M, *P. maculatum*.

Figura . Secciones en las que Dodge (1975) clasificó todas las especies de *Procozentrum*.  
 Sección A. Sin espina anterior u ornamentación. Sin tricocistos. Ejemplo *P. aporum*.  
 Sección B. Sin espina anterior u ornamentación. Poros de tricocistos presentes. Ejemplo. *P. lima*.  
 Sección C. Pequeña espina anterior. En ocasiones depresiones sobre la superficie. Poros de tricocistos presentes. Ejemplo: *P. compressum*.  
 Sección D. Presentan una espina anterior larga. Extremo anterior puntiagudo. La superficie de la placa tecal está cubierta por depresiones. Ejemplo: *Procozentrum micans*.  
 Sección E. Placas tecales con ornamentación dentada. Ejemplo: *P. dentatum*

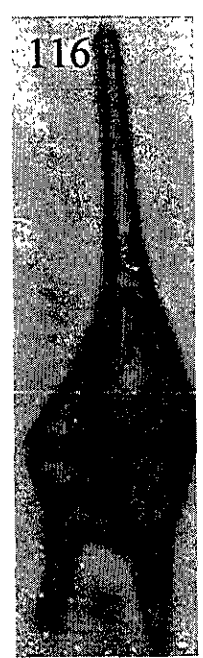
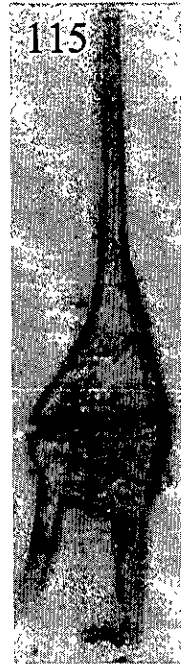
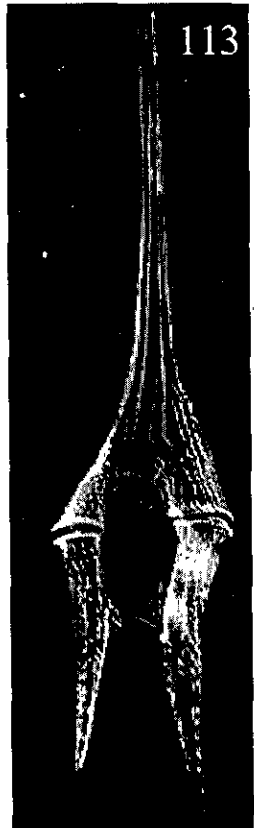
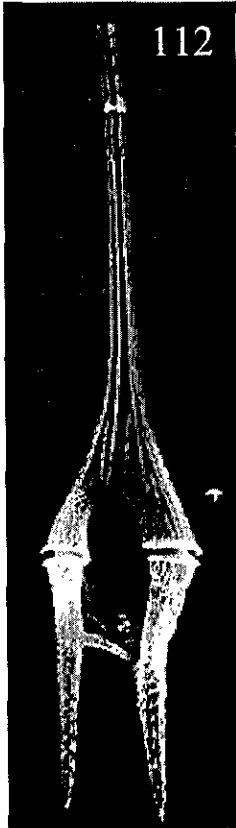
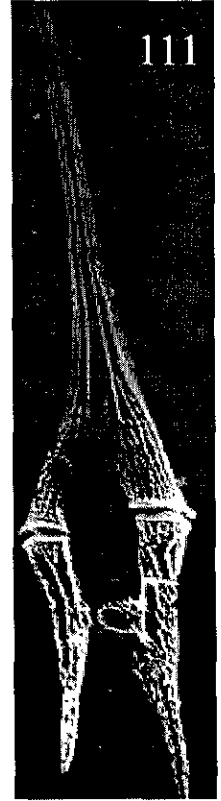
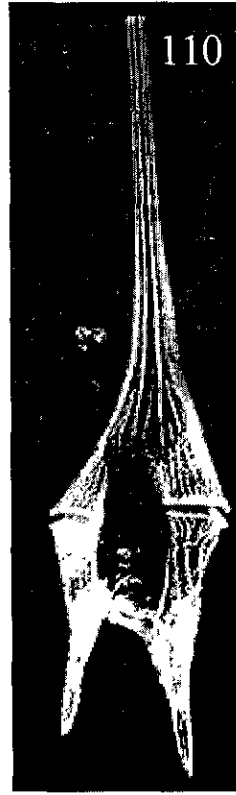
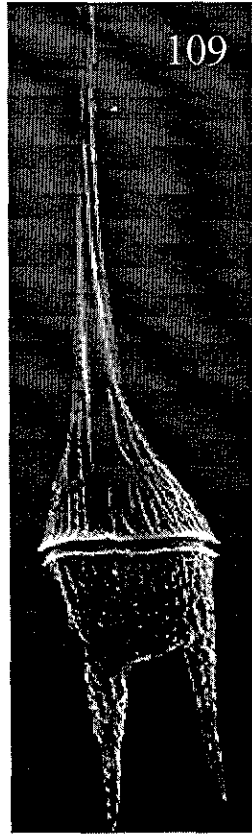
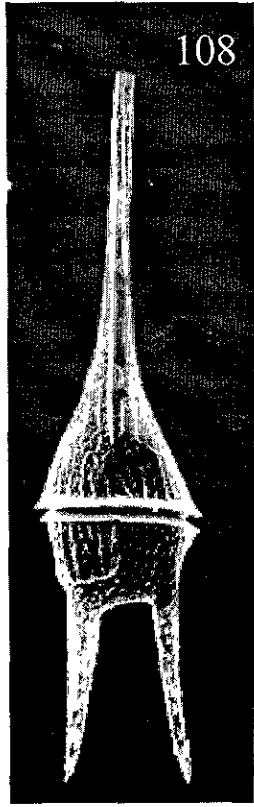
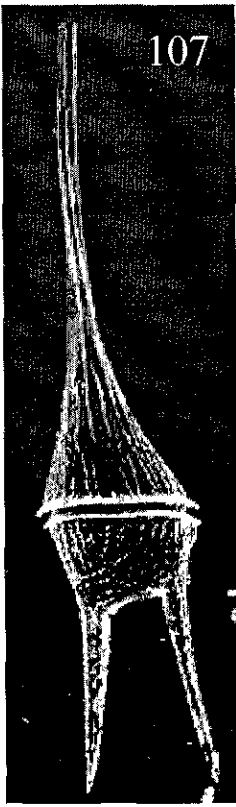


## **LAMINA 15**

Figuras 107-116. Variación morfológica de *Ceratium hircus*.

Figuras 107-114. Microscopía electrónica de barrido. La escala representa 100 micras.

Figuras 115 y 116. Microscopía de luz 20x.



## LAMINA 16

Figuras 117-129. *Ceratium* spp.

Figs 117 y 120. *Ceratium furca*

Figura 118. *Ceratium extensum*

Figura 119. *Ceratium euarcuratum*

Figura 121. *Ceratium fusus* var. *seta*

Figura 122. *Ceratium tripos* f. *hiemale*

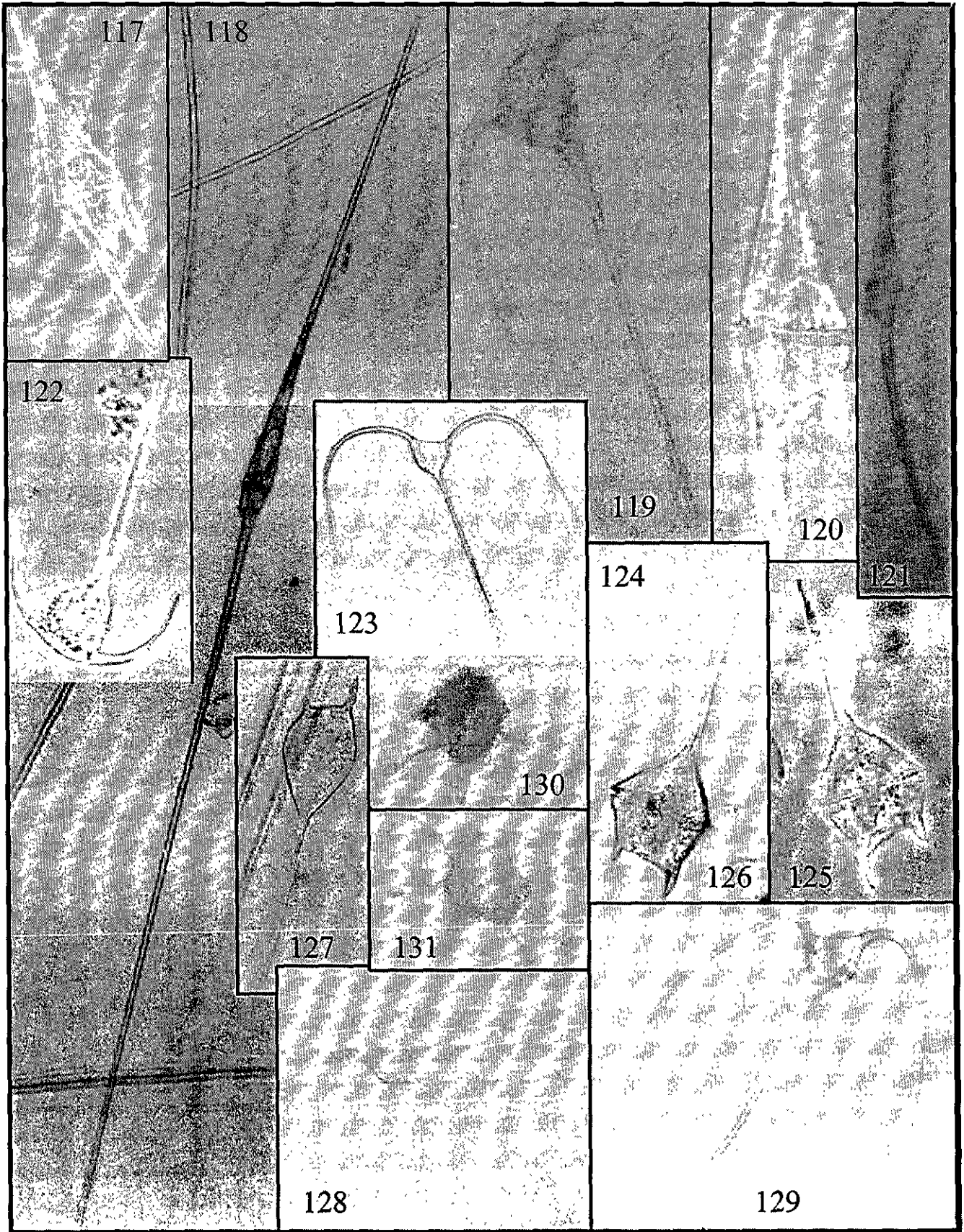
Figs 123 y 128. *Ceratium macrocerus*

Figs 124 y 125. *Ceratium pentagonum*

Figura 127. *Ceratium teres*

Figura 129. *Ceratium masilense*

Figuras 130 y 131. *Ceratocoris horridum*



## LAMINA 17

Figura 132. *Sinophysis* sp

Figuras 133-137. *Protopteridinium* spp

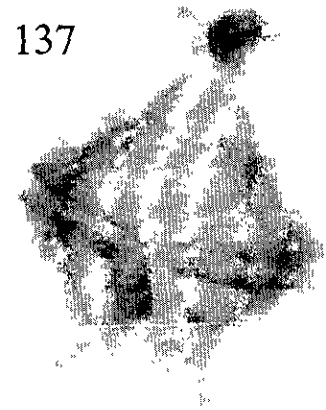
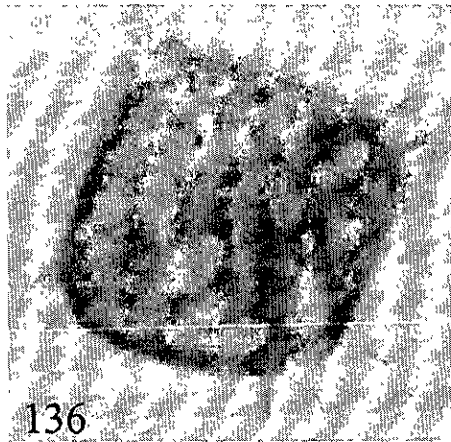
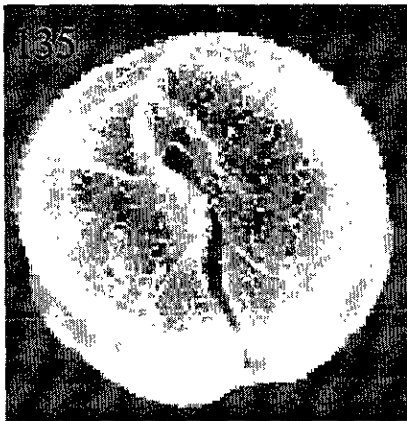
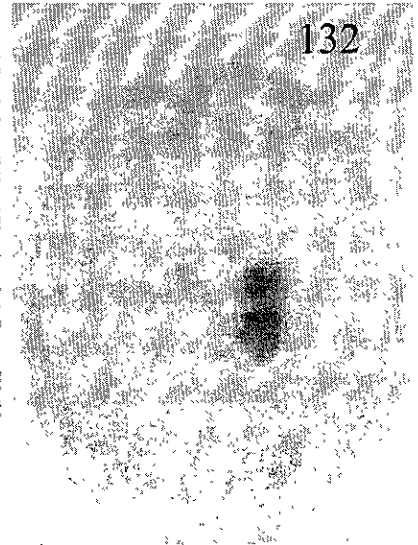
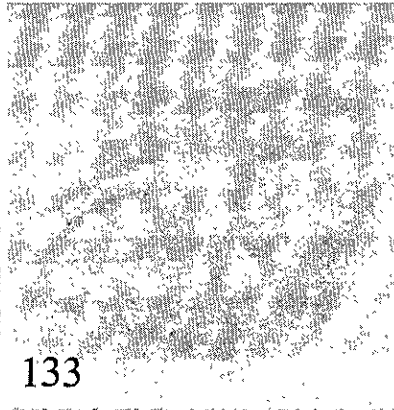
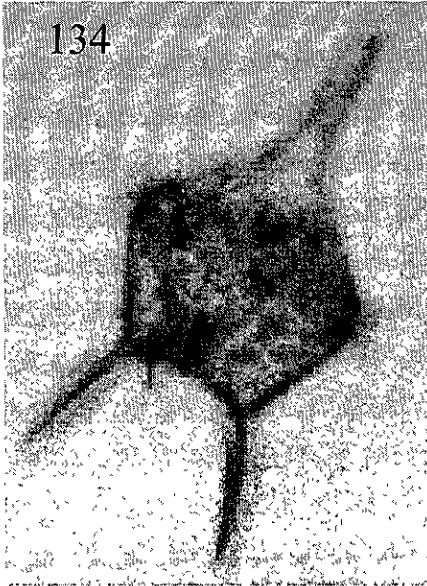
Figura 133. *Protopteridinium pentagonum*

Figura 134. *Protopteridinium bipes*

Figura 135. *Protopteridinium triangulatum*

Figura 136. *Protopteridinium pallitum*

Figura 137. *Protopteridinium brochi*



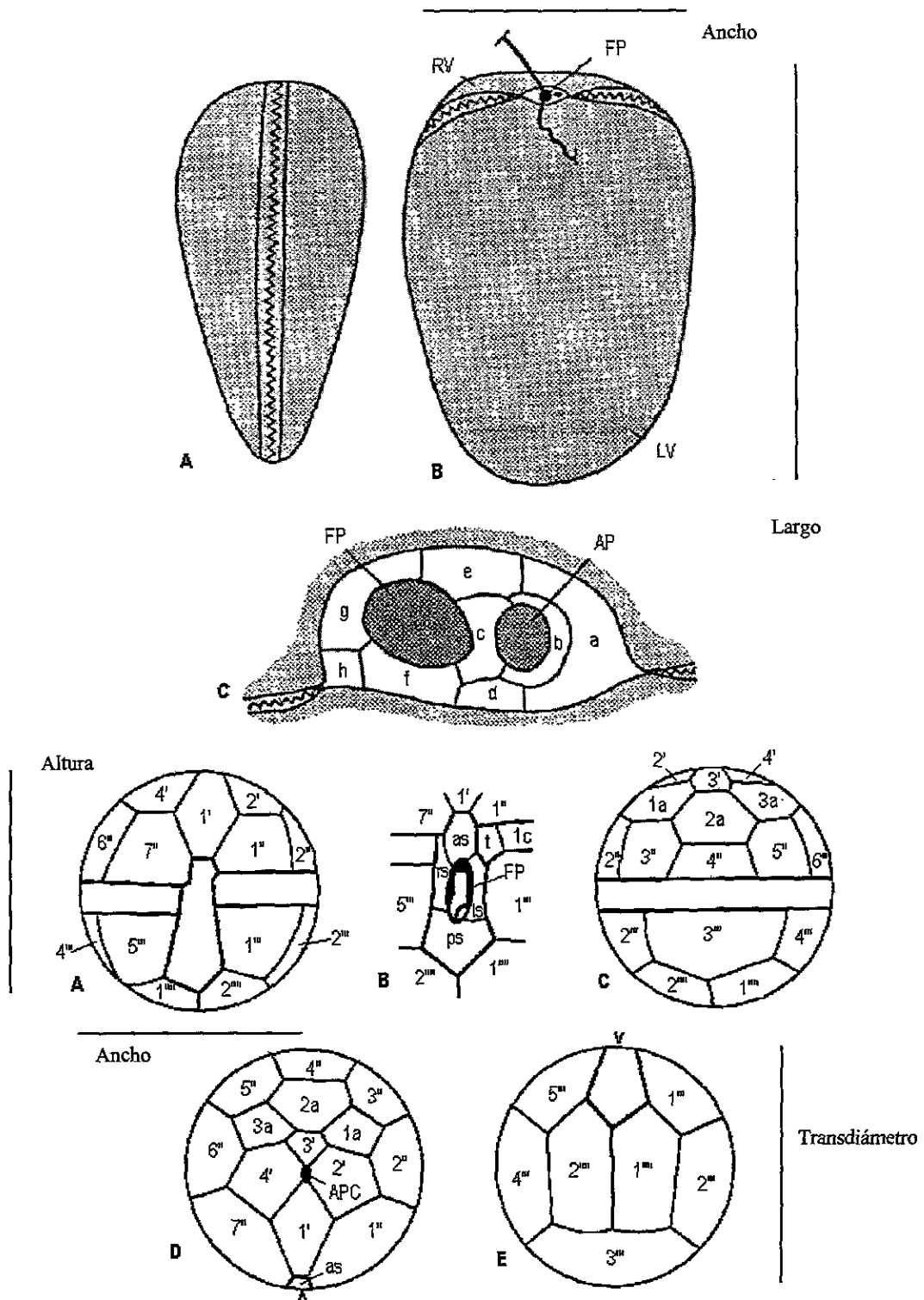


Fig.138. Nomenclatura utilizada para referirse a los diferentes órdenes de dinoflagelados. I. Prorocentrales: A. Vista lateral; B. vista anterior mostrando el poro flagelar (FP) y las valvas derecha (RV) e izquierda (LV); C. Acercamiento del área periflagelar mostrando el poro flagelar (FP), el poro apical (AP) y las diversas placas que lo componen. II. Peridinales: A. Vista ventral; B. Sulcus; C. Vista dorsal; D. Vista apical y E. Vista antapical. Los símbolos con los que se designa cada una de las placas pertenecen al sistema de tabulación de Kofoid. Así existen 6 tipos de placas clasificadas de acuerdo a su posición : sulcales (s), cingulares (c), apicales ('), precingulares (''), postcingulares ('') y antapicales (''). Tomado de Fensome *et al.* 1993.

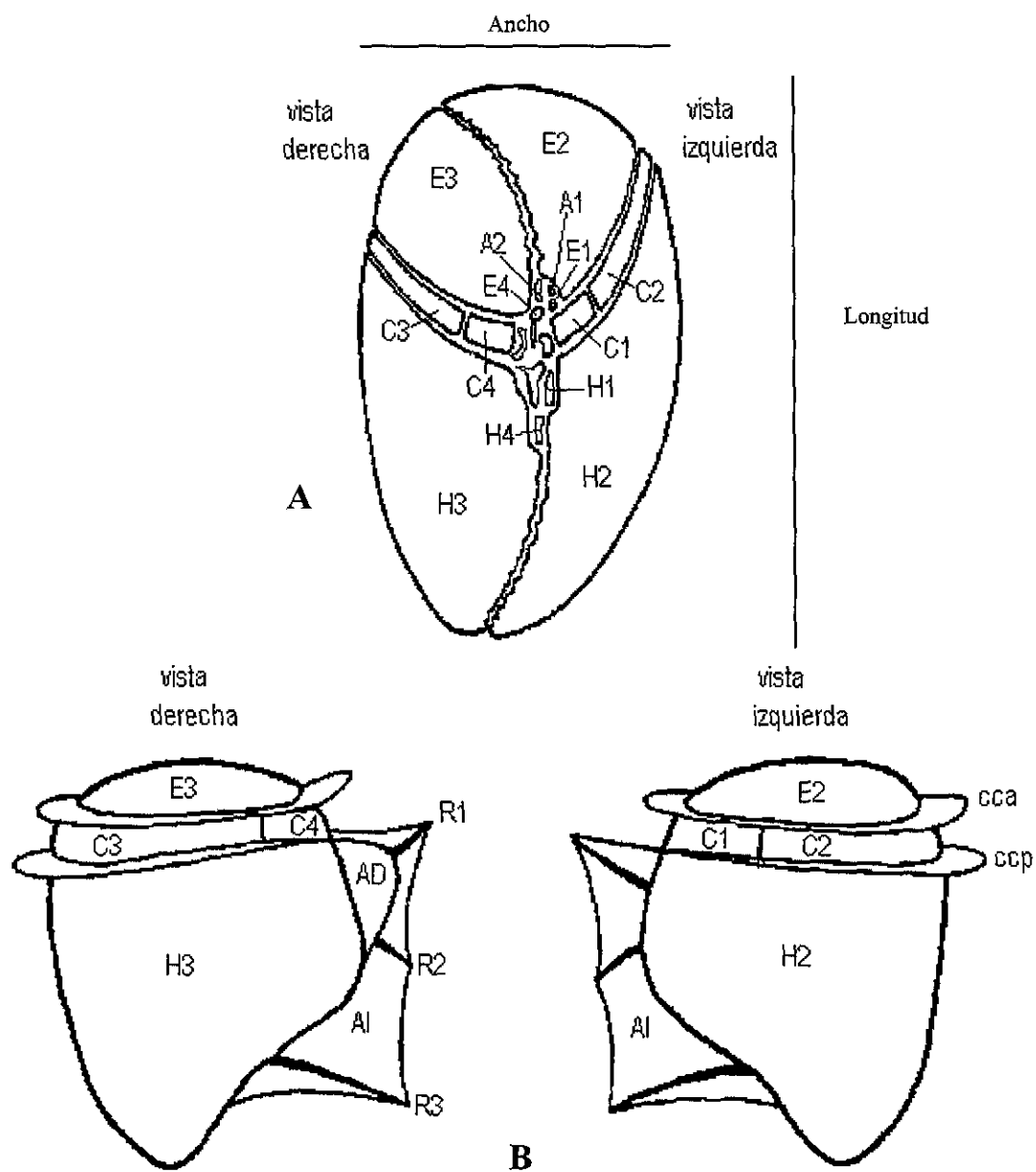


Fig. 139. Patrón tabular de los dinophysales. A, Vista ventral mostrando las placas apicales A1 y A2, placas epitaxiales E1-E4, cingulares C1-C4 e hipotecales H1-H4. B, vista lateral que muestra la estructura de las aletas izquierda y derecha (AD y AI) y las costillas que las soportan. R1-R3. Tomado de Sournia (1986).

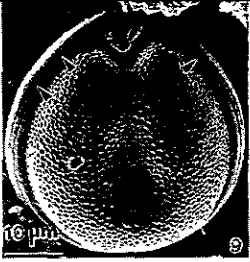
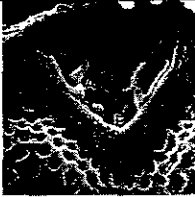


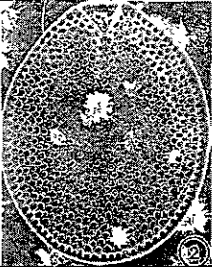

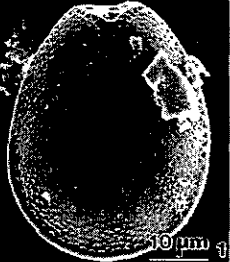
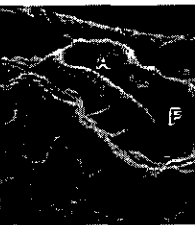
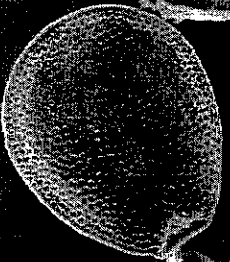
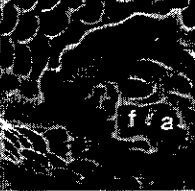


**Tabla 3. Comparación morfológica entre *G. gambierdiscus*, *G. belizeanus* y *G. yasumotoi*. Modificado de Holmes, 1988.**

	<i>Gambierdiscus toxicus</i>	<i>Gambierdiscus belizeanus</i>	<i>Gambierdiscus yasumotoi</i>
Forma de la célula	Lenticular	Lenticular	Globular
Epiteca	Po, 3', 7''	Po, 3', 7''	Po, 3', 7''
Hipoteca	5''', 2''''	5''', 2''''	5''', 2''''
Patrón de la Hipoteca	Arreglo circular de las placas postcingulares, con 2'''' alargada	Arreglo circular de las placas postcingulares, con 2'''' alargada	Arreglo circular de las placas postcingulares, con 2'''' alargada
Placas sulcales	8	probablemente 8.	6
Placas cingulares	6	6	6
Desplazamiento del cingulum	Ascendente	Ascendente	Descendente
Diámetro dorsoventral (µm)	(45-150)	(92-98)	50 ± 1, n = 17 (43-61)
Transdiámetro (µm)	(42-140)	(54-63)	44 ± 0.8, n = 17 (38-50)
Longitud (µm)			53 ± 0.6, n = 17 (45-63)
Posición y forma del poro apical (µm)	Central, en forma de anzuelo reducido	Central, en forma de anzuelo reducido	Central, en forma de anzuelo alargado
Longitud del poro apical (µm)	4.9 ± 0.3, n = 5 (4.3-5.6)	6	7.6 ± 0.2, n = 13 (7-8.6)
Número de poros en la placa 1'	67-111	91-110	Sin datos
Toxicidad	Comprobada	Sin datos	Comprobada
Habitat	Bentónico/Planctónico	Arenícola/Planctónica	Bentónico/Planctónico?
Distribución	Circuntropical	Mar Caribe	Circuntropical?

TABLA 5. COMPARACION DE LAS ESPECIES DEL COMPLEJO

*Exuviaella-Prorocentrum*

Especie	Longitud y Anchura	Número de Areolas	Forma de la Célula	Banda Intercalar	Valva Derecha	Area Periflagelar
<i>P. tropicalis</i> Faust, 1997	50 -55 $\mu\text{m}$ 40- 45 $\mu\text{m}$		Ovalada	Horizontal- mente estriada		
<i>P. belizeanum</i> Faust 1993	55 - 60 $\mu\text{m}$ 50 - 55 $\mu\text{m}$	853 - 1024 diámetro de las areolas : 0.66 - 0.83 $\mu\text{m}$	Redondeada	Horizontal- mente estriada		
<i>P. sabulosum</i> Faust, 1994	48 - 50 $\mu\text{m}$ 41 - 48 $\mu\text{m}$	332 - 450 Diámetro de las areolas : 1- 1.6 $\mu\text{m}$	Ovalada	Lisa		
<i>P. maculosum</i> Faust, 1993	40 - 45 $\mu\text{m}$ 30 - 40 $\mu\text{m}$	85 - 90 valvares 65 - 70 marginales Diámetro de las areolas : 0.6 $\mu\text{m}$	Ovalada	Liso		
<i>P. Hoffmannianu</i> m Faust, 1990	45 - 55 $\mu\text{m}$ 40 - 45 $\mu\text{m}$	650 - 700 Diámetro de las areolas : 1 - 1.5 $\mu\text{m}$	Ovalada	lisa		
<i>P. Concavum</i> Fukuyo, 1981	50 - 55 $\mu\text{m}$ 35 - 45 $\mu\text{m}$	1000 - 1100 Diámetro de las areolas : 0.8 $\mu\text{m}$	Ovalada	Horizontal- mente estriada ó lisa	