

Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México



## MORFOLOGÍA Y SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA DE ESPECIES DE Dinophysis y Phalacroma (DINOPHYSALES, DINOPHYCEAE)

# TESIS

Que para obtener el grado académico de

Doctor en Ciencias

(Biología Marina)

Presenta

## KARINA ESQUEDA LARA

Director de Tesis: DR. DAVID URIEL HERNÁNDEZ BECERRIL

Comité turtoral: DR. GUSTAVO MONTEJANO ZURITA DRA. DENÍ CLAUDIA RODRÍGUEZ VARGAS DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS DR. LUIS ANGEL MALDONADO MANJARREZ

México, D.F. 2012.



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.

## AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por aceptarme en su programa de doctorado, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios, ya que sin ella esto no hubiera sido posible.

A mi director Dr. David U. Hernández Becerril por haberme aceptado como su estudiante.

A mi comité (Dení Rodríguez, Luis A. Maldonado, Atilano Contreras, Gustavo Montejano) por sus comentarios para mejorar este trabajo.

A Yolanda Hornelas Orozco por el empeño para lograr las mejores fotografías de microscopio electrónico.

A todos los profesores que compartieron conmigo sus conocimientos.

A Fernando Gómez por sus comentarios que en gran parte mejoraron el presente trabajo y sus derivados.

Al equipo de posgrado Dra. Gloria Vilaclara Fatjó (coordinadora), Chantal, Diana, Gaby y Lupita por su servicial apoyo.

A todas las personas que me apoyaron en el aspecto profesional o personal para continuar llegar a este momento.

## **GRACIAS!**

	Página
RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	12
III. JUSTIFICACIÓN	14
IV. HIPÓTESIS	15
V. OBJETIVOS	15
V. 1. Obietivo General	15
V. 2. Objetivos Particulares	15
VI. ÁREA DE ESTUDIO	16
VI. 1. Costa occidental de la Península de Baia California	16
VI. 2. Golfo de California	17
VI. 3. Pacífico Tropical Mexicano (PTM)	18
VI. 4. Golfo de Tehuantepec	19
VII. MATERIALES Y MÉTODOS	21
VII. 1. Trabajo de campo	21
VII. 2. Trabajo de laboratorio y gabinete	21
VII. 2. 1. Inferencias filogenéticas de <i>Dinophysis</i> v <i>Phalacroma</i> .	21
VII. 2. 2. Caracterización morfológica de las especies	24
VIII. RESULTADOS	25
VIII. 1. Inferencias filogenéticas de Dinophysis v Phalacroma	25
VIII. 1.1 Análisis filogenético con caracteres morfológicos	25
VIII. 1. 2 Análisis filogenético con caracteres moleculares.	42
VIII. 2. Caracterización morfológica de las especies	45
Familia Dinophysaceae Stein	46
Género <i>Dinophysis</i> Ehrenberg	46
Sección Acuta Kofoid <i>et</i> Skoasberg	46
Dinophysis acuminata Claparède et Lachman	47
Dinophysis exigua Kofoid <i>et</i> Skogsberg	48
Dinophysis fortii Pavillard	49
Dinophysis recurva Kofoid <i>et</i> Skoasberg	50
Dinophysis similis Kofoid <i>et</i> Skoasberg	51
Dinophysis aff. similis	52
Sección Hastata Pavillard	53
Dinophvsis hastata Stein	53
Dinophysis balechii Norris <i>et</i> Berner	54
Dinophysis aff. balechii	55
<b>Dinophysis conjuncta</b> Parra-Toriz, Esqueda-Lara <i>et</i>	
Hernández-Becerril	56
Dinophysis monacantha Kofoid et Skogsberg	57
Dinophysis nias Karsten	58
Dinophysis phalacromoides (Jörgensen) Gómez. López-	-
García <i>et</i> Moreira	59
Dinophysis pusilla Jörgensen	60
Dinophysis schuettii Murrav et Whitting	61
Dinophysis aff. schuettii	62
F	

## ÍNDICE

	Página
Dinophysis swezyae Kofoid et Skogsberg	63
Dinophysis uracantha Stein	64
Dinophysis uracantha var. mediterranea Jörgensen	65
Dinophysis uracanthoides (Jörgensen) Gómez, López-	
García <i>et</i> Moreira	66
Sección Caudata Kofoid et Skogsberg	67
Dinophysis caudata Saville-Kent	67
Dinophysis caudata var. diegensis (Kofoid) Wood	68
Dinophysis caudata var. tripos (Gourret) Gail	69
Género Phalacroma Stein	70
Sección Rotundatum Kofoid <i>et</i> Skogsberg	70
Phalacroma rotundatum Claparéde et Lachmann	70
Phalacroma laeve (Claparède et Lachman) Díaz-Ramos	
<i>et</i> Estrella	71
Phalacroma operculoides Schütt	72
Phalacroma parvulum (Schütt) Jörgensen	73
Phalacroma rudgei Murray et Whitting	74
Phalacroma sourniai Balech	75
<b>Phalacroma whittingae</b> (Balech) Esqueda-Lara <i>et</i>	
Hernández-Becerril	76
Sección Argus Kofoid <i>et</i> Skogsberg	77
Phalacroma argus Stein	77
Phalacroma apicatum Kofoid et Skogsberg	78
Phalacroma ornamentatum Esqueda-Lara et Hernández-	
Becerril	79
Phalacroma ovum Schütt	81
Phalacroma porodictyum Stein	82
<b>Phalacroma scrobiculatum</b> (Balech) Díaz-Ramos <i>et</i>	
Estrella	83
Sección Cuneus Kofoid <i>et</i> Skogsberg	84
Phalacroma cuneus Schütt	84
Sección Rapa Kofoid et Skogsberg	85
Phalacroma rapa Stein	85
Phalacroma mitra Schütt	86
Phalacroma favus Kofoid et Michener	87
Sección Expulsum Kofoid <i>et</i> Skogsberg	88
Phalacroma expulsum Kofoid et Michener	88
Phalacroma stenopterygium Jörgensen	89
Sección Doryphorum Kofoid et Skogsberg	90
Phalacroma doryphorum Stein	90
Phalacroma palmatum Esqueda-Lara et Hernández-	
Becerril	91
Phalacroma paulseni Schiller	92
Género Histioneis Stein.	93
Histioneis biremis Stein	93
Histioneis costata Kofoid et Michener	94
Histioneis garrettii Kofoid	95
Histioneis reticulata Stein	96
Genero Ornithocercus Stein	97

	Página
Ornithocercus magnificus Stein	97
Ornithocercus galea (Pouchet) Abé	98
Ornithocercus heteroporus Kofoid	99
Ornithocercus orbiculatus Kofoid et Michener	100
Ornithocercus quadratus var. assimilis (Jörgensen)	101
Taylor	
Ornithocercus quadratus f. simplex Kofoid et	102
Skogsberg	
Ornithocercus sp	103
Ornitocercus splendidus Schütt	104
Ornithocercus steinii Schütt	105
Ornithocercus thumii (Schmidt) Kofoid et Skogsberg	106
Género Metaphalacroma Tai & Skogsberg	107
Metaphalacroma skogsbergi Tai	107
Género Pseudophalacroma Jörgensen	108
Pseudophalacroma nasutum (Stein) Jörgensen	108
Familia AMPHISOLENIACEA Lindemann	109
Género Amphisolenia Stein	109
Amphisolenia globifera Stein	109
Amphisolenia bidentata Schröder	110
Amphisolenia brevicauda Kofoid	111
Amphisolenia inflata Murray et Whitting	112
Amphisolenia laticincta Kofoid	113
Amphisolenia lemmermanni Kofoid	114
Amphisolenia palmata Stein	115
Amphisolenia rectangulata Kofoid	116
Amphisolenia schauislandi Lemmermann	117
Amphisolenia sp.	118
Amphisolenia truncata Kofoid et Michener	119
Familia Oxyphyciaceae Sournia	120
Género Oxyphysis Kofoid	120
Oxyphysis oxytoxoides Kofoid	120
Familia CITHARISTACEA Kofoid et Skoksberg	121
Género Citharistes Stein	121
Citharistes regius Stein	121
Familia PROROCENTRACEAE Stein	122
Género Prorocentrum Ehrenberg	123
Prorocentrum micans Ehrenberg	123
Prorocentrum compresum (Bailey) Abé ex Dodge	124
Prorocentrum gracile Schütt	125
Prorocentrum sigmoides Böhm	126
Prorocentrum mexicanum Tafall	127
IX. DISCUSIÓN	128
IX.1 Inferencias filogenéticas de Dinophysis y Phalacroma	128
IX.2 Especies del Pacífico mexicano	132
X. CONCLUSIONES	137
XI. PERSPECTIVAS	139
IX. BIBLIOGRAFIA CITADA	140
X. APENDICE	148

## ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

	Pagin
<b>Cuadro 1.</b> Labla comparativa de caracteres morfologicos de las familias del	-
orden Dinophysales	5
<b>Cuadro 2.</b> Labla comparativa de caracteres mortologicos de generos del orden	
Dinophysales, de la familia Dinophysaceae. Las abreviaciones son: vi, vista	~
lateral, v d/v, vista dorso-ventral	6
Fig. 1. Diagrama de un dinophysal idealizado de <i>Dinophysis</i> sec. Hastata con sus	
principales caracteres morfológicos	8
Fig. 2. Area de estudio. 1) Costa occidental de la Península de Baja California, 2)	
Golfo de California, 3) Pacífico Tropical Mexicano y 4) Golfo de Tehuantepec.	
Tomado y modificado de Lara-Lara <i>et al.</i> , 2008	20
Fig. 3. Epiteca de <i>Phalacroma</i> : a) teca izquierda con poros claros y poroides	
tenues, b) la teca derecha está fuertemente ornamentada	27
Cuadro 3. Matriz de caracteres de especies de Dinophysis y Phalacroma y	
especies cercanas	28
Fig. 4. Carácter 1, altura de la epiteca: no aplica (-), no prominente (1),	
prominente (2)	29
Fig. 5. Carácter 2, ancho de la epiteca: menor (1), igual o mayor (2)	29
Fig. 6. Carácter 3. forma del cuerpo en vista lateral: cordada (1), alargada (2),	
circular (3) elíptica (4), ovada (5), trapezoide (6), obovada o obovada angulada	
(7)	30
Fig. 7. Carácter 4. presencia de proceso; sin proceso (0), con proceso (1).	30
<b>Fig. 8. Carácter 5.</b> orientación de la aleta cingular anterior (Lám. 1. Fig. 6): no	
aplica (-), vertical (1), horizontal (2)	31
<b>Fig. 9. Carácter 6.</b> forma de la aleta cingular anterior: no aplica (-), cónica (1),	÷.
semitranezoide (2) tranezoide (3) listón (4)	31
<b>Fig. 10 Carácter 7</b> forma de la aleta cingular posterior: no anlica (-) horizontal	01
(1) transzoide (2)	32
Fig. 11 Carácter 8 tipo de ornamentación de la teca: poroides y poros con	02
distinto arregio o simplemente poros (1) un poro por cada depresión (2) un poro	
nor cada siste o más depresiones (3) alveolos (4) hexágonos y poros (5)	
rotículos v poros (6)	30
Fig. 12 Carácter 9 forma dol <i>cinquilum</i> : convoxo (1), cóncavo (2), cóncavo dorsal	52
y convoyo vontrol (2)	22
<b>Fig. 12. Carástar 10.</b> composición de la elete guleol izquierdo: no enlice ()	- 33
rig. 13. Calacter 10, composicion de la aleta suical izquierda. No aplica (-),	
unido al apéndice (4)	22
Linua al apendice (4)	33
<b>Fig. 14. Caracter 11.</b> grosor dei tercer radio de la aleta suical izquierda. Ilo aplica	04
(-), auserite (0), deigada (1), gruesa (2)	34
Fig. 15. Caracter 12, formas del borde de la aleta suical izquierda: no aplica (-),	
convexa (1), veleada (2), espigada (3), sigmoidal (4), sagital (5)	34
<b>Fig. 16. Caracter 13,</b> presencia de cianófitas en aletas cingulares: sin asociación	
en aletas cingulares (0), con asociación en aletas cingulares (1), con asociación	~-
en camara reosomal externa (2)	35
rig. 17. Arboi de consenso estricto de 3018 cladogramas igualmente	
parsimonisos de caracteres con el mismo peso (L=55 pasos, IC=0.7455,	
IH=0.2545, IR=0.8978, CR=0.6693)	36

## Página

Página

Fig. 18 Árbol bootstrap de caracteres con el mismo peso (1 –73 IC–0.5616	
IH=0.4384 IB=0.7664 $rest condition of the missing peak (E=76, 10=6.0010, 10=6.0010)$	36
<b>Fig. 19.</b> Árbol jackknife de caracteres con el mismo peso ( $I = 74$ . IC=0.5541	00
IH=0 4459 IB=0 7591 CB=0 4206)	37
<b>Fig. 20.</b> Árbol de consenso estricto de 454 igualmente parsimonisos con pesado	Ű,
a priori ( $I = 66$ ( $C = 0.7727$ ( $H = 0.2273$ ( $B = 0.9219$ ( $CB = 0.7124$ )	37
<b>Fig. 21</b> Árbol bootstrap de caracteres con pesado <i>a priori</i> (1 =82 pasos	U1
IC=0.6220 IH=0.3780 IB=0.8385 CB=0.5215)	38
<b>Fig. 22</b> Árbol jackknife de caracteres con pesado <i>a priori</i> ( $I = 89$ , $IC = 0.5730$	00
IH=0 4270 IB=0 8021 CB=0 4596)	38
<b>Fig. 23.</b> Árbol de consenso estricto de 63 cladogramas con caracteres	00
de pesado sucesivo (1=35.60523, IC=0.8333, IH=0.1667, IB=0.9445	
CB=0 7870)	39
<b>Fig. 24.</b> Árbol bootstrap con caracteres de pesado sucesivo (1 =44. IC=0.6646	00
H=0.3354 $IB=0.8599$ $BC=0.5715$	39
Fig 25 Clado A formado nor especies de Dinophysis Ornithocercus e	00
Histiones a) muestra dos subclados (1 v 2) el 1 formado nor especies de los	
rinsienes, a) muestra dos subclados (1 y 2), el 1 formado por especies de los réneros Ornithocercus e Histioneis y el 2 por especies de la sección Acuta y la	
sección Caudata h) - h) muestran el clado A formado por los subclados 1, 2 y 3	
este último constituído nor especies de la sección	
Hastata	41
Fig 26 Clado B formado nor las especies de <i>Phalacroma</i> (excepto P	τı
expusum) a) muestra el subclado 1 formado por la sección Argus (P	
scrobiculatum) Botundatum (P. rotundatum v. P. parvulum) v. el subclado 2 por	
especies de la sección Bana b) muestra los mismos subclados y c) muestra	
solo el subclado 2	42
<b>Fig. 27.</b> Especies secuenciadas <b>a)</b> Ornithocercus thumii D6-22 <b>b)</b>	
Ornithocercus thumii D8-20, c) Ornithocercus magnificus D8-18, d)	
Ornithocercus steinii D8-08. e) Ornithocercus steinii D8-15. f) Dinophysis	
caudata D8-22. <b>a)</b> Phalacroma argus D8-16. <b>h)</b> Phalacroma dorvphorum D8-	
13	43
Fig. 28. Filogenia de probabilidad máxima (ML). Suporte de ramas: bootstraps	1000
para (100) ML / bootstraps (1000) para vecino más cercano. Valores Bootstrap	
<60. Numeros de secuencias del GenBank incluidos	44
Fig. 29. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis acuminata</i>	47
Fig. 30. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis exigua</i>	48
Fig. 31. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis fortii</i>	49
Fig. 32. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis recurva</i>	50
Fig. 33. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis similis</i>	51
Fig. 34. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis</i> aff. <i>similis</i>	52
Fig. 35. Mapa de distribución de Dinophysis hastata	53
Fig. 36. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis balechii</i>	54
Fig. 37. Mapa de distribución local de <i>Dinophysis</i> aff. <i>balechii</i>	55
Fig. 38. Mapa de distribución local de Dinophysis coniuncta.	56
Fig. 39. Mapa de distribución local de Dinophysis monacantha	57
Fig. 40. Mapa de distribución local de Dinophysis nias	58
Fig. 41. Mapa de distribución local de Dinophysis phalacromoides	59
Fig. 42. Mapa de distribución local de Dinophysis pusilla	60

							Página
Fia	43.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis schuettii	1 ayina 61
Fig.	44	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis aff_schuettii	62
Fig	45	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis swesvae	63
Fig	46	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis uracantha	64
Fig.	47.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis uracantha var. mediterranea	65
Fig.	48.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis uracanthoides	66
Fig.	49.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis caudata	67
Fia.	50.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis caudata var. diegensis	68
Fia.	51.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis caudata var. tripos	69
Fia.	52.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma rotundatum	70
Fia.	53.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma laeve	71
Fia.	55.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma operculoides	72
Fia.	56.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma parvulum	73
Fig.	57.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma rudgei	74
Fia.	54.	Maba	de	distribución	local de	Phalacroma sourniai	75
Fig.	58.	Mapa	de	distribución	local de	Dinophysis whittingiae	76
Fig.	59.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma argus	77
Fig.	60.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma apicatum	78
Fig.	61.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma ornamentatum	80
Fiq.	62.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma ovum	81
Fig.	63.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma porodictyum	82
Fig.	64.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma scrobiculatum	83
Fig.	65.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma cuneus	84
Fig.	66.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma rapa	85
Fig.	67.	Mapa	de	distribución	local de	Phalacroma mitra	86
Fig.	68.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma favus	87
Fig.	69.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma expulsum	88
Fig.	70.	Мара	de	distribución	local de	Dinophysis stenopterygium	89
Fig.	71.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma doryphorum	90
Fig.	72.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma palmatum	91
Fig.	73.	Мара	de	distribución	local de	Phalacroma paulseni	92
Fig.	74.	Мара	de	distribución	de Histi	oneis biremis	93
Fig.	75.	Мара	de	distribución	de Histi	oneis costata	94
Fig.	76.	Мара	de	distribución	de Histi	oneis garrettii	95
Fig.	77.	Мара	de	distribución	de Histi	oneis reticulata	96
Fig.	78.	Mapa	de	distribución	de Orni	thocercus magnificus	97
Fig.	79.	Mapa	de	distribución	de Orni	thocercus galea	98
Fig.	80.	Мара	de	distribución	de Orni	thocercus heteroporus	99
Fig.	81.	Мара	de	distribución	de Orni	thocercus orbiculatus	100
Fig.	82.	Мара	de	distribución	de Orni	thocercus quadratus var. assimilis	101
Fig.	83.	Мара	de	distribución	de Orni	thocercus quadratus t. simplex	102
Fig.	84.	Мара	de	distribución	de Orni	<i>thocercus</i> sp	103
Fig.	85.	Мара	de	distribución	de Orni	thocercus splendidus	104
rıg.	86.	мара	de	distribución	de Orni	thocercus steinii	105
⊢ıg.	87.	Мара	de	distribución	de Orni	thocercus thumil	106
⊢ıg.	88.	мара	de	distribución	de Meta	apnaiacroma skogsbergi	107
rıg.	89.	iviapa	de	aistribución	de Psel	udopnalacroma nasutum	108

		Página
	Fig. 90. Mapa de distribución de <i>Amphisolenia globifera</i>	109
	Fig. 91. Mapa de distribución de Amphisolenia bidentata	110
l	Fig. 92. Mapa de distribución de Amphisolenia brevicauda	111
	Fig. 93. Mapa de distribución de Amphisolenia inflata	112
	Fig. 94. Mapa de distribución de Amphisolenia laticincta	113
l	Fig. 95. Mapa de distribución de Amphisolenia lemmermanni	114
	Fig. 96. Mapa de distribución de Amphisolenia palmata	115
	Fig. 97. Mapa de distribución de Amphisolenia rectangulata	116
	Fig. 98. Mapa de distribución de Amphisolenia schauislandi	117
	Fig. 99. Mapa de distribución de <i>Amphisolenia</i> sp	118
	Fig. 100. Mapa de distribución de Amphisolenia truncata	119
	Fig. 101. Mapa de distribución de Oxyphysis oxytosoides	120
	Fig. 102. Mapa de distribución de <i>Citharistes regius</i>	121
	Fig. 103. Mapa de distribución de Prorocentrum micans	123
	Fig. 104. Mapa de distribución de <i>prorocentrum compresum</i>	124
	Fig. 105. Mapa de distribución de <i>Prorocentrum gracile</i>	125
	Fig. 106. Mapa de distribución de <i>Prorocentrum sigmoides</i>	126
	Fig. 107. Mapa de distribución de Prorocentrum mexicanum	127
	-	

## RESUMEN

Dinophysis Ehrenberg y Phalacroma Stein son dos géneros de dinoflagelados tecados del Orden Dinophysales; son marinos, planctónicos e importantes debido a su alta diversidad de especies y capacidad de producir toxinas que causan al humano intoxicación diarreica por consumo de mariscos. Ambos géneros comparten varios caracteres morfológicos por lo cual Phalacroma fue propuesto en 1916 como sinónimo de Dinophysis. Actualmente, se ha restaurado a Phalacroma con base en caracteres moleculares. Sin embargo, son pocos los estudios basados en morfología, debido a esto se plantearon los objetivos de evaluar cladísticamente si los géneros Dinophysis y Phalacroma son monofiléticos, así como las relaciones filogenéticas entre sus especies, con base en caracteres morfológicos y moleculares; y caracterizar las especies de los géneros Dinophysis y Phalacroma, así como otras especies de Dinophysales y Prorocentrales encontradas en el Pacífico mexicano. Para ello se trabajó con muestras recolectadas con redes de fitoplancton durante el periodo 2007-20011 en el Pacífico mexicano. Se encontraron y estudiaron 43 taxones de Dinophysis y Phalacroma, y 29 taxones de otros Dinophysales (Amphisolenia, Citharistes, Histioneis, Ornithocercus, Metaphalacroma, Pseudophalcroma, Oxyphysis, y Prorocentrum). De los 72 taxones en total se seleccionó un subconjunto de taxones para el análisis cladístico y se utilizaron esquemas tradicionales y recientes de clasificación como punto de partida.

Se seleccionaron 22 especies de *Dinophysis* y *Phalacroma* para el análisis cladístico morfológico y otras 5 especies fueron incorporadas de la literatura. Además, se usaron especies de los géneros *Prorocentrum*, *Amphisolenia*, *Histioneis* y *Ornithocercus* como grupo externo. El análisis cladístico incluyó 13 caracteres morfológicos. Se analizaron estos mismos géneros con caracteres moleculares obtenidos de la región larga (LSU) del gen del ADNr. Ocho secuencias de ADNr (LSU) de Dinophysales fueron obtenidas en laboratorio y cuarenta secuencias del GenBank de Dinophysales y Prorocentarles fueron usadas. Todos los taxones encontrados son descritos e ilustrados. Siete especies de *Dinophysis* y tres de *Amphisolenia* fueron nuevos registros para la zona. Además, se proponen tres nuevas especies (*Dinophysis*)

i

*conjuncta* sp. nov, *Phalacroma ornamentatum* sp. nov. y *Phalacroma palmatum* sp. nov.), así como otras cinco posibles nuevas especies (*Dinophysis.* aff. *similis*, *D.* aff. *balechii*, *D.* aff. *schuettii*, *Amphisolenia* sp., *Ornithocercus* sp.). Este estudio demuestra para el género *Phalacroma* que la forma prominente de la epiteca es un carácter apomórfico, pero también podría serlo la forma celular obovada u obovada angulada, mientras que *Dinophysis* tiene como carácter apomórfico, su epiteca menor en anchura que la hipoteca, y como posible apomorfía, su forma ovada en vista lateral. El género *Dinophysis* hasta el momento se presenta como grupo parafilético que sistemáticamente podría tratarse de un género con dos subgéneros o bien dos secciones: Hastata y Acuta. El género *Phalacroma* se muestra como grupo polifilético, pero algunas de sus especies necesitan ser descritas o redescritas para aportar conocimiento.

### ABSTRACT

Dinophysis Ehrenberg and Phalacroma Stein are two genera of thecate dinoflagellates, Orden Dinophysales that are marine and truly planktonic, and are important because their high species diversity and production of certain toxins (okadaic acid or dinophysitoxin), which produce diarrheic shellfish poisoning to humans by consumption of contaminated seafood. The two genera share morphological characters such that in 1916 the genus *Phalacroma* was proposed to be synonym of *Dinophysis*; more recently, these genera have been studied using molecular characters and consequently Phalacroma has been restored. However, morphological studies of the two genera and their species are few, because of; this work has raised the following objectives: Assess cladistically the genera Dinophysis and Phalacroma and phylogenetic relationships among species based on morphological and molecular character. I have worked with samples collected with phytoplankton nets of various meshes, during the period 2007-2011. I found 43 taxa of Dinophysis and Phalacroma, and 29 taxa of others dinoflagellates genera: Amphisolenia, Citharistes, Histioneis, Ornithocercus, Methaphalacroma, Pseudophalcroma, Oxyphysis, and Prorocentrum. All the taxa were described and illustrated. Seven Dinophysis species and three Amphisolenia species are new records from the Mexican Pacific. Additionally, I propose three new species (Dinophysis conjuncta, Phalacroma ornamentatum and Phalacroma palmatum), and others five possible new species (Dinophysis. aff. similis, D. aff. balechii, D. aff. schuettii, Amphisolenia sp., Ornithocercus sp.). With the information obtained from the specimens studied and the literature reviewed, 32 species were chosen for the cladistic analysis, including 13 morphological characters of Dinophysis and Phalacroma rooting with outgroup (Prorocentrum, Amphisolenia, Histioneis and Ornithocercus). The same genera were also analyzed using molecular characters obtained by the single-cell PCR protocol; the LSU of the rADN was used as marker. Eight sequences of rADN (LSU) of Dinophysales were obtained in laboratory, and forty sequences from the GenBank for Dinophysales and Prorocentarles were used. This study shows that the prominence of the epitheca in *Phalacroma* is an apomorphic character, but the cell shape ovobate or obovate angled could be an apomorphic character. *Dinophysis* has epitheca less wide is considered as an apomorphic character, and cell shape ovate in view lateral as a possible apomorphy. The genus *Dinophysis* appears as paraphyletic group, with two subgenera or two sections: Hastata and Acuta. The genus *Phalacroma* appears as a polyphyletic group; some species of this genus need to be described or redescribed, to provide knowledge.

## I. INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados son un grupo diverso y complejo de organismos que forman parte del fitoplancton (conjunto heterogéneo de microorganismos

acuáticos que se encuentran en la zona eufótica en aguas continentales y marinas) (Hernández-Becerril, 1993). Estos se caracterizan por ser organismos unicelulares, eucariontes y por lo general, solitarios (aunque algunos forman cadenas) que presentan un núcleo con cromosomas condensados y los pigmentos fotosintéticos de clorofilas "a" y "c<sub>2</sub>", fucoxantina, ficobilinas, peridinina y dinoxantina (Fensome *et al.*, 1993). Sin embargo, de 2000 especies reportadas, sólo el 50% de ellas realizan fotosíntesis (Taylor *et al.*, 2008).

Todos los dinoflagelados presentan una epiteca y una hipoteca que se encuentran separadas por un *cingulum* (constricción), dos flagelos desiguales: uno longitudinal (sulcal) y otro en forma de listón que rodea a la célula en su ecuador (*cingulum*); así como un anfiesma (complejo de membranas que contienen pequeñas vesículas con celulosa) que en algunos de los dinoflagelados se presenta con una cubierta formada por placas de celulosa llamada teca (tecados), la cual básicamente está compuesta por una serie de membranas presentes en la pared celular. Estas placas son de gran importancia taxonómica, ya que su número y disposición, junto con otras características como la talla, forma y proporciones de las células; posición, desplazamiento y proyección del *cingulum*; y la presencia y forma de las aletas, son consideradas para la clasificación de los mismos (Fensome *et al.*, 1993; Steidinger & Tangen, 1997; Taylor *et al.*, 2003).

Los dinoflagelados se encuentran clasificados dentro de 14 órdenes (Fensome *et al.*, 1993), entre los cuales destaca el orden Dinophysales Kofoid debido a su elevado número de especies (que varía de 240 a 382 dependiendo del autor) (Sournia, 1995). La mayoría de las especies de Dinophysales cuentan con poblaciones de muy baja densidad, por lo que muchas son consideradas como raras (Kofoid, 1907; Wood, 1954; Taylor, 1976; Hernández Becerril & Meave, 1999). Todas sus especies son marinas y la mayoría se encuentran en los mares tropicales (Sournia, 1986), además ciertas especies están circunscritas a aguas oligotroficas y otras son umbrofilas. En cuanto a su nutrición, algunas especies tienen capacidad fotosintética, otras son heterótrofas o mixótrofas. Incluso, especies heterótrofas y mixótrofas son

2

capaces de desarrollar pedúnculos o tubos orgánicos como una estrategia de alimentación (Hansen, 1991; Jacobson & Andersen, 1994; Jacobson, 1999; Reguera, 2003).

Las especies fotosintéticas de este orden presentan distintos tipos de pigmentos y plástidos de diferente origen endosimbionte cuya naturaleza permanente o transitoria (cleptoplástidos) se encuentra aún en debate (Schnepf & Elbrachter, 1988; Hackett et al., 2003; Qiu et al., 2011; Kim et al. 2012). En el caso de especies del género Dinophysis Ehrengerg se han reportado hasta cinco distintos tipos de plástidos. Por ejemplo, Dinophysis acuta Ehrenberg y D. norvegica Claparède et Lachman presentan plástidos de origen endosimbionte relacionados a criptofitas (Schnepf & Elbrachter, 1988, 1999; Hackett et al., 2003). D. acuminata Claparède et Lachman, presenta plástidos de origen endosimbionte de clorofita (Kim et al. 2012), criptofita (Hallegraeff & Lucas, 1988; Hackett et al., 2003) rodofita (Qiu et al., 2011; Kim et al. 2012), y rafidofita (Kim et al., 2012), mientras que D. miles Cleve presenta plástidos de origen endosimbionte de una criptofita, una haptofita y una cianobacteria (Qiu et al., 2011). Mientras tanto, en especies del género Phalacroma Stein se ha encontrado plástidos de origen endosimbionte de una haptofita (Koike et al., 2005). Además, otras especies del orden presentan relación simbiótica con cianobacterias. En el caso de especies de Histioneis Stein y Ornithocercus Stein se pueden encontrar a las cianobacterias establecidas en las aletas cingulares, mientras que en Amphisolenia Stein, Citharistes Stein y Sinophysis Nie et Wang se han observado cianobiontes intracelulares relativamente comunes (Taylor, 1982; Hallegraeff & Jeffrey, 1984; Hallegraeff & Lucas, 1988; Gaines & Elbrachter, 1987; Lucas, 1991; Janson et al., 1995; Schnepf & Elbrachter, 1999; Qiu et al., 2011).

Algunas especies de *Dinophysis* tienen la capacidad de producir quistes como parte de su ciclo de vida (Mackenzie, 1992; Berland *et al.*, 1995; Giacobbe & Gangemi, 1997; Reguera González & Gil, 2001). La reproducción sexual de algunas de estas especies es a través de la inmersión de "células pequeñas" (Koike *et al.*, 2006) lo cual sugiere que especies actualmente reconocidas son en realidad parte de ciclos de vida complejos (Reguera *et al.*, 1995; Reguera González & Gil, 2001). Tal es el caso de *D. caudata* Saville-Kent la cual se ha observado en conjugación con células pequeñas que habían sido reconocidas como la especie *D. diegesis* Kofoid (Reguera & González-Gil, 2001). Estos mecanismos de reproducción (Reguera & González-Gil, 2001), así como los de nutrición heterótrofa (Hansen, 1991; Park *et al.*, 2006), las transiciones en el ciclo celular que incluyen la formación de células megacíticas (Reguera, 2003), y la edad de la población, afectan el tamaño y forma de las células (Reguera *et al.*, 2007).

En cuanto a la morfología de los miembros del orden Dinophysales, a estos se caracteriza por presentar una teca sencilla, dividida en dos valvas, derecha e izquierda, las cuales son separadas por una sutura sagital que en la mayoría de los casos es aserrada pero también puede presentarse lisa (por ejemplo, especies de *Amphisolenia*). Las células presentan una compresión lateral que va de muy notoria (por ejemplo en *Metaphacroma* Tai *et* Skogsberg), a poco conspicua como en algunas especies del género *Phalacroma*. Las células de Dinophysales presentan una epiteca usualmente reducida por lo que el *cingulum* se encuentra en posición anterior, al igual que, las dos aletas cingulares (anterior y posterior) y el sulcus, mismo que se encuentra en la región ventral de la hipoteca. Las aletas sulcales (izquierda y derecha) al igual que las cingulares presentan diferentes desarrollos, en el caso de las primeras, es la izquierda la que siempre destaca mientras que la derecha es menos desarrollada (Fensome *et al.*, 1993; Reguera, 2003; Hernández-Becerril *et al.*, 2008).

La fórmula tecal se encuentra formada por: 6-7 placas en la epiteca, 4 en el *cingulum*, 4 en el *sulcus* y 4-6 en la hipoteca (Sournia, 1986; Balech, 1988; Fensome *et al.*, 1993). Las placas epitecales, cingulares e hipotecales se encuentran distribuidas de tal manera que dos placas de cada región son dorsales y dos son ventrales, siendo las primeras las de mayor tamaño. Las placas son denominadas por sus iniciales en mayúsculas y un número que refiere su posición en secuencia de izquierda a derecha (por ejemplo, E1 corresponde a la epitecal ventral izquierda, E2 a la epitecal dorsal izquierda, E3 a la epitecal dorsal derecha y E4 a la epitecal ventral derecha) (Balech, 1988).

Además, las placas hipotecales ventrales también son denomidanas como anterior (la ventral izquierda) y posterior (la ventral dorsal) (Balech, 1988). La región del poro apical esta formada por 3 ó 4 pequeñas placas, las dos ventrales y una o dos plaquitas denominadas primera apical (A1) y segunda apical (A2) (Balech, 1988).

Las familias del orden Dinophysales varían de acuerdo al autor. Sournia (1986) considera a Dinophysaceae Stein, la cual es caracterizada principalmente por presentar formas redondeadas y ovales, una epiteca reducida, 4 placas hipotecales y en ocasiones una cámara feosomal en el cingulum, además de un poro ventral en epiteca y uno flagelar inmediatamente posterior al cingulum; Oxyphysiaceae Sournia, la cual es monogénerica y monoespecífica (Oxyphysis oxytoxoides Kofoid), caracterizada por ser fusiforme, con epiteca alongada, 4 placas hipotecales, carente de cámara feosomal, con un poro ventral en el ápice y uno flagelar inmediatamente posterior al *cingulum*; y Citharistaceae Kofoid *et* Skoksberg la cual presenta miembros reniformes, con epiteca reducida, 6 placas hipotecales, una cámara feosomal en la hipoteca, un poro ventral en epiteca y uno flagelar inmediatamente posterior al *cingulum*; mientras que Fensome *et al.* (1993) y Steidinger & Tangen (1997), mencionan a Dinophysaceae Ehrenberg, Amphisoleniaceae Lindemann cuyos miembros destacan por su extremada elongación celular, una epiteca muy reducida, 4 placas hipotecales, un poro ventral en epiteca y uno flagelar significativamente posterior al cingulum; y Oxyphyciaceae Sournia. En tanto que Hernández-Becerril et al. (2003), consideran a cuatro falimilas: Dinophysaceae, Oxyphyciaceae Citharistaceae y Amphisoleniaceae (Cuadro 1). Además, recientemente Gómez et al. (2011a) han mostrado con caracteres moleculares a Oxyphysis oxytoxoides (único miembro de la familia Oxyphyciaceae) como miembro del género *Phalacroma*, por lo cual, proponen la eliminación de la familia Oxyphyciaceae y sugieren en su lugar a la familia Phalacromaceae Gómez, López-García *et* Moreira. Sin embargo, en cualquier clasificación taxonómica a considerar, la familia Dinophysaceae sobresale porque contiene al género y especie tipos, y por el gran número de especies que aporta al orden Dinophysales.

	Dinophysaceae	Oxyphysiaceae	Citharistaceae	Amphisoleniaceae
Forma del	Redondo, oval	Fusiforme	Reniforme	Extremadamente
cuerpo				larga
Epiteca	Reducida	Elongada	Reducida	Muy reducida
Placas	4ó5	4	6	4
hipotecales				
Cámara	En el cingulum	ausente	En hipoteca	ausente
feosomal	o ausente			
Poro ventral	En epiteca	En el ápice	En epiteca	En epiteca
Poro	Inmediatamente	Inmediatamente	Inmediatamente	Significativamente
flagelar	posterior al	posterior al	posterior al	posterior al cingulum
	cingulum	cingulum	cingulum	_

**Cuadro 1.** Tabla comparativa de caracteres morfológicos de las familias del orden Dinophysales.

La familia Dinophysaceae incluye formas redondeadas con el poro ventral en la epiteca y el poro flagelar inmediato al *cingulum*. El sulcus tiene una longitud variable, puede ser corto o alargado. Las aletas cingulares en algunos géneros como Histioneis y Ornithocercus desarrollan una cámara feosomal y las aletas sulcales pueden ser simples o complejas (Cuadro 1). El desarrollo de dicha cámara dio lugar a que autores como Kofoid & Skoksberg (1928) y Balech (1988) consideraran una familia más, Ornithocercaceae Kofoid et Skoksberg. La familia Dinophysaceae cuenta con los géneros: Dinophysis, Dinofurcula Kofoid et Skogsberg, Heteroschisma Kofoid et Skogsberg, Histioneis, Metaphalacroma, Ornithocercus, Parahistioneis Kofoid et Skogsberg, Phalacroma, Pseudophalacroma Jörgensen y Sinophysis. Los miembros del género Dinofurcula Kofoid et Skogsberg destacan por tener un cuerpo molariforme y el sulcus en la teca derecha del proceso ventral posterior, mientras que Heteroschisma Kofoid et Skogsberg lo hace por presentar una placa H1 de gran desarrollo. Por su parte, Metaphalacroma destaca por su tabulación epitecal, la cual consta de una placa epitecal ventral derecha y 4 placas apicales, y por la presencia de una hilera central de poros en el cingulum. Además, Metaphalacroma y Pseudophalacroma son los únicos géneros de la familia Dinophysaceae que presentan una muesca epitecal. Por su parte, los miembros de Sinophysis presentan una morfología similar a Metaphalacroma pero se distinguen principalmente por ser betónicos. En el caso de Histioneis y Ornithocercus se pueden distinguir por sus aletas cingulares y sulcales (Cuadro 2), mientras que Dinophysis y Phalacroma son más complejos por su diversidad de formas (Cuadro 2).

La familia Dinophysaceae destaca en riqueza específica por sus géneros *Dinophysis* (104 especies) y *Phalacroma* (41 especies) los cuales aportan el mayor número de especies. Además de la importancia por su riqueza específica, estos géneros contienen especies de gran interés para los humanos debido a su capacidad de producir toxinas –Ácido okadaiko o dinophysitoxinaque causan intoxicación diarreica por consumo de mariscos. Por lo cual, llegan a tener impacto tanto en la salud humana como en la economía de pesquerías y acuicultura (Hallegraeff & Lucas, 1988).

	Dinophysis	Phalacroma	Ornithocercus	Histioneis
Forma de la célula vi	Ovada, circular, elipsoide, reniforme, trapezoide	Ovada, elipsoide, subcircular, biconico, cuña	Circular	Circular o irregularmente circular
Forma de la célula v d/v	Fuertemente comprimida bilateralmente generalmente lenticular	Comprimida lateralmente, lenticular, subcircular, oblonga e irregular	comprimida bilateralmente generalmente lenticular	comprimida bilateralmente generalmente lenticular
Epiteca	Usualmente baja y reducida	Usualmente alta	Baja	Baja
Hipoteca	Con o sin proceso o apéndices	Con o sin proceso o apéndices	Sin proceso	Sin proceso
Aletas cingulares	Ambas bien desarrolladas, la anterior vertical de cónica a trapezoide. Costillas generalmente presentes, pero pueden estar ausentes	Ambas poco desarrolladas y sub-iguales, la anterior horizontal y en forma de listón. Costillas generalmente presentes	Ambas bien desarrolladas, con costillas	Ambas bien desarrollada, con costillas
Aleta cingular posterior	Trapezoide (vertical)	En forma de listón (horizontal)	Trapezoide (vertical)	Trapezoide (vertical)
Aleta sulcal izquierda	Usualmente larga, dos o tres costillas	Usualmente larga con tres costillas	Extendida hasta el borde posterior, con mas de tres costillas	Larga con tres costillas
Aletas parasagital es	Ausentes	Pueden estar presentes	Ausentes	Ausentes

**Cuadro 2.** Tabla comparativa de caracteres morfológicos de géneros del orden Dinophysales, de la familia Dinophysaceae. Las abreviaciones son: vl, vista lateral, v d/v, vista dorso-ventral.

El género *Dinophysis* cuya especie tipo de la familia Dinophysaceae y del orden Dinophysales, *D. acuta*, fue descrita en 1840 se le reconoce por ser

comprimido bilateralmente y presentar el *cingulum* desplazado a la región anterior y por lo tanto, tiene una epiteca siempre baja y pequeña. El cingulum es angosto y puede ser recto o ligeramente cóncavo o convexo (Kofoid & Skoksberg, 1928). Las dos aletas cingulares son desarrolladas pero algunas veces la posterior es mas angosta que la anterior. El sulcus esta limitado por dos aletas de diferente desarrollo, siendo la derecha más corta y más estrecha. La aleta izquierda usualmente tiene forma trapezoide y está formada por dos porciones separables: la anterior y la posterior, ambas limitadas en su parte anterior por las costillas R1 y R2, respectivamente; algunas especies en la segunda porción tienen también una costilla posterior (R3) (Kofoid & Skoksberg, 1928). Cuando el R3 está presente, se encuentra en la teca derecha, mientras que las R1 y R2 pertenecen a la teca izquierda. Algunas especies presentan uno o dos apéndices y pueden o no presentar una o más espinas pertenecientes a la teca derecha. La aleta sulcal izquierda puede estar unida a ese o esos apéndices. La forma del cuerpo es muy variable, desde isodiamétrica (circular) hasta ovobada. Usualmente en vista lateral tienen forma subovada, subcircular, subellipsoidal, subobovada, subreniforme, subtrapezoide y algunas se agudizan en la región posterior para prolongarse en uno o en dos procesos (Kofoid & Skoksberg, 1928). La ornamentación es bastante variable, suele estar constituida por poroides de diferente desarrollo, con poros de diferente distribución (Fig. 1) pero constantes al borde de la sutura sagital.

Desde el punto de vista tabular, la epiteca presenta dos pares de placas: dos dorsales que forman las dos valvas epitecales y dos ventrales de tamaño muy reducido que llevan dos aletas más o menos angostas y largas, que completan en la región ventral a la aleta cingular anterior (Balech, 1967a). Entre la epiteca ventral izquierda y el extremo ventral de la dorsal izquierda, en una muesca de ésta, hay una plaquita perforada que se llama placa del poro (Balech, 1967a). El *cingulum* está formado por cuatro placas también en dos pares: las dorsales y las ventrales siendo estas últimas más cortas que las primeras. La hipoteca está constituida por dos placas hipotecales dorsales, unidas por la sutura sagital. Casi toda la aleta sulcal izquierda, entre R1 y R3 está formada por dos placas de cuerpo muy angosto. La anterior está junto al

8

borde izquierdo de la sutura y la posterior junto al lado derecho (hipotecales ventrales izquierda y derecha, respectivamente). El *sulcus* está formado por 4 placas principales, de las cuales la mayor es la posterior; en general su forma es de hacha, con una prolongación anterior izquierda y otra anterior derecha que puede tener el borde lateral dentado (Balech, 1967a). Por delante de esa sulcal posterior, designada Sp, hay tres placas: una a la izquierda y una a la derecha (Balech, 1967a), la cual suele tener tener forma de raqueta irregular, y el espacio limitado por dichas placas se cierra en su mayor parte por una tenue placa media.



**Fig. 1.** Diagrama de un dinophysal idealizado de *Dinophysis* sección Hastata con sus principales caracteres morfológicos.

Las especies dentro del género *Dinophysis* han sido clasificadas taxonómicamente en las secciones: Homunculus, Acuta, Sacculus, Hastata, Spharica y Rotundata (Pavillard, 1916), o bien, Acutae, Ovum, Spharicae, Homunculus, Hastatae y Scolops (Jörgensen, 1923). Otra propuesta de clasificación de *Dinophysis* fue presentada por Kofoid & Skogsberg (1928) y retomada por Schiller (1933). Sin embargo, dicha clasificación no cuenta con ubicación taxonómica y sólo son mencionados los grupos: Acuta, Hastata y Caudata.

El otro género de la familia Dinophysaceae importante por su riqueza de especies y parecido con *Dinophysis* es *Phalacroma*, fue descrito en 1883 (*P*.

porodictyum Stein, especie tipo) y se le reconoce como un género diverso cuyos miembros presentan especies de talla mediana a grande (21-148µm) que en vista lateral presentan una forma usualmente circular, subcircular, elipsoide o subelipsoide, obovada o subobovada, siendo las dos últimas las formas más comunes. Otras formas encontradas en las especies de estos géneros son; biconicas, redondeadas, cuneadas, subconica, subrombica, cuneada, subcuneada o forma de higo invertido (Kofoid & Skoksberg, 1928, Schiller, 1933). Tienen el cuerpo menos comprimido bilateralmente que las especies de Dinophysis, pero hay pocas excepciones donde el diámetro dorsoventral y transverso es subigual (Kofoid & Skoksberg, 1928). En vista dorsoventral, el cuerpo es generalmente obovado, elipsoidal o lenticular. Uno de los rasgos más característicos de Phalacroma es la epiteca usualmente ancha y alta, incluso tan alta como la hipoteca y más o menos aplanada (Kofoid & Skoksberg, 1928, Schiller, 1933). En casos excepcionales la epiteca es ligeramente mas ancha que la hipoteca y en pocas especies conocidas (P. expulsum Kofoid et Michener) tiene una reducción en altura y una disminución del ancho. P. expulsum ha sido una especie intermedia entre Phalacroma y Dinophysis y es junto con P. stenopterigium Jörgensen (considerado por algunos, sinónimo de P. expulsum) los únicos representantes del género con la epiteca no del todo visible (en vista lateral) por encima de la aleta cingular anterior, ya que por regla general, la epiteca es más alta o cercana al centro (Kofoid & Skoksberg, 1928). El *cingulum* es angosto de ancho subuniforme a lo largo, plano o ligeramente cóncavo o convexo, se encuentra en posición ecuatorial o desplazado hacia la región anterior y cruza la cara lateral en línea recta (Kofoid & Skoksberg, 1928). El sulcus usualmente se encuentra extendido hasta la mitad de la longitud de la hipoteca pero podría ser un poco mas corto o largo y no se extiende más allá de la epiteca (Kofoid & Skoksberg, 1928). En la mayoría de las especies las aletas cingulares no son muy desarrolladas y su orientación es horizontal, de anchura subuniforme (Schiller, 1933), pero puede ser vertical (P. expulsum) (Kofoid & Skoksberg, 1928). Estas aletas pueden no presentar costillas o bien tenerlas usualmente fuertes, rectas, simples y equidistantes.

Las aletas sulcales son continuación de la aleta cingular posterior. La aleta sulcal derecha pertenece totalmente a la valva derecha mientras que la aleta sulcal izquierda pertenece en su porción anterior a la valva izquierda y en su porción posterior a la valva derecha (Schiller, 1933). La aleta sulcal derecha es siempre más pequeña que la izquierda y varía en forma y tamaño, por lo general no presentan estructuras diferenciadas (Schiller, 1933), pero en ocasiones puede presentar una costilla o reticulación (Kofoid & Skoksberg, 1928). La aleta sulcal izquierda es también muy variable, usualmente es aproximadamente la mitad del largo de la hipoteca pero puede llegar a ser mas corta o igual que la hipoteca, en la mayoría de la especies tiene forma subtrapezoide y casi siempre presenta tres costillas R1, R2, R3 (Schiller, 1933), de ellas la mas variable es R3 ya que se presenta variación de su longitud o incluso estar ausente (Kofoid & Skoksberg, 1928). En algunas especies se pueden presentar además de las tres costillas principales, costillas secundarias o bien reticulación. También, se pueden presentar aletas parasagitales que rodean al cuerpo una al lado de la otra sobre la sutura sagital pero sin presentarse en el cingulum. La ornamentación es variable, suele estar constituida por presencia de poroides o areolas de diferente desarrollo, con poros de diferente distribución pero constante al borde de la sutura sagital (Fig. 1) (Schiller, 1933).

Las especies dentro del género Phalacroma fueron clasificadas por Pavillard (1916) en dos subgéneros, cada uno con sus respectivas secciones, subgénero Euphalacroma: sección Oblonga, Argus Cuneus, y Podophalacroma; y subgénero Paradinophysis: sección Rotundati y Urophalacroma (Pavillard, 1923), mientras que para Jörgensen (1923) el género Phalacroma sólo tiene las secciones: Paradinophysis, Euphalacroma, Cuneus, Argus, Podophalacroma y Europhalacroma. Otra propuesta de clasificación para Phalacroma fue la presentada por Kofoid & Skogsberg (1928) misma que fue retomada por Schiller (1933) pero al igual que en Dinophysis, en ninguno de estos se cuenta con una ubicación taxonómica y sólo son mencionados los grupos: Contractum, Rotundatum, Argus, Cuneus, Rapa, Expulsum, Limbatum, Doryphorum, Practextum y Reticulatum.

La gran diversidad de formas en ambos géneros (Dinophysis y Phalacroma), las semejanzas entre ellos (comprimidos lateralmente, con cingulum desplazado anteriormente, presencia de aletas cingulares y sulcales donde la sulcal izquierda es más desarrollada que la derecha) y principalmente la tabulación sobrepuesta, fueron argumentos (Balech, 1967a; Abe, 1967) para fucionar ambos géneros. Tiempo después, el género Phalacroma fue retomado (Hallegraeff & Lucas, 1988; Steidinger & Tangen, 1997) considerando a la epiteca protuberante (claramente visible en vista lateral) o plana (Schiller, 1933; Balech, 1967; Steidinger & Tangen, 1997) y las aletas cingulares angostas y horizontales (Steidinger & Tangen, 1997) como caracteres de importancia taxonómica, lo que causó gran controversia y confusión. Años después, Edvardsen *et al.* (2003) sugirieron con caracteres moleculares la separación de los géneros, al obtener como resultado la separación de Phalacroma rotundatum Claparède et Lachman de especies de Dinophysis (D. acuta, D. acuminata, D. caudata, D. dens Pavillard, D. fortii Pavillard, D. norvegica, D. sacculus Stein), pero no fue sino hasta el 2009 que otros trabajos con resultados semejantes le dan mayor peso a la separación de Dinophysis y Phalacroma, (Handy et al., 2009; Jensen & Daugbjerg, 2009) de manera que se restaura formalmente el género Phalacroma (Jensen & Daugbjerg, 2009; Gómez et al., 2011a) y es diferenciado morfológicamente por la altura de la epiteca, la cual tiene un desarrollo de hasta 1/4 de la longitud de la célula (Hastrup & Daugbjerg, 2009). Sin embargo, existe un vacío en estudios sistemáticos filogenéticos con caracteres morfológicos y queda incompleto el análisis de los géneros mencionados (Jensen & Daugbjerg, 2009).

Los estudios de filogenia de dinoflagelados, publicados por Edvarsen *et al.* (2003), Hart *et al.* (2007), Handy *et al.* (2009), Jensen & Daugbjerg (2009) y Gómez *et al.* (2011a, b), Park *et al.* (2011) presentan árboles filogenéticos basados en secuencias de ADN, donde se separan claramente especies del género de *Dinophysis* de especies del género *Phalacroma.* Aunque esta separación es apoyada significativamente, los autores coinciden en que los resultados no son suficientes para concluir la restauración de todas las especies de *Phalacroma* (Edvarsen *et al.*, 2003; Jensen & Daugbjerg, 2009) y recomiendan la realización de futuras investigaciones que incluyan marcadores

genéticos complementarios (Gómez *et al.*, 2011b), así como caracteres morfológicos que caracterizarán al menos cuatro géneros nuevos (Jensen & Daugbjerg, 2009). Por tal motivo, este trabajo tuvo el propósito de realizar un estudio cladístico basado en caracteres morfológicos y moleculares que ayuden a esclarecer la situación de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma*.

#### **II. ANTECEDENTES**

Los dinoflagelados han sido objeto de estudio en diferentes áreas del conocimiento como por ejemplo: morfología, florística, taxonomía, biogeografía, biología celular, ecología, toxicología, así como en filogenia molecular. En el caso de los estudios realizados para el orden Dinophysales destacan los realizados en el área de la morfología, taxonomía y florística, biología celular y filogenia molecular.

Los estudios morfológicos de especies Dinophysales no son muchos a nivel mundia y la mayoría de estos son relativamente viejos. Entre los trabajos mas detacados sobre especies de este Orden son: el presentado por Jörgense (1923), el cual presenta especies del Mar Mediterraneo y se proponen 8 nuevas especies de los géneros *Dinophysis*, *Phalacroma* y *Ornithocercus*; Kofoid & Skogsberg (1928) que muestra especies de 12 géneros de Dinophysales del Pacífico, de las cuales, 28 fueron nuevas especies y 4 fueron nuevos géneros. Además da información histórica de cada género.

Otros trabajos morfológicos destacados son: Tai & Skogsberg (1934) que presentaron la estructura tecal con énfasis en la región sulcal de especies de *Dinophysis*, *Phalacroma*, *Metaphalacroma*, *Pseudophalacroma nasutum* (Stein) Jörgensen y *Oxyphysis* Kofoid, y además se describio el género *Metaphalacroma* con su única especie *M. skogsbergii* Tai *et* Skogsberg; Abé (1967) y Balech (1967a) donde ambos trabajos presentaron estudios de la tabulación de *Dinophysis* y *Phalacroma* y propusieron a *Phalacroma* como sinónimo de *Dinophysis*; Abé (1967b) que estudió la morfología de especies de los géneros *Amphisolenia*, *Histioneis*, *Ornithocercus*, *Triposolenia* Kofoid, además de especies del Orden Prorocentrales Lemmermann; Balech (1967b) que dio a conocer la tabulación de 6 especies de *Dinophysis* de la región de Monterrey en California; Norris & Berner (1970) que presentaron un estudio detallado de las placas tecales de 10 especies del género *Dinophysis* del Golfo de México; Balech (1971) donde presenta Dinophysoides de los géneros *Dinophysis*, *Heteroschisma*, *Histioneis*, *Metaphalacroma*, *Ornithocercus*; y Hallegraeff & Lucas (1988) que mostraron diferentes caracteres morfológicos de especies de Dinophysales, su distribución, así como la presencia o ausencia de cloroplastos.

Los estudios mundiales de florística y taxonomía que incluyen especies de Dinophysales son abundantes. Entre los más consultados se encuentra Schiller (1933) el cual es una recopilación con las especies de Dinophysales descritas hasta el año 1933; Balech (1980) que presenta entre otras especies 78 especies de Dinophysales de Atlántico sudoccidental; Dodge (1981) donde muestra 11 especies de *Dinophysis* y *Phalacroma* con sus respectivas distribuciones en aguas británicas. En cuanto a trabajos florísticos y taxonómicos de Dinophysales en aguas mexicanas se pueden mencionar los trabajos de Hernández-Becerril *et al.*, 2003 y 2008, donde se realiza una revisión de las especies del orden Dinophysales encontradas en dichas aguas; y Parra-Toriz *et al.* (2011) que presenta las especies de Dinophyales y Prorocentrales del Sistema Arrecifal Veracruzano ubicado en el suroeste del Golfo de México recolectadas durante el periodo de 1999 a 2002.

En el área de biología celular se encuentran los realizados por Takishita *et al.* (2002), y Koike *et al.* (2005), los cuales dan evidencia de la presencia de kleptoplastidos en *Dinophysis*. En biología del desarrollo se encuentran los de: Park *et al.* (2006), que reportan el primer cultivo de *Dinophysis*; Koike *et al.* (2006), que dan a conocer el proceso de reproducción sexual de *Dinophysis fortii*; y a Reguera *et al.*, (2007), que reconstruyen la historia de vida de *D. caudata.* Entre los trabajos de ecología se encuentra el presentado por Carvalho *et al.* (2008), donde registra la estrategia de alimentación de especies de *Dinophysis*.

Por otra parte, en estudios de biología molecular se tiene a Giacobbe *et al.* (2000), que trabajaron con ADNr y cuestiones toxicológicas de *Dinophysis* 

sacculus; Rehnstam-Holm et al. (2002), que realizaron comparaciones poblacionales y estudios moleculares del ADNr de las especies D. acuminata, D. norvegica y D. acuta; Edvarsen et al. (2003), que muestran un árbol filogenético para dinoflagelados realizado con ADNr donde separan a los géneros de Dinophysis de Phalacroma; Hart et al., (2007), que trabajaron con filogenia molecular de cinco especies de Dinophysis; Handy et al., (2009) y Jensen & Daugbjerg (2009), cuyos trabajos presentan filogenias moleculares de dinoflagelados donde incluyen algunas especies de *Histioneis*, *Dinophysis*, Ornithocercus y Phalacroma; Gómez et al. (2011a) que han mostrado a Oxyphysis oxytosoides como sinónimo de Phalacroma oxytosoides por medio de datos moleculares, sugieren la creación de la familia Phalacromaceae y muestran la existencia de "especies crípticas" dentro del denominado complejo D. hastata Stein; Park et al. (2011) que relacionan los clados obtenidos por datos de ADNr con aspectos ecológicos como la nutrición y fisiológicos como el tipo de pigmentos presentes en las especies; y Qiu et al. (2012) que demostraron la existencia de tres tipos diferentes de cloroplastos (tipo criptofita, haptofita y cianofita) en D. miles mediante datos moleculares.

## **III. JUSTIFICACIÓN**

Aún cuando existen numerosos trabajos de gran relevancia acerca de las especies de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma*, la mayoría de sus especies no han sido estudiadas a detalle, a pesar de la importancia que representan muchas de estas especies para el hombre. La mayoría de los trabajos realizados a nivel mundial sobre dichos géneros se han centrado en especies como: *Dinophysis acuminata, D. acuta, D. caudata, D. norvegica, D. sacculus, D. siankanensis* Becerril-Almazán *et* Hernández-Becerril, *D. tripos* Gourret, *Phalacroma rapa* Stein y *P. rotundatum* e ignorando un gran numero de especies de estos géneros especialmente de *Dinophysis* de la sección Hastata. Además, los estudios sistemáticos y filogenéticos han sido realizados únicamente por medio de caracteres moleculares y no se han considerado los morfológicos, siendo que, la identificación práctica de las especies, se realiza por medio de estos, por lo tanto, el conocimiento morfológico, sistemático y

filogenético de las especies de ambos géneros ha quedado incompleto. El presente trabajo pretende evaluar los caracteres morfológicos con valor taxonómico en *Dinophysis* y *Phalacroma* e inferir las relaciones filogenéticas de especies del Pacífico mexicano de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* de acuerdo a caracteres morfológicos y moleculares para reconocer los posibles grupos monofiléticos.

## **IV. HIPÓTESIS**

Los caracteres morfológicos y moleculares de las especies de *Dinophysis* y *Phalacroma* encontradas en el Pacífico mexicano, así como de otras especies tomadas de la literatura, serán de utilidad para demostrarán la monofilia y por lo tanto la genuina separación de estos géneros así como sus relaciones filogenéticas, siguiendo métodos cladísticos.

## **V. OBJETIVOS**

### V. 1. Objetivo General

Determinar cladísticamente si los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* son monofiléticos, así como las relaciones filogenéticas entre sus especies, con base en caracteres morfológicos y moleculares.

## V. 2. Objetivos Particulares

1.- Evaluar la monofilia de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* de acuerdo a caracteres morfológicos y moleculares

2.- Proponer una hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies de *Dinophysis* y *Phalacroma*.

3.- Caracterizar las especies de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma*, y especies de Dinophysales y Prorocentrales encontradas en el Pacífico

mexicano, con base en caracteres morfológicos que permitan inferir las relaciones filogenéticas.

## **VI. ÁREA DE ESTUDIO**

México cuenta con casi 10,000 km de costa, de los cuales 4,188 km corresponden al Pacífico Mexicano (Meneard & Smith, 1966). A estos litorales se les ha sectorizado de acuerdo a criterios climáticos-oceanográficos (Hernández-Becerril *et al.*, 2003) en cuatro regiones: 1) la costa occidental de la Península de Baja California, 2) el Golfo de California, 3) el Pacífico Tropical Mexicano y 4) el Golfo de Tehuantepec. Las cuatro regiones han sido consideradas para el presente estudio (Fig. 2).

## VI. 1. Costa occidental de la Península de Baja California.

La región occidental de la Península de Baja California tiene la influencia de la Corriente de California, la cual tiene su origen en latitudes altas y se caracteriza por sus temperaturas y salinidades bajas (2°C a 4°C y 32 de salinidad) (De la Lanza, 1991), mismas que hacia el sur, se incrementan en la superficie por calentamiento solar, de modo que la temperatura puede llegar hasta los 15°C ó 20°C en el invierno y de 20°C a 25°C en el verano, mientras que su salinidad va de 33.5 cerca de la frontera norte de México a 34.0 frente a Cabo San Lucas (Bandan, 1997).

La Corriente de California forma parte del gran giro subtropical del Pacífico Norte y fluye desde el Golfo de Alaska hasta el extremo de la Península de Baja California (Bandan, 1997). Su expresión superficial tiene una anchura de aproximadamente 700 km (Bandan, 1997). Cerca de la costa se observa una Contracorriente de California que fluye desde la boca del Golfo de California hasta latitudes mayores, donde se le conoce como Corriente de Davidson (Wooster & jones, 1970; Wickman, 1975).

Esta contracorriente se sitúa a menos de 30 km de la costa y a 300 m de profundidad, puede alcanzar 100 ó 120 km de ancho y se caracteriza por agua relativamente cálida (ecuatorial), salada y con nutrientes elevados (Bandan, 1997). Además, en los meses de primavera, los vientos dominantes, productores de surgencias, obliteran la porción superficial de la Contracorriente, que prosigue como Subcorriente de California, adherida al talud continental (Bandan, 1997), la cual, induce un sistema complicado de frentes, localizados generalmente en la región de la boca del Golfo de California (Griffiths, 1968). Adicionalmente, en otoño e invierno también se presentan surgencias ocasionadas por vientos dominantes del noroeste (25-30 N), aunque estos suelen ser menos intensos que las presentadas en primavera (Pavlova, 1966; Chávez de Ochoa, 1975).

## VI. 2. Golfo de California.

Esta es una región cuya influencia llega hasta Cabo Corrientes, Jalisco (20° N -105°.42' W). Esta es la única cuenca de evaporación que se encuentra en el Pacífico mexicano y se caracteriza por presentar una capa superficial de alta salinidad, una fuerte fluctuación de temperatura (9 a 22°C) y un patrón de circulación complejo (Cano-Pérez, 1991; De la Lanza, 1991). En marzo, tiene influencia de la Corriente de California, mientras que en septiembre, cobra importancia la Corriente Norecuatorial. También, el Golfo de California es caracterizado como una zona de alta fertilidad resultado de las altas concentraciones de nutrientes, debido al proceso de mezcla de las masas de agua por las fuertes corrientes de marea y por efectos de advección que se traducen en la existencia de remolinos en la zona (Lepley et al., 1975). Asimismo en la costa oriental del golfo se presentan surgencias marinas durante invierno-primavera y en la región occidental durante verano-otoño (Monreal et al., 1999; Hernández-Becerril et al., 2003); con lo cual, la producción de fitoplancton llega a ser elevada (Álvarez-Borrego et al., 1977; Hernández-Becerril et al., 2003).

18

De acuerdo a su hidrología el Golfo de California ha sido dividido en cuatro subcuencas (De la Lanza, 1991). La Porción Superior que presenta temperaturas extremas y gran evaporación, baja precipitación y altas salinidades (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975). El Canal de Ballenas, que presenta corrientes de marea longitudinales que causan una mezcla excesiva y altas temperaturas en el fondo, al igual que salinidades anómalas. La porción del Golfo Interior, que presenta salinidades y temperaturas superficiales relativamente altas debido a la influencia de la Corriente Norecuatorial, y agudas fluctuaciones de temperaturas estacionales, siendo los vientos los responsables de la circulación de las masas de agua de esta porción. La Entrada al Golfo, correspondiente a la porción más oceánica, y también la del agua con menor salinidad debido a la alta precipitación. Esta es considerada una zona de transición debido a que se reúnen aguas de origen subártico con las de origen tropical (De la Lanza, 1991).

## VI. 3. Pacífico Tropical Mexicano (PTM).

Esta porción del Pacífico se encuentra entre Cabo Corrientes, Jalisco y la frontera con Guatemala, entre las coordenadas 20°-14°30'N y 105°.42'-92°14'W (De la Lanza, 1991; Serviere-Zaragoza *et al.*, 1993). En esta región la columna de agua está influenciada por 4 tipos de masas de agua superficiales: a) el agua superficial tropical, b) el agua superficial subtropical, c) el agua superficial de la Corriente de California y d) el agua de la Corriente Norecuatorial (Garfield *et al.*, 1983). La columna de agua se caracteriza por tener una capa superficial con temperatura prácticamente constante a lo largo del año; las oscilaciones más agudas no sobrepasan los 5°C debido a la influencia de surgencias e intromisión de la Corriente de California. Asimismo presenta una termoclina somera (entre 10 y 30m) y permanente (Hernández-Becerril *et al.*, 2003).

Las aguas cálidas del PTM son densas debido a la intensa evaporación que permite la acción de fenómenos de convección que causan una fuerte mezcla en la capa superficial. Debido a que la porción de la plataforma continental del Pacífico es muy estrecha, la región costera es afectada por procesos locales particulares, tales como las descargas de ríos y patrones de vientos locales. Además el patrón de corrientes es variable porque lo giros anticiclónicos no logran penetrar hasta la costa (Wyrtki, 1965).

La porción occidental está dominada estacionalmente por dos corrientes antagónicas: la Corriente de California (de marzo a junio) y la Noerecuatorial (de noviembre a mayo), y la oriental lo está por el Golfo de Tehuantepec. Además, a diferencia de las regiones subtropicales anteriores, en las cuales domina el grupo de las diatomeas, en el PTM las comunidades fitoplanctónicas frecuentemente están dominadas por dinoflagelados (Hernández-Becerril *et al.*, 2003).

#### VI. 4. Golfo de Tehuantepec

Esta región se encuentra ubicada dentro del PTM, al sur del Istmo de Tehuantepc entre Puerto Ángel, Oaxaca y la boca al mar del Río Suchiate en Chiapas, entre las coordenadas 96°7´ y 92°14´ W, 16°13´ y 14°30´ N (Carranza et al., 1989; Lara-Lara et al., 2008). La costa se divide en dos regiones: una de escasa plataforma continental principalmente de litoral rocoso correspondiente a la parte oeste de la costa de Oaxaca, a partir de Puerto Ángel a Salina del Marqués, y otra que comprende la mayor parte del Golfo de Tehuantepec (desde Salinas del Marqués, Oaxaca, al Río Suchiate, Chiapas), que se caracteriza por una plataforma continental amplia de fondos blandos (Lara-Lara et al., 2008). El Golfo de Tehuantepec se caracteriza además de lo ya mencionado, por los procesos meteorológicos entre los que resaltan los vientos "Tehuanos" provenientes del NE, presentados de octubre a abril (Monreal *et al.*, 1999). Estos atraviesan el istmo hacia el Golfo de Tehuantepec con una velocidad que puede llegar a exceder los 20ms<sup>-1</sup> (Trasviña & Barton, 1997), con lo cual, el agua es arrastrada hacia el sur provocando importantes surgencias y una mezcla considerable a lo largo del eje del viento, provocando un descenso de la temperatura superficial, el aumento de la salinidad y cambios en la circulación (Carranza et al., 1989; Monreal et al., 1999; Lara-Lara et al., 2008).

Cuando los "Tehuanos" pierden fuerza se reinicia el calentamiento progresivo del agua superficial, desaparece la surgencia eólica y se restablece la circulación normal del Golfo de Tehuantepec así como de las aguas adyacentes (Monreal *et al.*, 1999; Lara-Lara *et al.*, 2008), por lo que el golfo se comporta como un ecosistema tropical con valores bajos de biomasa y productividad del fitoplancton (Lara-Lara *et al.*, 2008). Con relación a aspectos florísticos, en presencia de "Tehuanos" es dominada por diatomeas, aunque también llegan a ocurrir mareas rojas de dinoflagelados, mientras que en ausencia de los mismos es dominada básicamente por una variada comunidad de dinoflagelados (Meave del Castillo & Hernández-Becerril, 1998).



**Fig. 2.** Área de estudio. 1) Costa occidental de la Península de Baja California, 2) Golfo de California, 3) Pacífico Tropical Mexicano y 4) Golfo de Tehuantepec. Tomado y modificado de Lara-Lara *et al.*, 2008.

## VII. MATERIALES Y MÉTODOS

#### VII. 1. Trabajo de campo

Para la búsqueda de organismos de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* así como de otros géneros relacionados presentes en el Pacífico mexicano, se analizaron muestras recolectadas en el periodo 2007-2011 de las costas del Pacífico mexicano (desde el Golfo de California hasta el Golfo de Tehuantepec) (Fig. 2). Las muestras fueron recolectadas tanto a bordo del buque oceanográfico "El Puma" durante las campañas Golca 07, Golca 11, Tehua V, Tehua VI, DIPAL II y MAREAR III como de lanchas de motor fuera de borda. Para la toma de las muestras de fitoplancton se hicieron arrastres de manera vertical a 100 y 20 m de profundidad, con redes de fitoplancton de 20, 54 y 60 µm de luz de malla. Las muestras fueron subdivididas en dos partes que se fijaron en soluciones diferentes: formol al 4% y alcohol al 70%.

## VII. 2. Trabajo de laboratorio y gabinete

#### VII. 2. 1. Inferencias filogenéticas de Dinophysis y Phalacroma.

Teóricamente un grupo monofilético debe incluir un ancestro y todos los descendientes conocidos (por ejemplo, todas las especies conocidas). Para los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma*, esto no es posible, debido a que no se conoce registro fósil que no sea quistes como representantes del grupo, pero tampoco es práctico debido a limitaciones en conocimiento taxonómico. La existencia de taxones descritos con pocos individuos y no vueltos a encontrar, así como el hecho de que sólo los taxones más comunes han sido estudiados a detalle con la utilización de microscopio electrónico o cultivos y la falta de información sobre los ciclos de vida de la mayoría de las especies, limita nuestro conocimiento a nivel alfa de la mayoría de las especies, por lo tanto, los taxones encontrados se convierten en problema.

Con el fin de seleccionar objetivamente las especies representantes del grupo externo, se realizó una búsqueda bibliográfica, así como, en las muestras observadas para tener mayor información de los caracteres

morfológicos (apéndice, lámina I, II y III). Además, para la selección del grupo interno se seleccionó un subconjunto de los taxones para el análisis cladístico y se utilizaron esquemas tradicionales y recientes de clasificación como punto de partida (Kofoid *et* Skogsberg, 1928; Jörgensen, 1923; Schiller, 1933; Gómez *et al.*, 2011). Para minimizar las limitaciones mencionadas anteriormente y reflejar la diversidad global taxonómica y morfológica dentro del grupo, se seleccionaron entre uno y cuatro especies de cada grupo de *Dinophysis* y *Phalacroma*, según lo permitió la disponibilidad de datos. Los caracteres se basaron en observaciones originales de microscopio de luz y microscopio electrónico en especial de aquellos especímenes recolectados en el Pacífico mexicano que no presentaron indicadores de reciente división celular. Además, De dichos datos se utilizó la interpretación de las ilustraciones y la información en la literatura.

Se realizaron tres análisis cladísticos con 32 especies de los géneros Dinophysis y Phalacroma así como especies de los géneros Prorocentrum Ehrenberg, Amphisolenia, Histioneis y Ornithocercus como grupo externo. Los datos fueron obtenidos tanto de manera directa mediante la observación de los organismos como de forma indirecta con la revisión bibliografía especializada (Jörgensen, 1923; Kofoid & Skogsberg, 1928; Schiller, 1933; Tai & Skogsberg, 1934; Abé, 1967; Balech, 1967; Norris & Berner, 1970). Del total de las especies analizadas 12 fueron del género Dinophysis (D.acuta, D. acuminata, D. caudata, D. fortii, D. hastata, D. nias Karsten, D. norvegica, D. phalacromoides (Jörgensen) Gómez, López-García et Moreira, D. pusilla Jörgensen, D. schuettii Murray et Whitting, D. sweyae Kofoid et Skogsberg y D. uracanthoides (Jörgensen) Gómez, López-García et Moreira) y 15 del género Phalacroma (P. apicatum Kofoid et Skogsberg, P. argus Stein, P. cuneus Schütt, P. doryphorum Stein, P. expulsum, P. favus Kofoid et Michener, P. mitra Schütt, P. parvulum (Schütt) Jörgensen, P. porodictyum, P. praetextum Kofoid et Michener, P. pulchellum Lebour, P. rapa Stein, P. rotundatum, P. scrobiculatum (Balech) Díaz-Ramos et Estrella, P. turbineum Kofoid et Michener). De estas, dos Dinophysis (D. acuta, D. norvegica) y tres Phalacroma (P. pulchellum y P. praetextum, P. turbineum) fueron incluidas con únicamente información
bibliográfica. La información obtenida de los organismos colectados y la información tomada de la literatura se integraron en un listado (ver pag. 25).

Los análisis cladísticos se realizaron por medio de búsqueda heurística [hsearch stepwise] con 100 réplicas al azar, criterio de parsimonia y optimización por transformación acelerada (ACCTRAN). El primer análisis se realizó con los caracteres de manera no ordenada y con el mismo peso (1), el segundo, con peso *a priori* y los caracteres 1, 2, 5 y 6 con peso 2 y el resto con peso 1, y el tercer análisis fue realizado por pesos sucesivos. Para dichos análisis se utilizó el programa PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) versión 4.0 (Swofford, 2003) y la evaluación de los clados fue por medio de consenso estricto, análisis de bootstrap (con 100 réplicas) y Jacknife.

Para el estudio molecular se utilizaron organismos aislados y enjuagados, a los que se les aplicó, la técnica del PCR (Polymerase Chain Reaction) de células individuales ("single-cell PCR), técnica que permite clonar un gen. Los especímenes se colocaron en tubos de poliuretano de 0.2ml donde se les agregó 10µm de agua mili-Q, 200µm de dNTP (5µm de un stock de 2mM), 200nM de cada cebador (1µm de un stock de 10µM), 5µm de solución amortiguadora (10x) de PCR (incluyendo 1.5mM MgCl2) y 1.0 unidades de ADN polimerasa (e.g. ABgene Tag polymerase) la cual permite que se desnaturalice la región de interés. Los cebadores que se usaron para amplificar la región larga (LSU, por del del **ADNr** DIR sus siglas en inglés) gen son. el (5'ACCCGCTGAATTTAAGCATA 3') y el D2C (5'CCTTGGTCCGTGTTTCAAGA 3') (Scholin et al., 1994). El PCR consistió en el programa de 94°C 3min; 94°C 45s, 50℃ 45s y 72℃ 1min por veinte repeticiones; 72℃ 10min y 8℃ hold. El material obtenido en el PCR se procesó junto con otras secuencias obtenidas del Gen Bank. Las secuencias fueron alineadas en Geneious Pro usando el "Muscle Alignment" (Edgar, 2004). La alineación fue exportada a este punto como un archivo fasta, el cual fue importado y recortado usando el programa en línea, Gblocks (http://www.phylogeny.fr/version2 cgi/one task.cgi?task type=gblocks; Castresana, 2000). Se usaron los parámetros: pequeños bloques finales permitidos, posiciones dentro de bloques finales permitidos posiciones gap V complementarias menos estrictas también permitidas. El resultado fue un

alineamiento de 662 pares de bases de longitud y se importó a Geneious Pro para ser procesado.

Se realizó un análisis consenso de Neighbor Joining (Saitou & Nei, 1987) con el modelo de distancia genética de Jukes-Cantor (Jukes & Cantor, 1969) y valores de soporte de bootstrap (1000 repetitions). Este fue seguido por un análisis de Probabilidad Máxima (ML, por sus siglas en ingles) usando PAUP\* version 4.0 (Swofford, 2003) y la búsqueda de modelo usando MrModeltest (Nylander, 2004). El modelo GTR+I+ $\Gamma$  (general time reversible with invariant sites and gamma rate correction) fue seleccionado y usado para el análisis de Probabilidad Máxima. Los parámetros establecidos fueron: Probabilidad Máxima, búsqueda heurística, búsqueda inicial del árbol usando: stepwise (paso a paso), Bootstrapping tipo random con 100 replicas, usando buúsqueda heurística.

# VII. 2. 2. Caracterización morfológica de las especies.

En el laboratorio se revisaron las muestras en el microscopio de luz (Olympus BX40) en campo claro, con el uso de diferentes aumentos (100X, 200X y 400X). Una vez que se encontró algún espécimen en la muestra, este fue aislado por medio de micropipetas, y posteriormente enjuagado por medio de varias gotas de agua mili-Q. Cada organismo fue medido y registrado por medio de fotografías asignadas a una clave. Algunos organismos, fueron aislados y observados a través de microscopía electrónica de barrido (microscopio electrónico de barrido JEOL JMS) para tener una mejor apreciación de la ornamentación tecal y la región sulcal. Para tal efecto, una vez aislados y montados los organismos, éstos se sometieron a un baño de oro para su metalización.

Para la identificación de las especies se utilizaron claves y bibliografía especializada como: Claparède & Lachman, 1856; Stein, 1883; Schiller, 1933; Tai & Skogsberg, 1934; Gaarder, 1954; Abé, 1967; Wood, 1968; Norris & Berner, 1970; Balech, 1967, 1971; Taylor, 1976; Yamaji, 1977; Rampi & Bernhard, 1980; Balech, 1988; Hernández-Becerril, 1988, 1992; Larsen & Moestrup, 1992; Licea *et al.*, 1995; Steidinger & Tangen, 1997; Gómez, 2007; Alonso Rodríguez *et al.*, 2008; Esqueda-Lara, 2008; Hernández-Becerril *et al.*, 2008; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010; Parra-Toriz, 2012.

## VIII. RESULTADOS

## VIII. 1. Inferencias filogenéticas de Dinophysis y Phalacroma.

## VIII.1.1. Análisis filogenético con caracteres morfológicos.

El análisis cladístico se realizó con 32 especies de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* así como especies de los géneros *Prorocentrum*, *Amphisolenia*, *Histioneis* y *Ornithocercus* como grupo externo. Con la información recabada se obtuvo una lista de 13 caracteres que se presenta a continuación.

Lista de caracteres:

1.- Altura de la epitheca (Lám. I, Fig. 1): no prominente (1), prominente (2).

2.- Ancho de la epiteca (Lám. I, Fig. 2): menor (1), igual o mayor (2).

3.- Forma del cuerpo en vista lateral (Lám. I, Fig. 3): cordada (1), alargada (2), circular (3), elíptica (4), ovada (5), trapezoide (6), obovada u obovada angulada (7).

4.- Presencia de proceso (Lám. I, Fig. 4): sin proceso (0), con proceso (1).

5.- Orientación de la aleta cingular anterior (Lám. I, Fig. 5): vertical (1), horizontal (2).

6.-Forma de la aleta cingular anterior (Lám. I, Fig. 6): cónica (1), semitrapezoide (2), trapezoide (3) listón (4).

7.- Forma de la aleta cingular posterior (Lám. I, Fig. 7): listón (1), trapezoide (2).

8.- Tipo de ornamentación de la teca (Lám. II, Fig. 8): poroides y poros o poros con distinto arreglo (1), un poro por cada depresión (2), un poro por cada siete o más depresiones (3), alvéolos (4), hexágonos y poros (5), retículos y poros (6).

9.- Forma del *cingulum* (Lám. II, Fig. 9): convexo (1), cóncavo (2), cóncavo dorsal y convexo ventral (3).

10.- Composición de la aleta sulcal izquierda (Lám. II, Fig. 10): simple (1), compuesta por un apéndice (2), compuesta por dos apéndices (3), unida ampliamente al apéndice (4).

11.- Grosor del tercer radio de la aleta sulcal izquierda (Lám. III, Fig. 11): ausente (0), delgada (1), gruesa (2).

12.- Formas del borde de la aleta sulcal izquierda (Lám. III, Fig. 12): convexa(1), veleada (2), espigada (3), sigmoidal (4), sagital (5).

13.- Presencia de cianofitas en aletas cingulares (Lám. III, Fig. 13): sin asociación (0), con asociación en aleta cingular (1), con asociación en cámara feosomal externa (2).

Un caso especial fue el carácter de la ornamentación tecal (carácter 8), para el cual, se observó que en el momento de la formación de una nueva teca ésta solo presenta poros y conforme la célula va madurando sus poroides se forman y van adquiriendo profundiad (Fig. 3), por tal motivo, la presencia de sólo poros no se consideró como estado de carácter para especies de *Dinophysis* y *Phalacroma*, ya que como se menciona anteriormente se consideró para este estudio el uso de información solo de células "maduras". Sin embargo, en el caso de *Amphisolenia*, hasta el momento todo indica que no llegan a desarrollar poroides, es por ello que se les codificó con un estado de carácter diferente junto con *Prorocentrum*, el cual tiene un arreglo de ornamentación distinto a *Dinophysis* y *Phalacroma*.



Fig. 3. Epiteca de una *Phalacroma* mostrando, a) la teca izquierda con poros claros y poroides tenues, mientras que b) la teca derecha está fuertemente ornamentada.

Además de los caracteres que se presentan, otros caracteres fueron estudiados, pero finalmente se excluyeron del análisis debido a la falta de información o bien a su alto polimórfismo impidiendo la identificación de discontinuidades para definir los estados de carácter. Los caracteres excluidos fueron: forma celular en vista dorso-ventral, presencia de costillas en las aletas cingulares, ornamentación y longitud del apéndice posterior, ornamentación del *cingulum* y de la aleta sulcal izquierda, unión de las aletas sulcales, y forma, grosor y posición de R2.

La información obtenida fue utilizada para la elaboración de la matriz de caracteres (Cuadro 1). La matriz contiene 6 caracteres binarios (Figs 84, 85, 87, 88, 90, 91) y 8 caracteres multi-estado (Figs 86, 89, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98). Los caracteres del 1 al 4 describen la forma célular de las especies, del 5 al 7 describen características de las aletas cingulares, el 8 es referente a la ornamentación de la teca, el 9 al *cingulum*, del 10 al 12 describen las características de la aleta sulcal izquierda y el 13 es un carácter ecológico.

Especie/Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Prorocentrum micans	-	-	1	0	-	-	-	1	-	-	-	-	0
Amphisolenia globifera	1	-	2	0	2	4	1	1	2	1	0	3	0
Ornithocercus magnificus	1	2	3	0	1	3	2	4	3	4	2	2	1
Histioneis remora	1	2	3	0	1	1	2	4	3	3	2	4	2
Histioneis reticulata	1	2	3	0	1	1	2	4	3	3	2	4	2
Phalacroma pulchellum	2	2	3	0	2	4	1	3	2	1	1	1	0
P. rotundatum	2	2	3	0	2	2	1	3	1	1	2	1	0
P. scrobiculatum	2	2	3	0	2	2	1	3	1	1	2	1	0
P. apicatum	2	2	3	0	2	4	1	5	1	1	1	1	0
P. argus	2	2	3	0	2	4	1	5	1	1	1	1	0
P. parvulum	2	2	3	0	2	2	1	3	1	1	1	1	0
P. porodictyum	2	2	7	0	2	4	1	3	1	1	2	1	0
P. doryphorum	2	2	7	0	2	4	1	3	1	2	2	1	0
P. cuneus	2	2	7	0	2	4	1	5	1	1	1	1	0
P. favus	2	2	6	1	2	4	1	4	2	1	2	1	0
P. rapa	2	2	6	1	2	4	1	4	2	1	2	1	0
P. mitra	2	2	6	1	2	4	1	4	2	1	2	1	0
P. expulsum	1	2	5	0	1	3	2	3	2	1	0	1	0
P. praetextum	2	2	7	0	2	4	1	6	2	1	?	1	0
P. turbineum	2	2	7	0	2	4	1	6	1	1	0	1	0
Dinophysis acuta	1	1	5	0	1	3	2	2	1	1	1	1	0
D. acuminata	1	1	5	0	1	3	2	2	1	1	1	1	0
D. norvegica	1	1	5	0	1	3	2	2	1	1	1	1	0
D. fortii	1	1	5	0	1	3	2	2	1	1	1	1	0
D. caudata	1	1	5	1	1	3	2	2	1	1	1	1	0
D. hastata	1	1	4	0	1	3	2	3	1	2	2	5	0
D. uracanthoides	1	1	4	0	1	1	2	3	1	2	2	5	0
D. phalacromoides	1	1	4	0	1	3	2	?	1	2	2	5	0
D. pusilla	1	1	4	0	1	1	2	3	1	2	2	4	0
D. schuettii	1	1	4	0	1	1	2	3	1	2	2	2	0
D. nias	1	1	4	0	1	1	2	3	1	2	2	2	0
D. swesyae	1	1	4	0	1	1	2	3	1	2	2	2	0

**Cuadro 3.** Matriz de caracteres de especies de *Dinophysis* y *Phalacroma* y especies cercanas.







Prorocentrum micans

Amphisolenia globifera Ornithocercus magnificus Histioneis remora · Histioneis reticula Dinophysis acuta <sup>.</sup> Dinophysis acuminata Dinophysis norvegica Dinophysis fortii Dinophysis caudata Dinophysis hastata Dinophysis uracanthides Dinophysis phalacromoides Dinophysis pusilla Dinophysis schuettii Dinophysis nias Dinophysis sweszyae └Phalacroma expulsum Phalacroma puichelium Phalacroma rotundatum Phalacroma scrobiculatum Phalacroma parvulum Phalacroma apicatum Phalacroma argus Phalacroma porodictyum Phalacroma doryphorum Phalacroma cuneus Phalacroma favus Phalacroma rapa Phalacroma mitra Phalacroma praetextum Phalacroma turbineum









(1).

31



cónica (1), semitrapezoide (2), trapezoide (3) listón (4). Fig. <u>9</u>. Carácter 6, forma de a aleta cingular anterior: no aplica (-),



un poro por cada siete o con distinto arreglo (5), retículos y poros (6). más depresiones (3), alveolos (4), hexágonos y poros por cada depresión (2), y poros

ω ω



(3), unida al apéndice (4). (-), simple (1), compuesta por un apéndice (2), compuesta por dos apéndices Fig. 13. Carácter 10, composición de la aleta sulcal izquierda: no aplica

34







**Fig. 16. Carácter 13,** presencia de cianofitas en aletas cingulares: sin asociación en aletas cingulares (0), con asociación en aletas cingulares (1), con asociación en cámara feosomal externa (2).

La búsqueda heurística de los tres análisis dio un número muy elevado de árboles igualmente parsimoniosos, de ellos, el análisis realizado con caracteres de mismo peso fue el que dio un mayor número de hipótesis (3018) (Fig. 97), mientras que el análisis de peso sucesivo fue el que aportó el menor número de hipótesis (63) (Fig. 103). En el caso de la longitud de los árboles, los más cortos correspondieron al análisis de peso sucesivo (35.60513 pasos) (Fig. 103) y los más largos fueron los resultados del análisis de peso a *priori* (66 pasos) (Fig. 100). En cuanto a los índices de consistencia de los cladogramas igualmente parsimoniosos de los tres análisis, sus valores fueron relativamente altos (0.7455, 0.7727 y 0.8333). Los índices de homoplasia obtenidos fueron bajos (0.2545, 0.2273 y 0.1667) y los índice de consistencia rescalado (0.6693, 0.7124 y de 0.7870) fueron también relativamente altos considerando que el grupo estudiado es altamente homoplásico.



**Fig. 17.** Árbol de consenso estricto de 3018 cladogramas igualmente parsimonisoas de caracteres con el mismo peso (L=55 pasos, IC=0.7455, IH=0.2545, IR=0.8978, CR=0.6693).



**Fig. 18.** Árbol de bootstrap de caracteres con el mismo peso (L=73, IC=0.5616, IH=0.4384, IR=0.7664 e CR= 0.4305).



**Fig. 19.** Árbol de jackknife de caracteres con el mismo peso (L=74, IC=0.5541, IH=0.4459, IR=0.7591, CR=0.4206).



**Fig. 20.** Árbol de consenso estricto de 454 igualmente parsimonisos con pesado *a priori* (L=66, IC=0.7727, IH=0.2273, IR=0.9219, CR=0.7124).



**Fig. 21.** Árbol de bootstrap de caracteres con pesado *a priori* (L=82 pasos, IC=0.6220, IH=0.3780, IR=0.8385, CR=0.5215).



**Fig. 22.** Árbol de jackknife de caracteres con pesado *a priori* (L=89, IC=0.5730, IH=0.4270, IR=0.8021, CR=0.4596).



**Fig. 23.** Árbol de consenso estricto de 63 cladogramas con caracteres de pesado sucesivo (L=35.60523, IC=0.8333, IH=0.1667, IR=0.9445 CR=0.7870).



**Fig. 24.** Árbol de bootstrap con caracteres de pesado sucesivo (L=44, IC=0.6646, IH=0.3354, IR=0.8599, RC=0.5715).

El total de los árboles de consenso estrito (Figs 97, 100, 103) los de bootstrap (Figs 98, 101, 103) y los jackknife (Figs 99, 102) muestran el clado A constituido por las especies incluidas de *Dinophysis*, *Ornithocercus* e *Histioneis*, así como *P. expulsum*. Esto sugiere que *P. expulsum* se trata en relidad de un miembro más de *Dinophysis*. Aunque se trabajó con sólo algunas especies y por lo cual se trabaja con un grupo parafilético, la elección de trabajar con representantes de cada sección taxonómica nos da elementos para asumir la posible monofília mostrada en el clado A de *Dinophysis* incluyendo a *Ornithocercus* e *Histiones* con la existencia de dos subgéneros o secciones (Acuta, Hastata) mostradas en los subclados 1 y 2 (clado A) de *Dinophysis*.

En el de *Phalacroma* este se mantuvo consistente sólo en dos los árboles de consenso estricto (Figs 100, 103,) y los tres bootstrap (Figs 98, 101, 104), pero cae en el árbol de consenso estricto del análisis de pesos iguales (Fig 97) y los dos jackknife (Figs 99,102). Sin embargo, en todos los casos se sostiene el subclado 2 de *Phalacroma* formado por *P. rapa, P. mitra* y *P. favus.* 

El clado A formado por las especies de *Dinophysis*, *Ornithocercus* e *Histiones* es bastante estable aunque sus relaciones internas no quedan claras, los caracteres que más aportan al sostén de este clado son: la orientación vertical de la aleta cingular anterior (carácter 5, estado 1) (Figs 98b, 99b, 101b, 102b, 104b), la forma trapezoide de la aleta cingular anterior (carácter 6, estado 3) (Figs 98b, 99b, 101b, 102b, 104b) y forma de la aleta cingular posterior forma trapezoide (carácter 7, estado 2) (Figs 98b, 99b, 101b, 102b, 104b), aunque también la epiteca no prominente (carácter 1, estado 1) (Figs 99, 102) y la forma ovada del cuerpo (carácter 3, estado 5) (Figs 98, 99, 102). En el clado A se muestran dos o tres subclados de los cuales, el subclado 1 está formado por especies de la sección Acuta y la sección Caudata, son bastante estables, mientras que el subclado 3 correspondiente a las especies de la sección Hastata en algunos casos se pierde de modo que se aprecian sólo peines (Fig. 105).



**Fig. 25.** Clado A formado por especies de *Dinophysis*, *Ornithocercus* e *Histiones*, a) muestra dos subclados (1 y 2), el 1 formado por especies de los géneros *Ornithocercus* e *Histioneis*, y el 2 por especies de la sección Acuta y la sección Caudata, b) - h) muestran el clado A formado por los subclados 1, 2 y 3, este ultimo constituido por especies de la sección Hastata.

El clado B formado por las especies de *Phalacroma* (excepto *P. expusum*) no es tan estable como el clado A, pero su formación se sostiene principalmente por la epiteca prominente (carácter 1, estado 2) (Figs 98b, 101b, 104b), y en ocaiones de la forma obovada u obovada angulada del cuerpo (carácter 3, estado 7) (Figs 101b, 104b). En el clado B se muestran uno o dos subclados de los cuales, el subclado 1 está formado por la sección Argus (*P. scrobiculatum*) Rotundatum (*P. rotundatum* y *P. parvulum*) y el subclado 2 por especies de la sección Rapa, siendo este más estable en los árboles, mientras que el primero se puede incluso perder, mostrando solo peines (Fig. 106).



**Fig. 26.** Clado B, formado por las especies de *Phalacroma* (excepto *P. expulsum*) a) muestra el subclado 1, formado por la sección Argus (*P. scrobiculatum*) Rotundatum (*P. rotundatum* y *P. parvulum*) y el subclado 2 por especies de la sección Rapa, b) muestra los mismos subclados y c) muestra solo el subclado 2.

#### VIII.1.2 Análisis filogenético con caracteres moleculares.

Ocho secuencias de ADNr (LSU) de Dinophysales fueron obtenidas (Fig. 4) y treinta ocho secuencias disponibles en el GenBank de Dinophysales y dos de Prorocentarles fueron utilizadas, siendo 48 secuencias en total para la fiogenia molecular.



**Fig.27.** Especies secuenciadas. **a)** Ornithocercus thumii D6-22, **b)** Ornithocercus thumii D8-20, **c)** Ornithocercus magnificus D8-18, **d)** Ornithocercus steinii D8-08, **e)** Ornithocercus steinii D8-15, **f)** Dinophysis caudata D8-22, **g)** Phalacroma argus D8-16, **h)** Phalacroma doryphorum D8-13.

El análisis realizado con secuencias parciales de ADNr LSU de especies de Dinophysales, muestra a *Ornithocercus*, *Citharistes* y *Dinophysis* (sec. Hastata) en un mismo subclado, el cual forma parte de un clado que cuenta con otras especies del género *Dinophysis* de la sección Acuta (*D. acuta, D. truncata* Cleve, *D. acuminata, D. norvegica*) y de la sección Caudata (*D. caudata, D. tripos D. miles*), además de *Phalacroma apicatum, P. argus* y especies de *Histioneis* (Fig. 106). Cabe mencionar, que las especies de *Dinophysis* se muestran en otro subclado (Fig. 106), excepto por *D. brevisulcus* Tai *et* Skogsberg, *D* cf. *similis* y *D. braarudii* (Nordli) Balech, mientras que *P. argus* y *P. apicatum* forman un tercer subclado. En cuanto al resto de las especies de *Phalacroma*, estas se encuentran formando un segundo clado (*P. cuneus, P. doryphorum, P. porodictyum, P. mitra*, P. cf. *parvulum, P.* cf. *ovum*) (Fig. 106).



Fig. 28. Filogenia de probabilidad máxima (ML). Suporte de ramas: bootstraps para (100) ML / bootstraps (1000) para vecino más cercano. Valores Bootstrap <60. Numeros de secuencias del GenBank incluidos.</p>

## VIII. 2 Caracterización morfológica de las especies.

Se registraron un total de 330 especímenes. Los géneros Dinophysis y Phalacroma presentaron 43 taxones (especies, variedades y afines) mientras que 29 taxones fueron para los géneros Amphisolenia, Citharistes, Histioneis, Methaphalacroma, Pseudophalcroma, Ornithocercus, Oxyphysis, y Prorocentrum. En este trabajo se describen e ilustran los taxones en su totalidad. El género mejor representado fue Dinophysis con 24 taxones (incluyendo variedades), mientras que de Phalacroma fueron 17 taxones. Se registran siete taxones de *Dinophysis* (D. monacantha, D. nias, D. phalacromoides (Jörgensen) Gómez, López-García et Moreira, D. pusilla, D. swezyae, D. uracantha var. mediterranea y D. uracanthoides (Jörgensen) Gómez, López-García et Moreira, D. stenopterigium), dos de Phalacroma (P. laeve, Phalacroma sourniai), tres de Amphisolenia (A. brevicauda Kofoid, A. laticincta Kofoid, A. schauislandii Lemmermann) como nuevos registros para la zona. Además, se proponen tres nuevas especies (Dinophysis conjuncta, Phalacroma ornamentatum y Phalacroma palmatum), así como otras cinco posibles nuevas especies (Dinophysis. aff. similis, D. aff. balechii, D. aff. schuettii, Amphisolenia sp., Ornithocercus sp.).

Las especies se presentan en arreglo sistemático acompañadas por sus referencias, una breve descripción con énfasis en células "maduras", distribución local por medio de mapas, medidas y fotografías. Se anotan las abreviaciones M.O. (microscopio óptico). M.O.I. (microscopio óptico invertido) y M.E.B. (microscopio electrónico de barrido) para los equipos usados y N para el número de especímenes observados.

46

División Dinoflagellate (Bütschli) Fensome et al.

Clase Dinophyceae Pascher

Subclase Dinophysiphycidae Möhn ex Fensome et al.

Orden Dinophysales Kofoid

Familia Dinophysaceae Stein

Género Dinophysis Ehrenberg

Sección Acuta Kofoid et Skogsberg

#### Dinophysis acuminata Claparède et Lachman (Lám. IV, Fig. 1a-i)

**Referencias:** Claparède & Lachman, 1856, p. 408, Lám. 20, Fig. 17; Schiller, 1933, p. 120-121, Fig. 113; Tai & Skogsberg, 1934, p. 433, Fig. 4; Abé, 1967, p. 43-48, Fig.7 a-y; Balech, 1988, p. 39, pl. 5, Fig. 5-8; Hernández-Becerril 1992, p. 102, Fig. 1-6; Larsen & Moestrup, 1992, p. 3, Fig. 1a-d.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Forma oval en vista lateral y semi-elíptica en vista dorso-ventral. Epiteca pequeña y no sobresaliente. Hipoteca de bordes convexos con pequeñas protuberancias en la parte posterior. *Cingulum* convexo con ornamentación distinta a la de la teca. Aletas cingulares grandes sin costillas. Aleta sulcal izquierda con R2 a las misma distancia de R1 y R3. Ornamentada con un poro por cada poroide, N=17.

Medidas: LT 40-55 µm, AT 30-40 µm.

**Registro.** Costa Occidental de la Península de Baja California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 5).





Dinophysis exigua Kofoid et Skogsberg (Lám. V, Fig. 1a-f)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 111, Fig. 102 a-b; Balech, 1988, p. 43, Lám. 6, Figs. 13-17.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Forma esférica en vista lateral y semi-elíptica en vista dorso-ventral. Epiteca no sobresaliente. Hipoteca de bordes convexos. *Cingulum* ancho y convexo. Aletas cingulares pequeñas sin costillas, aleta sulcal izquierda con R2 más cercana a R1, R3 muy fuerte y claviforme, N=3.

Medidas: LT 40-50µm, AT 37.5-45 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano, Golfo de Tehuantepec (Fig. 6).



Fig. 30. Mapa de distribución local de Dinophysis exigua.

Dinophysis fortii Pavillard (Lám. V, Fig. 2a-d; Lám. VI, Fig. 1a-b)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 135, Fig. 127 a-c; Abé, 1967, p. 54-56, Fig. 13 a-k; Balech, 1988, p. 43, Lám. 6, Figs. 18-19. Steidinger & Tangen, 1997, p. 431, pl. 11.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Forma un tanto oval, epiteca pequeña no sobresaliente. Hipoteca de bordes convexos. *Cingulum* ancho y convexo con ornamentación igual a la de la teca. Aletas cingulares grandes sin costillas. Aleta sulcal izquierda con R2 a las mima distancia de R1 y R3. Ornamentada con un poro por cada poroide, N=32.

Medidas: LT 40-50 µm, AT 32-40 µm.

**Registro.** Costa Occidental de la Península de Baja California, Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 7).



Fig. 31. Mapa de distribución local de Dinophysis fortii.

Dinophysis recurva Kofoid et Skogsberg (Lám. VI, Fig. 2a)

Referencias: Schiller, 1933, p. 112-113, Fig. 105.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Forma un tanto ovoide en vista lateral. Epiteca pequeña y desplazada ventralmente, no sobresaliente. Hipoteca de bordes convexos. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares grandes sin costillas. Aleta sulcal izquierda con R2 más cercana de R1 que de R3, N=1.

Medidas: LT 40 µm, AT 35 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 8).



Fig. 32. Mapa de distribución local de Dinophysis recurva.

Dinophysis similis Kofoid et Skogsberg (Lám. VI, Fig. 3a-c)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 122, Fig. 115a, b; Gaarder, 1954, p. 21, Fig. 23; Rampi & Bernhard, 1980, p. 89-90, Lám. 42, Fig. 90; Balech, 1988, p. 42, Lám. 6, Figs 1-4.

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana. Forma ovoide irregular en vista lateral. Epiteca reducida y baja. Hipoteca con borde posterior ancho y convexo. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares con costillas, la posterior es sobresaliente. Aleta sulcal izquierda poco desarrollada y carente de R3, N=2.

Medidas: LT 50-55 µm, AT 50 µm.

Registro. Golfo de California a 29 °C y 35 de salinidad (Fig. 9).

**Comentario.** El espécimen mostrado por Schiller (1933) carece de costillas en la aleta cingular anterior, mientras que el espécimen mostrado por Gaarder (1954) tiene costillas en ambas aletas cingulares, pero el de Rampi & Bernhard (1980) y Balech (1988) tiene las costillas sólo en la aleta cingular anterior. Nuestros especímenes son similares a los de Rampi & Bernhard (1980) y Balech (1988). El carácter principal de *P. similis* es la falta de R3 en aleta sulcal izquierda.



Fig. 33. Mapa de distribución local de Dinophysis similis.

# Dinophysis aff. similis (Lám. VI, Fig. 4a-c)

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana. Cuerpo ovoide irregular en vista lateral. Epiteca reducida y baja. Hipoteca con borde posterior ancho y convexo. *Cingulum* ancho y convexo. Aletas cingulares sin costillas, la posterior sobresaliente. Aleta sulcal izquierda poco desarrollada y carente de R3, N=1.

Medidas: LT 38 µm, AT 40 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 10).



Fig. 34. Mapa de distribución local de Dinophysis aff. similis.

## Sección Hastata Pavillard

Dinophysis hastata Stein (Lám. VII, Fig. 1a-I)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 138-140, Fig. 131; Abé, 1967, p. 76-77, Fig. 25; Balech, 1988, p. 54, Lám. 13, Fig. 1-3; Licea *et al.*, 1995, p. 20; Esqueda-Lara, 2008, p. 110, Fig. 93.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Forma ovoide u ovoide irregular por ser un poco más ancho en el ecuador. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado o un poco agudo con presencia de un apéndice largo y triangular a la que se le observa una gran variedad de ornamentación. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga y ornamentada con R2 a la misma distancia de R1 que de R3. Ornamentada por un poro rodeado por seis o siete poroides, N=7.

Medidas: LT 70-100 µm, AT 55-80 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano, Golfo de Tehuantepec (Fig. 11).



Fig. 35. Mapa de distribución de Dinophysis hastata.

Dinophysis balechii Norris et Berner (Lám. VIII, Fig. 1a-b)

Referencias: Norris & Berner, 1970, p. 154, Figs 9-22.

**Descripción.** Células solitarias, talla de chica. Forma ovoide irregular en vista lateral y semi-eliptica en vista dorso-ventral. Epiteca pequeña. Hipoteca con una espina dorsal-posterior de gran longitud. *Cingulum* convexo. Aleta cingular anterior grande con presencia de costillas. Aleta sulcal izquierda amplia con R2 a la misma distancia de R1 que de R3, N=1.

Medidas: LT 40 µm, AT 30 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 12).



Fig. 36. Mapa de distribución local de Dinophysis balechii.

# Dinophysis aff. balechii (Lám. VIII, 2a-d)

**Descripción.** Células solitarias, talla de chica. Cuerpo esférico, epiteca pequeña, hipoteca con una espina dorsal-posterior inclinada dorsalmente, de gran longitud. *Cingulum* es cóncavo y ornamentado con dos hileras de poros. Aleta cingular anterior grande con presencia de costillas débiles, aleta sulcal izquierda amplia con R2 y R3 largas y fuertes. Ornamentada por un poro rodeado por cuatro a seis poroides, N=2.

Medidas: LT 35 µm, AT 35 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 13).



Fig. 37. Mapa de distribución local de Dinophysis aff. balechii.

Dinophysis conjuncta Parra-Toriz, Esqueda-Lara et Hernández-Becerril sp. nov. (Lám. VII, Fig. 3a-b)

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Cuerpo irregularmente ovoide en vista lateral. Epiteca amplia y baja. Hipoteca con borde posterior de redondeado ligeramente agudo con presencia de un apéndice largo y ornamentado verticalmente. *Cingulum* convexo, aleta cingular anterior grande y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga y angosta, convexa en la mayor parte de su longitud para posteriormente apreciarse una concavidad a la altura del tercer radio, ornamentada horizontalmente, con R2 más cerca de R1 que de R3. R3 prácticamente vertical sobresaliendo de la aleta. Ornamentada por un poro cada siete o más poroides, N=1.

Medidas: LT 84 µm, AT 56 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 14).



Fig. 38. Mapa de distribución local de Dinophysis conjuncta.

Dinophysis monacantha Kofoid et Skogsberg (Lám. IX, Fig. 1a-c)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p.283-286, Fig. 37: 2, 3; Schiller, 1933, p. 144-145, Fig. 136; Gómez, 2011a, p. 397, Figs 3af-ag.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Cuerpo algo ovoide irregular por ser más ancho en el ecuador. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior agudo con presencia de un apéndice largo y triangular al que se le observa dos espinas laterales. *Cingulum* convexo, aleta cingular anterior grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda ancha, larga, con ornamentación principalmente horizontales, con R2 mas cerca de R1 que de R3. Esta aleta se aprecia unida al apéndice, carácter que no se aprecia en los diagramas consultados, N=1.

Medidas: LT 94 µm, AT 70 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 15).



Fig. 39. Mapa de distribución local de Dinophysis monacantha.

Dinophysis nias Karsten (Lám. IX, Fig. 2a-g; Lám. X, Fig. 1a-c)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 149, Fig. 141; Balech, 1988, p. 52, Lám. 12, Fig. 4.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Cuerpo algo ovoide irregular por ser más ancho en el ecuador. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado o un poco agudo con presencia de dos apéndices largos y triangulares a los que se les observa una espina central. *Cingulum* convexo, aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga con R2 a la misma distancia con R1 que con R3. Ornamentada por un poro cada siete o más poroides, N=2.

**Medidas:** LT 65-55 μm, AT 50-55 μm.

Registro. Golfo de California (Fig. 16).

**Comentario.** Los organismos de *D. nias* encontrados, presentaron poco variación morfológica entre ellos e incluso son similares el diagrama presentado por Balech (1988).



Fig. 40. Mapa de distribución local de Dinophysis nias.
Dinophysis phalacromoides (Jörgensen) Gómez, López-García et Moreira (Lám. X, Fig. 2a-b)

Referencias: Jörgensen, 1923, p. 31, Fig. 41; Gómez, 2011a, p. 397, Figs 3zaa.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Cuerpo algo ovoide irregular por ser más ancho en el ecuador. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado o un poco agudo con presencia de un apéndice largo y triangular a la que se le observa una espina central. *Cingulum* convexo, aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga con R2 a la misma distancia con R1 que con R3, de las cuales la segunda varía en robustez, N=1.

Medidas: LT 120 µm, AT 90 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 17).



Fig. 41. Mapa de distribución local de Dinophysis phalacromides.

# Dinophysis pusilla Jörgensen (Lám. XI, Fig. 1a-i)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 33 Fig. 44; Schiller, 1933, p. 137-138, Fig. 130b; Norris & Berner, 1970, p. 175, Figs 79-91, Balech, 1988, p. 53, Lám. 13, Fig. 4. Gómez *et al.*, 2011a, Figs. aj-ak.

**Descripción.** Células solitarias, talla de chica. Cuerpo esférico, epiteca pequeña, hipoteca con un apéndice dorsal-posterior inclinado ventralmente, de gran longitud con o sin espina central. *Cingulum* es convexo y presenta dos hileras de poros. Aleta cingular anterior grande con presencia de costillas débiles, aleta sulcal izquierda amplia con R2 y R3 largas y fuertes. Ornamentada por un poro cada siete o mas poroides, N=3.

Medidas: LT 36-46 µm, AT 36-46 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 18).

**Comentario.** Los ejemplares de *D. pusilla* mostraron ciertas variaciones como la presencia o ausencia de una espina en el apéndice posterior.



Fig. 42. Mapa de distribución local de Dinophysis pusilla.

Dinophysis schuettii Murray et Whitting (Lám. XII, Fig. 1a-p)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 34, Fig. 46; Schiller, 1933, p. 147-149, Fig. 140; Taylor, 1976, p. 41, Lám. 6, Figs 65 y 66; Balech, 1988, p. 53 y 54, Lám. 12, Figs. 7-9; Licea, *et al.* 1995, p. 22, Lám. 6, Fig. 8; Lám. 20, Fig. 16; Esqueda-Lara, 2008, p. 115, Fig. 96.

**Descripción.** Células solitarias, talla de chica a grande. Cuerpo esférico, epiteca pequeña, hipoteca con una espina dorsal-posterior, fuerte, de gran longitud. *Cingulum* es convexo, con dos hileras de poros. Aleta cingular anterior grande con presencia de costillas débiles, aleta sulcal izquierda amplia con R2 y R3 largas y fuertes. Ornamentada por un poro por cada siete o más poroides, N=13.

Medidas: LT 60-106 μm, AT 55-95 μm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano, Golfo de Tehuantepec (Fig. 19).



Comentario. Mostró una plasticidad morfológica pobre.

Fig. 43. Mapa de distribución local de Dinophysis schuettii.

### Dinophysis aff. schuettii (Lám. XIII, Fig. 1a-f)

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana. Cuerpo circular en vista lateral y oval en vista dorso-ventral. Epiteca convexa de tamaño pequeño; hipoteca con borde posterior redondeado. *Cingulum* convexo. Aleta cingular anterior grande, vertical y con costillas en vista epitecal; aleta cingular posterior semi-horizontal. Aleta sulcal izquierda amplia y larga con R2 a la misma distancia de R1 y R3. Esta aleta se extiende hasta la parte posterior de la hipoteca donde se une con lo que pareciera ser un apéndice con espina central, muy semejante al apéndice de *D. schuettii*, pero que en este ejemplar se encuentran unidos por una membrana. Ornamentada por un poro por cada siete o más poroides, N=1.

Medidas: LT 80 µm, AT 65 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 20).



Fig. 44. Mapa de distribución local de Dinophysis aff. schuettii.

Dinophysis swezyae Kofoid et Skogsberg (Lám. XIV, Fig. 1a-f)

**Referencias:** Norris & Berner, 1970, pag. 183, Figs. 113-120. Balech, 1988, p. 53, Lám. 12, Fig. 5 y 6.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Cuerpo algo ovoide irregular en vista lateral. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado o un poco agudo con presencia de un apéndice largo y triangular a la que se le observa una espina central. *Cingulum* convexo, aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga con R2 a la misma distancia con R1 que con R3, por debajo de R3 la aleta forma un triangulo frágil. Ornamentada por un poro cada siete o más poroides, N=1.

Medidas: LT 48-55 µm, AT 62-65 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 21).

**Comentario.** Los organismos aquí encontrados presentan variación en la longitud y forma de la prolongación posterior de la aleta sulcal izquierda. Esta prolongación carecerío de espina, lo cual, los diferencia del esquema presentado por Kofoid *et* Skogsberg (1928). Debido a falta de dicha espina se dobló la prolongación posterior al procesarlo para el microscopio electrónico.



Fig. 45. Mapa de distribución local de Dinophysis swezyae.

### Dinophysis uracantha Stein (Lám. XV, Fig. 1a-e)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 273, Fig. 35-36; Schiller, 1933, p. 142-144, Fig. 134d; Norris & Berner, 1970, p. 185-188 Fig. 121-130.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Forma algo ovoide irregular por ser más ancho en el ecuador en vista lateral. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado o un poco agudo con presencia de un apéndice largo y triangular al que se le observa dos espinas laterales. *Cingulum* convexo, aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga con R2 más cercano a R1 que a R3. R3 larga y convexa, N=2.

Medidas: LT 50-55 μm, AT 32-45 μm.

Registro. Golfo de California (Fig. 22).



Fig. 46. Mapa de distribución local de Dinophysis uracantha.

Dinophysis uracantha var. mediterranea Jörgensen (Lám. XV, Fig. 2a-d; Lám. XVI, Fig. 1a-c)

Referencias: Jörgensen, 1923, p. 32 y 33, Fig. 43; Gómez et al., 2011a, p. 397, fig. 3al.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana a grande. Forma algo ovoide irregular por ser más ancho en el ecuador en vista lateral. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado o un poco agudo con presencia de un apéndice largo y triangular a la que se le observa dos espinas laterales. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda ancha, larga, con R2 a la misma distancia de R1 y R3. Ornamentada por un poro rodeado por seis o siete poroides, N=4.

Medidas: LT 45-57 µm, AT 38-53 µm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 23).



Fig. 47. Mapa de distribución local de Dinophysis uracantha var. mediterranea.

Dinophysis uracanthoides (Jörgensen) Gómez, López-García et Moreira (Lám. XVI, Fig. 2a-i)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 32-33, Fig. 40; Gómez, 2011a, p. 397, Figs 3n.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Forma algo ovoide en vista lateral. Epiteca de tamaño pequeño. Hipoteca con borde posterior de redondeado con presencia de un apéndice largo y triangular a la que se le observa dos espinas laterales. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares grandes y con costillas. Aleta sulcal izquierda larga, ornamentada principalmente horizontal, con R2 poco visible y más cerca de R1 que de R3. Ornamentada por un poro rodeado de seis poroides, N=1.

Medidas: LT 70 µm, AT 53 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 24).



Fig. 48. Mapa de distribución local de Dinophysis uracanthoides.

# Sección Caudata Kofoid et Skogsberg

Dinophysis caudata Saville-Kent (Lám. XVII, Fig. 1a-g; Lám. XVIII, Fig. 1a)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 24-27, Fig. 30-34; Schiller, 1933, p. 153-156, Fig. 145; Abé, 1967, p. 56-57, Fig. 14 a-d; Balech, 1988, p. 45, Lám. 8, Figs 2-3; Steidinger & Tangen, 1997, p. 431, Lám. 12; Esqueda-Lara, 2008, p. 103-104, Fig. 87.

**Descripción.** Células solitarias o regularmente en pareja de talla grande. Forma irregularmente oval en vista lateral y semi-elíptica en vista dorso-ventral. Epiteca con ligero aplastamiento en el centro, no sobresaliente. Hipoteca oval en la mayoría de los casos más o menos angosta en vista lateral y en algunos ejemplares se torna ancha, presenta una larga prolongación que varía de longitud y forma, misma que puede llegar a presentar una o dos espinas posteriores. *Cingulum* convexo con ornamentación igual a la de la teca. Aletas cingulares anchas con presencia de costillas. Aleta sulcal izquierda con R2 bastante más cerca de R1 que de R3 la cual es larga, fina, o ligeramente claviforme. Ornamentación con un poro por cada poroide, N=40.

Medidas: LT 60-100 µm, AT 47-95 µm.

**Registro.** Occidental de la Península de Baja California, Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 25).



Fig. 49. Mapa de distribución local de Dinophysis caudata.

Dinophysis caudata var. diegensis (Kofoid) Wood (Lám. XVIII, Fig. 2a-c)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 27-29, Fig. 35; Schiller, 1933, p. 151-152, Fig. 144.

**Descripción.** Células solitarias o en pareja de talla grande. Forma irregularmente oval en vista lateral y semi-elíptica en vista dorso-ventral. Epiteca con ligero aplastamiento en el centro. Hipoteca oval en la mayoría de los casos angosta en vista lateral, presenta una prolongación triangular en posición dorsal posterior que varía de longitud y forma. En la región ventral posterior el borde es cóncavo mientras que en la dorsal posterior es ligeramente convexo. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares anchas con presencia de costillas. Aleta sulcal izquierda larga, con R2 más cerca de R1 que de R3 la cual es larga, fina, o ligeramente claviforme. Ornamentación con depresiones y poros, N=2.

**Medidas:** LT 65 μm, AT 35-38 μm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 26).



Fig. 50. Mapa de distribución local de Dinophysis caudata var. diegensis.

# Dinophysis caudata var. tripos (Gourret) Gail (Lám. XVIII, Fig. 3a-e)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 29-30, Fig. 38-39; Schiller, 1933, p. 158-159, Fig. 140; Balech, 1988, p. 45, Lám. 7, Fig. 7, Lám 8, Fig. 1; Steidinger & Tangen, 1997, p. 434, Lám. 12.

**Descripción**. Células solitarias o en pareja de talla grande. Forma irregularmente oval en vista lateral y semi-elíptica en vista dorso-ventral. Epiteca con ligero aplastamiento en el centro, no sobresaliente. Hipoteca oval en la mayoría de los casos angosta en vista lateral pero en algunos ejemplares se torna ancha, presenta una larga prolongación en posición ventral posterior que varía de longitud y forma, misma que puede llegar a presentar una o dos espinas posteriores, también presenta una prolongación mucho más corta en la parte dorsal posterior de modo que en la región posterior se aprecia una concavidad. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares anchas con presencia de costillas. Aleta sulcal izquierda con R2 más cerca de R1 que de R3 la cual es larga, fina, o ligeramente claviforme. Ornamentación con un poro por cada poroide, N=40.

Medidas: LT 100-110 µm, AT 50 µm.

Registro. Occidental de la Península de Baja California y Golfo de California (Fig. 27).



Fig. 51. Mapa de distribución local de Dinophysis caudata var. tripos.

## Género Phalacroma Stein

### Sección Rotundatum Kofoid et Skogsberg

Phalacroma rotundatum Claparéde et Lachmann (Lám. XIX, Fig. 1a-f)

Referencias: Claparède & Lachman, 1856, p. 409, Lám. 20, Fig. 16; Jörgensen, 1923, p. 5-6, Fig. 2; Abé, 1967, p. 57-59. Fig. 15 a-h.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Cuerpo esférico en vista lateral, epiteca, hipoteca de bordes convexos. *Cingulum* ligeramente convexo. Aletas cingulares pequeñas sin costillas, aleta sulcal izquierda con R2 más cercana a R1, R3 fuerte con terminación ligeramente curvada. Ornamentación con un poro por cada 16 poroides, N=3.

Medidas: LT 39-46 µm, AT 35-45 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 28).



Fig. 52. Mapa de distribución local de Phalacroma rotundatum.

Phalacroma laeve (Claparède et Lachman) Díaz-Ramos et Díaz-Ramos et Estrella (Lám. XIX, Fig. 2a-g)

**Referencias:** Claparède & Lachman, 1856, p. 409, Lám. 20, Fig. 43; Schiller, 1933, p. 149, Fig. 141; Balech, 1988, p. 52, Lám. 12, Fig. 4.

**Descripción.** Células solitarias de talla chica. Cuerpo circular en vista lateral y ovalada en vista dorso-ventral. Epiteca sobresaliente. Hipoteca con borde posterior de redondeado. *Cingulum* ligeramente convexo, aletas cingulares poco desarrolladas y sin costillas. Aleta sulcal izquierda larga con borde convexo y R2 más cerca de R1 que de R3. R3 muy corta. Ornamentación por un poro cada 14 poroides, N=2.

Medidas: LT 36 µm, AT 38 µm.

Registro. Golfo de California y Golfo de Tehuantepec (Fig. 29).



Fig. 53. Mapa de distribución local de Phalacroma laeve.

Phalacroma operculoides Schütt (Lám. XX, Fig. 1a-c)

Referencias: Schiller, 1933, p. 64 y 65, Figs 58 a, b.

**Descripción.** Célula solitaria, talla mediana. Cuerpo esférico en vista lateral y oval en vista dorsoventral, epiteca sobresaliente. Hipoteca de borde ventral, dorsal y posterior convexos. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares discretas sin presencia de costillas, aleta sulcal derecha e izquierda con una muesca entre R1 y R2, R2 más cercana a R1, R3 grande y claviforme. Ornamentación por poroides y poros, N=3.

Medidas: LT 67-75 m, AT 53-57.5 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 30).



Fig. 55. Mapa de distribución local de Phalacroma operculoides.

Phalacroma parvulum (Schütt) Jörgensen (Lám. XX, Fig. 2a-c)

Referencias: Jörgensen, 1923, p. 7-8, Fig. 4; Balech, 1988, p. 49, Lám. 10, Figs 4-6.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. *Cingulum* angosto, convexo. Cuerpo esférico en vista lateral, epiteca alta, hipoteca de bordes convexos. Aletas cingulares pequeñas sin costillas, aleta sulcal izquierda con R2 más cercana a R1, R3 fuerte y poco convexa, ornamentación por poros y depresiones, N=9.

Medidas: LT 50-62 µm, AT 50-61 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 31).



Fig. 56. Mapa de distribución local de Phalacroma parvulum.

Phalacroma rudgei Murray et Whitting (Lám. XX, Fig.3a-c, Lám. XXI, Fig. 1a-c) Referencias: Abé, 1967, p. 59-61. Fig. 16 a-j.

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana. Cuerpo circular en vista lateral y oval en vista dorsoventral. Epiteca convexa, sobresaliente de tamaño medio, hipoteca con borde posterior redondeado. *Cingulum* convexo con poros. Aletas cingulares horizontales y sin costillas. Aleta sulcal izquierda angosta, R2 más cercano a R1 que a R3. Ornamentación con poros distantes, N=1.

Medidas: LT 50 µm, AT 50 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 32).



Fig. 57. Mapa de distribución local de Phalacroma rudgei.

# Phalacroma sourniai Balech (Lam. XX, Fig. 4a-c)

**Referencias:** Balech, 1971, p. 66, pl. 8, Figs 113-118, Lám. 9, Figs 119-120; Balech, 1988, p. 47, Lám. 9, Figs 14-15.

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana. Cuerpo ovoide en vista lateral y en vista dorso-ventral. Epiteca poco sobresaliente. Hipoteca con borde posterior y dorsal convexo. *Cingulum* poco convexo, aletas cingulares sin costillas. Aleta sulcal izquierda suficientemente larga que se observa en vista dorsal, carente de R3, N=3.

Medidas: LT 49 µm, AT 44 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 33).



Fig. 54. Mapa de distribución local de Phalacroma sourniai.

Phalacroma whittingiae (Balech) Esqueda-Lara et Hernández-Becerril nov. Comb. (Lám. XXI, Fig. 2a-c)

Referencias: Balech, 1971, p. pl.10, Figs 154-167.

**Descripción.** Células solitarias de talla chica. Cuerpo esférico en vista lateral, epiteca pequeña y poco sobresaliente, hipoteca ancha de bordes convexos. *Cingulum* ancho y convexo. Aletas cingulares de mediano desarrollo semihorizontales, sin costillas, aleta sulcal izquierda con R2 mucho más cercano a R1 que a R3, N=1.

Medidas: LT 30 µm, AT 30-34 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 34).



Fig. 58. Mapa de distribución local de Phalacroma whittingiae.

### Sección Argus Kofoid et Skogsberg

Phalacroma argus Stein (Lám. XXI, Fig. 3a-d; Lám. XXII, Fig. 1a-c)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 74-75, Fig. 67a; Abé, 1967, p. 71-73, Fig. 23 ab; Rampi & Bernhard, 1980, p. 79-80, Lám. 37; Balech, 1988, p. 51, Lám. 11, Figs 7-10; Steidinger & Tangen, 1997, p. 1997, p. 437-438; Esqueda-Lara, 2008, p. 102, Fig. 86.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. La forma del cuerpo va de esférico a subesférico, en vista lateral es oval y ancha. La epiteca presenta las aletas cingulares que son. La hipoteca presenta una aleta sulcal de tamaño regular bien desarrollada, presencia de tres radios, una muesca entre R1 y R2, ligeramente redondeada en la parte posterior. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares sin costillas. Aleta sulcal derecha e izquierda con una muesca notoria donde ambas aletas pueden estar unidas o separadas. Ornamentación tecal de polígonos grandes, N=7.

Medidas: LT 80-97.5 μm, AT 67.5-80 μm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 35).



Fig. 59. Mapa de distribución local de Phalacroma argus.

Phalacroma apicatum Kofoid et Skogsberg (Lám. XXII, Fig. 2a-b)

Referencias: Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010, p. 143, Fig. 136.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. La forma del cuerpo va de esférico a subesférico, en vista lateral es oval y ancha. La epiteca es aguda en su borde posterior y presenta las aletas cingulares que con costillas. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares con costillas. Aletas sulcales con una muesca notoria. La hipoteca presenta una aleta sulcal de tamaño regular bien desarrollada, presencia de tres radios y una muesca entre R1 y R2 donde pueden estar unidas o separadas ambas aletas. Ornamentación tecal de polígonos grandes, N=1.

Medidas: LT 100 µm, AT 80 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 36).



Fig. 60. Mapa de distribución local de Phalacroma apicatum.

Phalacroma ornamentatum Esqueda-Lara et Hernández-Becerril sp. Nov.

(Lám. XXIII, Fig. 1a-m)

**Descripción.** Especie de talla mediana con cuerpo elíptico en vista lateral, y oval en vista dorsal. Epiteca convexa con dos o tres poroides con un poro en cada uno. Hipoteca ancha y margen posterior redondeado. El *cingulum* es convexo con poroides y dos dos hileras longitudinalmente cercanas de poros. Aletas cingulares principalmente horizontales y sin costillas. La aleta cingular anterior se eleva a la epiteca formando poroides mencionados arriba. La aleta sulcal izquierda es angosta con R2 más cercana a R1 que a R3, La aleta derecha es muy ornamentada y en todos los especímenes hasta el momento observados ambas aletas estan unidas en su porción anterior en el *cingulum*. La teca tiene poroides y poros (un poro por cada cinco o siete poroides), N=15.

Medidas: LT 52-55 µm, AT 45-55 µm.

Registro. Golfo de California, y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 37).

**Comentario.** Las características principales de *P. ornamentatum* son: 1) la ornamentación y grosor de la teca, 2) la ornamentación en las aletas sulcales y 3) la unión de dichas aletas.

Holotipo: platina 2016, Colección ficológica (Colección Ficología), Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México (MEXU). Iconotype: especimenes ilustrados en la figura 1a-m de la lámina XXIII.

Localidad tipo: zona oceánica en el Golfo de California, (25° 17' N, 109° 19' W).

Etimología: el nombre de la especie es referente a la ornamentación tecal y de la aleta sulcal.



Fig. 61. Mapa de distribución local de Phalacroma ornamentatum.

Phalacroma ovum Schütt (Lám. XXIV, Fig. 1a-i; Lám. XXV, Fig. 1a-d)

**Referencias:** Rampi & Bernhard, 1980, p. 77, Lám. 35; Balech, 1988, p. 50, Lám. 10, Figs 16, 17; Esqueda-Lara, 2008, p. 100, Fig. 84.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Forma del cuerpo ovalada, epiteca alta de forma redondeado o un poco aplanada. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares sin costillas. Aletas sulcales separadas. Hipoteca con aleta sulcal bien desarrollada, R3 fuerte. Ornamentación con un poro cada 17 poroides, N=1.

Medidas: LT 55-72.5 μm, AT 48-70 μm.

Registro. Golfo de California (Fig. 38).



Fig. 62. Mapa de distribución local de Phalacroma ovum.

#### Phalacroma porodictyum Stein (Lám. XXV, Fig. 2a-f)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 6, Fig. 9; Abé, 1967, p. 61-63, Fig. 17 a-f; Rampi & Bernhard, 1980, p. 76-77; Balech, 1988, p. 50-51, Lám. 10, Figs 18-20; Licea *et al.*, 1995, p. 21; Steidinger & Tangen, 1997, p. 436; Esqueda-Lara, 2008, p. 112, Fig. 94.

**Descripción.** Células solitarias de tamaño grande. Forma oval irregular y ancha en vista lateral. Epiteca redondeada o un poco aplanada. Hipoteca con borde derecho cóncavo y en algunos ejemplares en la parte posterior del borde suele ser un poco convexo, aguda en el extremo posterior. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares pequeñas con costillas, las sulcales ornamentadas, la derecha de longitud cercana a R3 de la aleta izquierda; aleta sulcal izquierda con R3 por lo general robusta. Ornamentación de poroides y poros, N=16.

Medidas: LT 68-90 µm, AT 62.5-77.5 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 39).



Fig. 63. Mapa de distribución local de Phalacroma porodictyum.

Phalacroma scrobiculatum (Balech) Díaz-Ramos et Estrella (Lám. XXVI, Fig. 1a-h; Lám. XXVII, Fig. 1a-f)

Referencias: Balech, 1988, p. 46, Lám. 9, Figs 5-6.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Cuerpo semi-esférico en vista lateral, epiteca alta, hipoteca de bordes convexos, un poco aguda en su parte posterior. *Cingulum* ancho y convexo. Aletas cingulares de mediano desarrollo y sin costillas, aleta sulcal izquierda con R2 cóncava, más cercana a R3, ésta más larga, fuerte y claviforme. Ornamentada por un poro cada poroide, N=12.

Reportada en Golfo de California, Pacífico central y Golfo de Tehuantepec.

Medidas: LT 36-50 µm, AT 35-46 µm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 40).

**Comentario.** Su carácter más representativo se encuentra en la aleta sulcal izquierda donde su R2 se ubica más cercana a R3, y en su forma aún más característica al ser cóncava.



Fig. 64. Mapa de distribución local de Phalacroma scrobiculatum.

### Sección Cuneus Kofoid et Skogsberg

Phalacroma cuneus Schütt (Lám. XVIII, Fig. 1a-f; Lám. XXIX, Fig. 1a-g)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 84-85, Fig. 76; Abé, 1967, p. 68-69, Fig. 21; Balech, 1988, p. 51, Lám. 11, Figs 4-6; Esqueda-Lara, 2008, p. 105, Fig. 88.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Epiteca ancha. Hipoteca con extremo posterior angosto y redondeado. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares con presencia de costillas en su base pero que no llegan al termino de las mismas. Aleta sulcal izquierda estrecha y R3 pequeña, redondeada en su parte posterior. Ornamentación con un poro en la mayoría de los retículos, N=13.

Medidas: LT 80-100 µm, AT 62.5-87.5 µm (Fig. 41).

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano.



Fig. 65. Mapa de distribución local de Phalacroma cuneus.

#### Sección Rapa Kofoid et Skogsberg

Phalacroma rapa Stein (Lám. XXX, Fig. 1a-i; Lám. XXXI, Fig. 1a-h)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 88-89, Fig. 80; Abé, 1967, p. 66-68, Fig. 19; Balech, 1988, p. 44-45, Lám. 8, Figs 6-8; Hernández-Becerril, 1988, p. 426-432, Fig. 39; Esqueda-Lara, 2008, p. 113, Fig. 95.

**Descripción.** Células solitarias de tamaño grande. Forma trapécica lateralmente. Epiteca baja. Hipoteca de borde ventral bastante extenso que al termino de la aleta sulcal se observa de ligero a muy cóncavo. Borde dorsal poco convexo. *Cingulum* cóncavo. Aleta cingular anterior con muchas costillas. Presencia de aleta sulcal izquierda hasta el borde ventral, con R3 más largo. Aleta sulcal derecha casi hasta R3, ambas aletas sulcales pueden presentar una muesca parecida a la presente en *P. argus* y *P. apicatun*, donde ambas aletas pueden estar unidas o separadas. Ornamentación con un poro en la mayoría de los alvéolos, N=5.

Medidas: LT 80-98 µm, AT 65-80 µm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 42).



Fig. 66. Mapa de distribución local de Phalacroma rapa.

Phalacroma mitra Schütt (Lám. XXXI, Fig. 2a-c; Lám. XXXII, Fig. 1a-l; Lám. XXXIII, Fig. 1a-i)

**Referencias:** Abé, 1967, p. 63-66, Fig. 18 1-2, Balech, 1988, p. 45, Lám. 8, Figs 2-3.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana a grande. Forma trapécica lateralmente. Epiteca baja. Hipoteca de borde ventral bastante extenso, ligeramente convexo hasta la terminación de la aleta sulcal y posteriormente bastante cóncavo. Borde dorsal ligeramente convexo. Borde posterior con una prolongación corta y redondeada. *Cingulum* cóncavo. Aleta cingular anterior con costillas bien marcadas y numerosas. Presencia de aleta sulcal izquierda hasta el borde ventral, con R3 más largo. Sulcal derecha casi hasta R3. Ornamentación con un poro en la mayoría de los alvéolos, N=19.

Medidas: LT 40-72 µm, AT 38-67 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 43).



Fig. 67. Mapa de distribución local de Phalacroma mitra.

Phalacroma favus Kofoid et Michener (Lám. XXXIV, Fig. 1a-j)

**Referencias:** Abé, 1967, p. 67-68, Fig. 20 a-e; Steidinger & Tangen, 1997, p. 439, Lám. 14; Esqueda-Lara, 2008, p. 108, Fig. 91.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Forma trapécica lateralmente. Epiteca baja. Hipoteca de borde ventral bastante extenso, ligeramente convexo hasta la terminación de la aleta sulcal y posteriormente bastante cóncavo. Borde dorsal ligeramente convexo. Borde posterior con una prolongación con su extremo terminal redondeado. *Cingulum* cóncavo. Aleta cingular anterior con costillas bien marcadas y numerosas. Presencia de aleta sulcal izquierda hasta el borde ventral, con R3 más largo y claviforme. Sulcal derecha casi hasta R3. Ornamentación con un poro en la mayoría de los alvéolos, N=2.

Medidas: LT 90-97.5 µm, AT 62.5-77.5 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 44).



Fig. 68. Mapa de distribución local de Phalacroma favus.

Sección Expulsum Kofoid et Skogsberg

Phalacroma expulsum Kofoid et Michener (Lám. XXXV, Fig.1a-f)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 94, Fig. 86; Esqueda-Lara, 2008, p. 107, Fig. 90.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Forma ovalada lateralmente, en vista ventral y dorsal se observa un ensanchamiento justo a la mitad de la hipoteca. Epiteca baja. Hipoteca de borde ventral, dorsal y posterior convexos. *Cingulum* cóncavo. Aletas cingulares con pocas costillas. Presencia de aleta sulcal izquierda al parecer carente de R3. Ornamentación con un poro en la mayoría de los alvéolos, N=3.

Medidas: LT 61 µm, AT 65 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 45).



Fig. 69. Mapa de distribución local de Phalacroma expulsum.

# Phalacroma stenopterygium Jörgensen (Lám. XXXV, Fig. 2a-c)

Referencias: Jörgensen, 1923, p. 7 y 11, Fig. 10.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana. Forma ovalada lateralmente. Epiteca baja. Hipoteca de bordes convexos. Presencia de aleta sulcal izquierda carente de R3. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares con pocas costillas no terminales. Teca con ornamentación de poros y alvéolos, N=2.

Medidas: LT 50 µm, AT 50 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 46).



Fig. 70. Mapa de distribución local de Dinophysis stenopterygium.

Sección Doryphorum Kofoid et Skogsberg

Phalacroma doryphorum Stein (Lám. XXXVI, Fig. 1a-1i; Lám. XXXVII, Fig. 1a-1d)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 99-100, Fig. 91; Abé 1967, p. 77-78, Fig. 26; Balech, 1988, p.55, Lám. 13, Fig. 11-13; Licea *et al.*, 1995, p. 19, Lám. 6 Fig. 5; Lám. 20, Fig. 12; Esqueda-Lara, 2008, p. 106, Fig. 89.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande. Epiteca poco aplastada. Hipoteca con un apéndice triangular en el extremo posterior, con ornamentación variable en su parte posterior. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares estrechas, sin costillas y horizontales. Aleta sulcal izquierda con R2 más cercana a R1, R3 larga, algo claviforme de robustez variable. Ornamentación de poroides y presencia de poros, N=40.

Medidas: LT 65-95 µm, AT 55-88 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 47).



Fig. 71. Mapa de distribución local de Phalacroma doryphorum.

Phalacroma palmatum Esqueda-Lara et Hernández-Becerril sp. nov. (Lám. XXXVIII, Fig. 1a-m)

**Descripción.** Especie de talla mediana con forma elíptica irregular (por ser mas ancho en su margen anterior) en vista lateral, y elíptica en vista dorsoventral. Epiteca convexa y ancha. Hipoteca con margen posterior ligeramente agudo. El *cingulum* es convexo con poroides y dos hileras de poros. Las aletas cingulares principalmente horizontales y poco ornamentadas, sin costillas. La aleta sulcal izquierda es angosta y carente de R2. La aleta sulcal derecha es muy ornamentada y hasta el momento en todos los especímenes encontrados ambas aletas sulcales se encuentran unidas en el *cingulum*. La teca tiebne poroides y poros (en su mayoría un poro por cada poroide), N=3

Medidas: LT 65-45 μm, AT 50-40 μm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 49).

**Comentario.** Las características principales de *P. palmatum* son: 1) la extensión de la aleta sulcal izquierda al apéndice posterior, 2) la ornamentación de las aletas sulcales y 3) la unión de dichas aletas.

Holotipo: platina 2017, Colección ficológica (Colección Ficología), Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México (MEXU). Iconotipo: especimenes ilustrados en la figura 1a-m de la lámina XXXIX.

Localidad tipo: zona oceánica del Golfo de California (25°01´N, 109°42´W), Etimología: El nombre de la especie hace referencia a la unión de la aleta sulcal izquierda con el apéndice.



Fig. 72. Mapa de distribución local de *Phalacroma palmatum*.

#### Phalacroma paulseni Schiller (Lám. XXXIX, Fig. 1a-h)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 172, Fig. 22: 4, 6, 8; Balech, 1988, p. 54, Lám. 13, Figs 1-3.

**Descripción.** Células solitarias, talla de chica a mediana. Cuerpo esférico en vista lateral y oval en vista dorso-ventral. Epiteca sobresaliente y convexa, *Cingulum* convexo e hipoteca ancha con margen redondeado y una espina posterior. Aletas cingulares sin costillas, aleta sulcal izquierda con R2 más cercano a R1 que a R3 largas. Ornamentación por poros y poroides, N=5.

Medidas: LT 38-52 µm, AT 33-49 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 48).

**Comentario.** Dos especímenes con forma de *P. paulseni* (epiteca ligeramente aplanada e hipoteca ancha) fueron observados en microscopio óptico y apéndice posterior similar a *P. ovatum* es decir con el apéndice truncado. Sin embrago, en microscopio electrónico de barrido el apéndice posterior no esta truncado, y debido a que el principal carácter de *P. ovatum* es el apéndice posterior truncado, estos especímenes son estudiados como miembros de *P. paulseni*. Se piensa que ambos morfotipos deben ser estudiados con más detalle para esclarecer si se tratan de una misma especie o de diferentes especies.



Fig. 73. Mapa de distribución local de Phalacroma paulseni.

## Género Histioneis Stein

Histioneis biremis Stein (Lám. XL, Fig. 1a-g)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 254, Fig. 250; Taylor, 1976, p. 44, Lám. 9, Fig. 96; Hernández-Becerril *et al.*, 2008, p. 6, Fig. 61.

**Descripción.** Tamaño mediano, con hipoteca oval irregularmente porque tiene una prolongación posterodorsal. La aleta anterior es baja y costillas principalmente verticales y otras ornamentaciones horizontales pero todas en cara epitecal. La aleta posterior es convexa en la región dorsal y un poco inclinada. El *cingulum* es ancho y convexo con poros. Las aletas sulcales están ornamentadas y unidas en la región anterior. La aleta sulcal izquierda es angosta e irregularmente cóncava con R3 delgado y cóncavo. El R2 es equidistante a R1 y R3. La teca tiene un poro por cada 6 o 7 poroides, N=1.

**Medidas:** LT 70 µm, AT 44 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 50).



Fig. 74. Mapa de distribución de Histioneis biremis.

Histioneis costata Kofoid et Michener (Lám. XL, Fig. 2a-e)

Referencias: Schiller, 1933, p. 232, Fig. 225; Gómez, 2007, Fig. 56.

**Descripción.** Talla mediana, de epiteca muy reducida e inclinada, hipoteca triangular. *Cingulum* amplio. Aletas cingulares amplias con costillas. La aleta sulcal izquierda es larga, de apariencia frágil con costillas delgadas, R2 más cercana a R1, R3 más larga que R1 y R2. Ornamentada por poroides y poros, N= 5.

Medidas: LT 76-82 µm, AT 35 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 51).



Fig. 75. Mapa de distribución de Histioneis costata.
### Histioneis garrettii Kofoid (Lám. XLI, Fig. 1a)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 596, Lám. 19, Figs 93; Balech, 1988, p. 64, Lám. 16, Fig. 2; Gómez, 2007, Fig. 6.

**Descripción.** Talla mediada con región posterior poco agudo, epiteca relativamente mayor comparada con la especie anterior y margen ventral mayor que el dorsal. La aleta cingular anterior es baja y con costillas. La aleta cingular posterior sin travesaño. Aleta sulcal izquierda larga, angosta y convexo entre R1 y R2, y cóncavo entre R2 y R3. Ornamentada con poros y poroides, N=1.

Medidas: LT 88 µm, AT 39 µm.

Registro. Pacifico Tropical Mexicano (Fig. 52).



Fig 76. Mapa de distribución de Histioneis garrettii.

Histioneis reticulata Stein (Lám. XLI, Fig. 2a-g)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 218, Fig. 208; Balech, 1988, p. 63, Lám. 15, Fig. 5-6.

**Descripción.** Talla chica con hipoteca redondeada, epiteca reducida y con inclinación de la región dorsal a región ventral. El *cingulum* es muy cóncavo en región dorsal, con poroides y al menos tres hileras de poros en región dorsal. La aleta cingular anterior es baja, ancha en la base y con costillas verticales y otras ornamentación horizontales. La aleta cingular posterior es convexa en la región dorsal y poco inclinada. Hipoteca redondeada y aletas sulcales ornamentadas, unidas en la región anterior. La aleta sulcal izquierda es angosta e irregularmente convexa con R3 en posición ventral, vertical ó poco sinuosa. El R2 es más cercano a R1 que a R3. La teca tiene un poro por cada 4 ó 6 poroides, N=1.

Medidas: LT 67 μm, AT 42 μm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 53).



Fig. 77. Mapa de distribución de Histioneis reticulata.

#### Género Ornithocercus Stein

#### Ornithocercus magnificus Stein (Lám. XLI, Fig. 3a-b; Lám. XLII, Fig. 1a-b)

**Referencias:** Jörgense, 1923, p.35, Fig. 48; Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 529-540, Lám. 16, Fig. 3, 79; Schiller, 1933, p. 198-200, Fig. 190 a, b; Stein, 1883, Lám. 23, Fig. 1-6; Rampi & Bernhard, 1980, p. 121, Lám. 57; Balech, 1988a, p. 61, Lám. 14, Figs 7, 8; Steidinger & Tangen, 1997, p. 435; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010, p. 163, Fig. 156 a-c; Parra-Toriz, 2012, p. 30, Lám. 3, Figs 26-27, Lám. 12, Fig. 2 a.

**Descripción.** Células solitarias de talla mediana y de cuerpo semi-circular en vista lateral. Epiteca reducida e hipoteca semi-circular. *Cingulum* ligeramente cóncavo, sus aletas cingulares con pocas costillas completas además de ornamentaciones semejantes a costillas que se encuentran solo en el borde. Aleta sulcal izquierda con presencia de cinco o seis costillas de las cuales algunas de ellas pueden ramificarse en su extremo terminal, presenta tres lóbulos marcados. Teca ornamentada por un poro por cada poroide, N=7.

Medidas: LT 47-55 µm, AT 75-93 µm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 54).



Fig. 78. Mapa de distribución de Ornithocercus magnificus.

Ornithocercus galea (Pouchet) Abé (Lám. XLII, 2a-b; XLIII, 1a-b)

Referencias: Abé, 1967, p. 83-85, Fig. 30a-c.

**Descripción.** Célula solitaria de talla grande y de cuerpo semi-circular en vista lateral. Epiteca reducida e hipoteca semi-circular. *Cingulum* ligeramente convexo, sus aletas con costillas. Aleta sulcal izquierda casi cuadrangular relativamente pequeña disminuyendo su amplitud en el borde dorsal, con presencia de alrededor de cinco costillas radiales las cuales presentan pequeñas ramificaciones perpendiculares, N=1.

Medidas: LT 125 µm, AT 81 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 55).



Fig. 79. Mapa de distribución de Ornithocercus galea.

### Ornithocercus heteroporus Kofoid (Lám. Lám. XLIII, Fig. 2a-b)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 38, Fig. 54; Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 517-521, Lám. 18, Figs 1, 3; Schiller, 1933, p. 195, Fig. 187; Wood, 1968, p. 85, Fig. 240; Rampi & Bernhard, 1980, p. 121, Lám. 57; Balech, 1988a, p. 59, Lám. 14, Fig. 4; Hernández-Becerril, 1988b, p. 427, Fig. 9; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010, p. 162, p. 135, Fig. 155 a-c; Parra-Toriz, 2012, p. 29, Lám. 3, Fig. 25, Lám. 12, Fig. 1a.

**Descripción.** Células de talla grande, cuerpo elíptico en general poco alargado longitudinalmente. Epiteca pequeña y aplastada, hipoteca oval. *Cingulum* convexo. Aletas cingulares con pocas costillas (aproximadamente 12). Aleta sulcal izquierda extendida hasta la parte posterior, presenta dos costillas bien desarrolladas en sus extremos y entre ellos algunas otras menos desarrolladas, su borde posterior ligeramente cóncavo y oblicuo ventral y dorsalmente. Ornamentada por un poro por cada poroide, N=2.

Medidas: LT 69-81 µm, AT 40-55 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 56).



Fig. 80. Mapa de distribución de Ornithocercus heteroporus.

Ornithocercus orbiculatus Kofoid et Michener (Lám. XLIII, Fig.3a; Lám XLIV, Fig. 1a-d)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 559, Lám. 17, Fig. 7; Schiller, 1933; p. 203-204, Fig. 193; Balech, 1988a, p. 61, Lám. 15, Fig. 2; Hernández-Becerril *et al.*, 2008, p. 9, Figs 34, 35; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010, p. 164, Fig. 157 a-c; Parra-Toriz, 2012, p. 31, Lám. 4, Fig. 28.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande, cuerpo semi-circular siendo más ancho que largo. Epiteca chata y oblicua, relativamente extensa. *Cingulum* muy asimétrico y ancho, alto dorsalmente, cóncavo. Ambas aletas cingulares son anchas y presentan pocas costillas. Aleta sulcal izquierda con borde casi liso con lóbulos poco notables o carente de ellos, de forma redondeada, presencia de débiles costillas. Ornamentada por un poro cada poroide, N = 4.

Medidas: LT 112-143 µm, AT 102-112 µm.



Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 57).

Fig. 81. Mapa de distribución de Ornithocercus orbiculatus.

Ornithocercus quadratus var. assimilis (Jörgensen) Taylor (Lám. XLV, Fig. 1a-d)

**Referencias:** Wood, 1968, p. 86, Fig. 242; Taylor, 1976, p. 50, Lám. 8, Fig. 79; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril, 2010, p. 165, Fig. 158 a-c.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande, cuerpo oval, más ancho que largo. Epiteca aplastada y ancha. Aletas cingulares con presencia de costillas, la posterior además de costillas otras ornamentaciones alveolares. Aleta sulcal izquierda con presencia de radios, en su borde dorsal se le observa una ornamentación también alveolar, borde posterior amplio y ligeramente cóncavo casi rectilíneo que cuenta con dos lóbulos marcados. Ornamentación tecal de un poro por cada poroide, N=2.

Medidas: LT 141-154 µm, AT 106-115 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 58).



Fig. 82. Mapa de distribución de Ornithocercus quadratus var. assimilis.

Ornithocercus quadratus f. simplex Kofoid et Skogsberg (Lám. XLV, Fig. 2a)

**Referencias:** Wood, 1968, p. 86, Fig. 242; Taylor, 1976, p. 50, Lám. 8, Fig. 81; Balech, 1988a, p. 60, Lám. 14, Fig. 10; Esqueda-Lara, 2010, p. 166, Fig. 159 a-c; Parra-Toriz, 2012, p. 32, Lám. 4, Figs 29-30, Lám. 12, Fig. 3 a.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande, cuerpo redondo un poco agudo en el borde posterior. Epiteca aplastada. Aleta cingular anterior con presencia de costillas y la posterior con presencia de radios y fragmentos alveolar. Aleta sulcal izquierda con costillas (tres centrales), en su borde izquierdo presencia de ornamentación derivada de su costilla, borde posterior amplio y ligeramente cóncavo casi rectilíneo, presencia de dos lóbulos. Ornamentación tecal por poroides y poros, N=1.

Medidas: LT 128 µm, AT 106 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 59).



Fig. 83. Mapa de distribución de Ornithocercus quadratus f. simplex.

## Ornithocercus sp. (Lám. XLVI, Fig. 1a-b)

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana y de cuerpo semi-circular en vista lateral. Epiteca reducida e hipoteca semi-circular. *Cingulum* ligeramente cóncavo, sus aletas cingulares con costillas. Aleta sulcal izquierda devidida en dos estructuras triangulares con presencia costillas entramadas de diferente grosor, N=1.

Medidas: LT 91 µm, AT 62 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 60).



Fig. 84. Mapa de distribución de Ornithocercus sp.

Ornitocercus splendidus Schütt (Lám. XLVI, Fig.2a-c; Lám. XLVII, Fig. 1a)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 521-528, Lám. 16, Figs 2, 4, Lám. 17, Fig. 3; Schiller, 1933, p. 198, Fig. 190; Wood, 1968, p. 86, Fig. 243; Balech, 1988a, p. 60, Lám. 14, Figs 5-6; Steidinger & Tangen, 1997, p. 435, Lám. 13.

**Descripción.** Células solitarias de talla media y forma variable, en vista lateral su forma es triangular, en vista dorsal o ventral es ovalada irregularmente. Epiteca con ligero aplastamiento, en vista apical su forma es ovalada. *Cingulum* no excavado con aletas muy grandes, bien desarrolladas y muy ornamentadas por costillas que se ramifican. La aleta sulcal izquierda extendida hasta el borde ventral, presenta ligera ornamentación radial y dos lóbulos bien ornamentados, N=1.

Medidas: LT 141 µm, AT 43.6 µm.

Regitro. Golfo de California (Fig. 61).



Fig. 85. Mapa de distribución de Ornithocercus splendidus.

Ornithocercus steinii Schütt (Lám. XLVII, Fig. 2a-d; Lám. XLVIII, Fig.1a-c)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 36, Fig. 49; Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 551-559, Lám. 16, Fig. 1, 86; Schiller, 1933, p. 202-203, Figs 192a-f; Yamaji, 1977, p. 71, Lám. 33, Fig. 6; Rampi & Bernhard, 1980, p. 122, Lám. 58; Balech, 1988a, p. 61, Lám. 15, Fig. 1; Steidinger & Tangen, 1997, p. 435; Parra-Toriz, 2012, p. 34. Lám. 4, Figs 31, 32, Lám. 12, Fig. 6a.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande, cuerpo sub-circular. Epiteca chata y oblicua, relativamente extensa. *Cingulum* muy asimétrico y ancho, algo cóncavo. Ambas aletas cingulares son anchas, la aleta anterior presenta costillas fuertes y menos numerosas, la posterior presenta costillas numerosas. Aleta sulcal izquierda generalmente con cuatro lóbulos posteriores poco marcados, cada uno con una costilla y ramas cortas, pueden o no presentar a lo largo de su longitud ramificaciones dando una apariencia aserrada. Ornamentada por un poro en cada poroide, N=5.

Medidas: LT 137-150 µm, AT 100 µm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 62).



Fig. 86. Mapa de distribución de Ornithocercus steinii.

*Ornithocercus thumii* (Schmidt) Kofoid *et* Skogsberg (Lám. XLVIII, Fig. 2a-b; Lám. XLIX, Fig. 1a-e)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 540-550, Lám. 18, Figs 4, 6, 81; Schiller, 1933, p. 200, Fig. 191; Wood, 1968, p. 87, Fig. 245; Balech, 1988a, p. 61, Lám. 14, Fig. 9; Parra-Toriz, 2012, p. 35, Lám. 4, Fig. 33, Lám. 12, Fig. 7 a.

**Descripción.** Células solitarias de talla grande, cuerpo sub-circular. Epiteca chata y oblicua, relativamente extensa. *Cingulum* muy asimétrico y ancho, bastante cóncavo. Ambas aletas cingulares son anchas, la aleta anterior presenta pocas costillas fuertes, la posterior presenta numerosas costillas. Aleta sulcal izquierda generalmente con tres lóbulos posteriores bien marcados, cada uno con una costilla y ramas cortas, pueden o no presentar a lo largo de su longitud ramificaciones. Ornamentación por alvéolos, N=3.

Medidas: LT 125-153 µm, AT 89-106 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 63).



Fig. 87. Mapa de distribución de Ornithocercus thumii.

### Género Metaphalacroma Tai & Skogsberg

*Metaphalacroma skogsbergi* Tai (Lám. L, Fig.1a-I; Lám. LI, Fig. 1a-e; Lám. LII, Fig. 1a-f; Lám. LIII, Fig. 1a-e)

**Referencias:** Tai & Skogsberg, 1934, p. 458, Fig. 11; Balech, 1971, p. 43-46, Lám. 3, Figs 20-30; Balech, 1988, p. 38-39, Lám. 5, Figs 3-4.

**Descripción.** Talla mediana con cuerpo ovoide. Epiteca baja y la hipoteca ancha. Las aletas cingulares son horizontales y sin costillas. El *cingulum* con poroides y dos hileras de poros. La aleta sulcal derecha es más ancha que la izquierda y ambas ornamentadas. La teca se encuentra ornamentada por poros y porides. Además, se observan células picoplanktonicas en la superficie celular en dos especimenes de *Methaphalacroma*, N=6.

Medidas: LT 50-55 µm, AT 45-55µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 64).

**Comentario.** Los especímenes identificados como *Metaphalacroma* han sido similares a los mostrados por Tai & Skogsberg (1934) y Balech (1971, 1988), por ejemplo, la forma de la célula in vista lateral y la forma de las aletas cingulares, pero se diferencían principalmente en las aletas sulcales y el *cingulum*. Balech (1971,1988) muestra una aleta sulcal izquierda mayor que la derecha y una hilera de poros en el *cingulum*. Sin embargo, el género *Metaphalacroma* es monoespecífico por lo que nuestras observaciones nos dirigen a pensar dos cosas: 1) nuestros ejemplares se tratan de una nueva especie para el género; ó 2) las observaciones realizadas en el microscopio electrónico de barrido muestran las verdaderas características de la especie y por tanto del género.



Fig. 88. Mapa de distribución local de *Metaphalacroma skogsbergi*.

108

#### Género Pseudophalacroma Jörgensen

**Pseudophalacroma nasutum** (Stein) Jörgensen (Lám. LIV, Fig. 1a-j; Lám. LV, Fig. 1a-f)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p.3-4, Fig. 1; Schiller, 1933, p. 55-56, Fig. 54 ac; Parra-Toriz, 2012, Lám. 15, Figs 36-37, Lám. 13, Figs 9a-11a.

**Descripción.** Célula solitaria de talla mediana, de forma circular en vista ventral y oval en vista lateral. Epiteca sobresaliente con una protuberancia mas ventral que dorsal. Hipoteca con margenes convexos. *Cingulum* amplio y cóncavo. Las aletas cingulares horizontales cortas y con costillas no terminales. Aleta sulcal izquierda angosta y sin radios, unica en su porción posterior a la aleta sulcal derecha. Ornamentada por un poro en cada poroide, N=1.

**Medidas:** LT 45 µm, AT 39.5 µm.

Registro. Costa occidental de la Península de Baja California (Fig. 65).

**Comentario.** Los organismos registrados en el Pacífico mexicano son de talla semejante a los reportados por Schiller (1933), sin embargo, son de talla menor al reportado para el Golfo de México (Parra-Toriz 2012).



Fig. 89. Mapa de distribución de Pseudophalacroma nasutum.

# Familia AMPHISOLENIACEA Lindemann

## Género Amphisolenia Stein

Amphisolenia globifera Stein (Lám. LVI, Fig.1a-i)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 41, Fig. 61; Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 388-392, Lám. 86, Figs 1, 2, 4, 8, 49 (9), 50 (1-5 a); Schiller, 1933, p. 174, Figs 161 a-e; Taylor, 1976, p. 29, Lám. 2, Figs 26, 27, Lám. 3, Figs 26 b, 27 b; Balech, 1988, p. 70, Lám. 18, Fig. 1.

**Descripción.** Talla mediana con cabeza redondeada. La aleta cingular anterior tiene costillas y el *cingulum* es ligeramente cóncavo. El cuerpo y el cuello son largos y angostos. Esta especie tiene la porción caudal larga, con terminación redondeada y presenta cuatro pequeñas espinas. La teca es ornamentada por poros. La sutura sagital carece de dientes, N=1.

Medidas: LT 102 µm, AT 12 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 66).

**Comentario.** Espécimen de talla menor que lo reportado por Kofoid & Skogsber (1928) (LT 142-319 µm) y Balech (1988) (LT 135-243 µm).



Fig. 90. Mapa de distribución de Amphisolenia globifera.

### Amphisolenia bidentata Schröder (Lám. LVII, Fig.1a-f)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 39, Fig. 56; Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 409-414, Figs 54 (1-4), 56 (1); Schiller, 1933, p. 178, Fig. 169; Taylor, 1976, p. 28, Lám. 2, Figs 21, 22, Lám. 3, Fig. 21b, 22b; Balech, 1988a, p. 69, Lám. 17, Figs 2, 3, 13; Steidinger & Tangen, 1997, p. 426, Lám. 10; Parra-Toriz, 2012, p. 52, Lám. 9, Figs 72, 78, 79, Lám. 18, Figs 60a, 61a.

**Descripción.** Células solitarias del cuerpo alargado. Epiteca reducida formando una cabeza de aspecto redondeado; *cingulum* provisto de aletas pequeñas con costillas. Hipoteca en su parte anterior con la presencia de una aleta delgada, en general la hipoteca es bastante alargada, en la región posterior cuenta con una estructura llamada "pie", por su apariencia, dicha estructura le da una forma sigmoidea a la hipoteca, la cual termina con dos pequeñas espinas terminales, N = 8.

Medidas: LT 625-800 μm, AT 20-35 μm.

**Registro.** Golfo de California, Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de Tehuantepec (Fig. 67).

**Comentario.** Espécimen de menor talla que lo reportado por Kofoid & Skogsberg (LT 716-990 µm) y Balech (1988) (LT 695-927 µm).



Fig. 91. Mapa de distribución de Amphisolenia bidentata.

## Amphisolenia brevicauda Kofoid (Lám. LVIII, Fig. 1a-g)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 372, Fig. 49; Schiller, 1933, p. 169, Fig. 154; Rampi & Bernhard, 1980, p. 31, Lám. 12.

**Descripción.** Célula corta, elongada y uniformemente ancha en la tercera parte del cuerpo, disminuyendo ligeramente hacia la parte caudal. Cabeza bien desarrollada y con epiteca reducida, aletas cingulares aproximadamente iguales. Aleta cingular anterior con costillas basales. *Cingulum* convexo con dos hileras de poros, y aleta sulcal izquierda pobremente desarrollada. La región caudal tiene ligeras ondulaciones y termina con un poco aguda. La ornamentación de la teca es de poros. Sutura sagital lisa. No se observan cloroplastos, N=1.

Medidas: LT 50 µm, AT 10 µm.

**Registro.** Golfo de California. Nuevo registro para el Pacífico mexicano (Fig. 68).

**Comentario.** El espécimen es similar morfológicamente a los diagramas mostrados por Kofoid & Skogsberg (1928), pero su tamaño es mucho más largo que el nuestro. Ellos reportan 202 µm de talla, mientras que el nuestro sólo tiene 50 µm.



Fig. 92. Mapa de distribución de Amphisolenia brevicauda.

Amphisolenia inflata Murray et Whitting (Lám. LIX, Fig. 1a-b)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 366, Fig. 47, 49; Schiller, 1933, p. 167, 168, Fig. 152; Rampi & Bernhard, 1980, p. 31, Lám. 12; Parra-Toriz, 2012, p. 54, Lám. 9, Fig. 74, Lám. 18, Figs 65a, 66a, 71a.

**Descripción.** Talla mediana y muy inflada en su cuerpo medio en vista lateral y dorso-ventral. La cabeza es bien desarrollada con epiteca reducida y la aleta cingular posterior es más desarrollada que la anterior. El cuello es relativamente recto y corto, con aleta sulcal reducida y hombros conspicuos. La porción caudal es curva en su base. Algunas inclusiones en la célula son apreciadas, N=2.

Medidas: LT 110 µm, AT 30 µm.

Registro. Golfo de Tehuantepc (Fig. 69).

**Comentario.** El espécimen aquí reportado es menor que lo reportado por Kofoid & Skogsberg (1928) (LT 143-233  $\mu$ m) y Rampi & Bernhard (1980) (LT 200-250  $\mu$ m).



Fig. 93. Mapa de distribución de Amphisolenia inflata.

Amphisolenia laticincta Kofoid (Lám. LIX, Fig. 2a-b)

reportados por Kofoid & Skogsber (1928) (117-136 µm).

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 369, Fig. 40; Schiller, 1933, p. 168, Fig. 153 a, b.

**Descripción.** Célula corta con cabeza pequeña y epiteca reducida. *Cingulum* largo y cóncavo. La aleta cingular posterior es más desarrollada que la anterior. El cuello es relativamente recto y corto, con aletas sulcales reducidas. Región media del cuerpo más ancho que la porción caudal, la cual es curva en su base, N=2.

Medidas: LT 103-110 µm, AT 10 µm.

**Registro.** Golf de California. Nuevo registro para el Pacífico mexicano (Fig. 70). **Comentario.** Nuestros ejemplares fueron ligeramente menores a los



Fig. 94. Mapa de distribución de Amphisolenia laticincta.

#### Amphisolenia lemmermanni Kofoid (Lám LX, Fig.1a-b)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 419-422, Lám. 9, Fig. 11 y 12, Fig. 50: 8, 56: 2, 57; Schiller, 1933, p. 179, Fig. 170; Balech, 1988a, p.70, Lám. 17, Figs 8, 12; Hernández-Becerril *et al.*, 2008, p. 11, Figs 48, 49.

**Descripción.** Células solitarias de cuerpo alargado y un poco robusto. Es una especie muy parecida a la anterior (*A. bidentata*). La mayor diferencia entre ambas especies se encuentra en las dos espinas antapicales las cuales se encuentran unidas a una membrana y son más cortas en *A. lemmermanni*, N=3.

Medidas: LT 780-790 µm, AT 30 µm.

Registro. Golfo de California y Golfo de Tehuantepec (Fig. 71).

**Comentario.** Los espécimenes aquí encontrados fueron mayores que los reportados por Kofoid & Skogsberg (1928) (LT 522-669 µm) y Balech (1988) (LT 549-573 µm).



Fig. 95. Mapa de distribución de Amphisolenia lemmermanni.

### Amphisolenia palmata Stein (Lám LX, Fig.2a-b)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 40, Fig. 57 a-c; Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 422-427, Lám. 12, Fig. 4, 7; Balech, 1988a, p. 69, Lám. 17, Figs 4-7; Hernández-Becerril *et al.*, 2008, p. 11, Figs 44, 45.

**Descripción.** Células solitarias de cuerpo alargado parecido a las especies anteriores pero con robustez intermedia, su característica principal es la presencia de tres espinas antapicales, N=1.

Medidas: LT 780µm, AT 25µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 72).

**Comentario.** El espécimen aquí reportado fue mayor de lo reportado por Kofoid & Skogsberg (LT 565-810 µm) y Balech (1988) (LT 549-715 µm).



Fig. 96. Mapa de distribución de Amphisolenia palmata.

Amphisolenia rectangulata Kofoid (Lám. LXI, Fig.1a-j; Lám. LXII, Fig.1a-g)

**Referencias:** Kofoid & Skogsberg, 1928, p. 378-380, Lám. 8, Fig.3, 5, 6, 7, 9. Fig. 49:5; Schiller, 1933, p. 170, Fig. 156a, b.; Balech, 1988, p. 186, Lám. 83, Figs 3-6.

**Descripción.** Talla mediana con cabeza bien desarrollada. El *cingulum* es largo y cóncavo, y sus aletas cingulares son similares entre sí. La aleta cingular anterior tiene pocas costillas y las aletas sulcales son reducidas y la región media del cuerpo es más ancho y corto que la región caudal. La región caudal tiene un pie con cuatro espinas, la teca tiene poros y la sutura sagital es lisa, N=2.

Medidas: LT 695 µm, AT 15 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 73).

**Comentario.** Los especímenes aquí reportados fueron mucho menores que los reportados por Kofoid & Skogsberg (1928) (LT 531-734  $\mu$ m) y Balech (1988) (LT 566-732  $\mu$ m).



Fig. 97. Mapa de distribución de Amphisolenia rectangulata.

## Amphisolenia schauislandi Lemmermann (Lám. LXII, Fig. 2a-b)

**References:** Taylor, 1976, p. 29, Lám. 2, Fig. 28, 29, Lám. 3, Fig. 28b, Lám. 41, Fig. 495; Balech, 1988, p. 71, Lám.17, Figs 9-11.

**Descripción.** Talla mediana con cabeza angosta y cuello largo y recto. El cuerpo es un poco ancho, la porción caudal carece de pie con presencia de cuatro espinas pequeñas, N=1.

Medidas: LT 380 µm, AT 18 µm.

**Registro.** Golfo de California. Nuevo registro para el Pacífico mexicano (Fig. 74).

**Comentario.** Nuestro espécimen tiene una talla y morfología similares a las ilustraciones dadas por Kofoid & Skogsberg (1928) (LT 391-434  $\mu$ m). Sin embargo, la reportada por Balech (1988) es mucho más corta, con sólo 40  $\mu$ m.



Fig. 98. Mapa de distribución de Amphisolenia schauislandi.

### Amphisolenia sp. (Lám. LXIII, Fig. 1a-e)

**Descripción.** Célula solitaria de cuerpo alargado. Epiteca reducida formando una cabeza de aspecto redondeado; *cingulum* provisto de aletas pequeñas. Hipoteca en su parte anterior con la presencia de una aleta delgada, en la región posterior cuenta con un pie el cual termina con una corta bifurcación y dos espinas terminales, N=1.

Medidas: LT 591 µm, AT 16 µm.

Registro. Golfo de Tehuantepec (Fig. 75).

**Comentario.** La principal característica que la diferencia de *A. bidentata* es la bifurcación de la parte terminal del pie y anterior a las espinas. Otras especies que se encuentran bifurcadas al termino de su pie son *A. michoacana* (Hernández-Becerril *et al.* 2008, Fig. 38-40) y *A. bifurcata* (Kofoid & Skogsberg 1928, Fig. 56: 6), sin embargo, las dos ramas originadas son mucho más largas que las presentadas en *A.* sp.



Fig. 99. Mapa de distribución de Amphisolenia sp.

Amphisolenia truncata Kofoid et Michener (Lám. LXIII, Fig. 2a-e)

**Referencias:** Jörgensen, 1923, p. 40, Fig. 58; Kofoid & Kogsberg, 1928, p. 406-409, Fig. Lám. 11, Figs 1 y 12, Fig. 49:14; Schiller, 1933, p. 178, Fig. 168; Hernández-Becerril *et al.*, 2008, p. 12, Figs 54-57.

**Descripción:** Células solitarias de cuerpo alargado. En general muy parecida a las especies anteriores principalmente a *A. lemmermanni*. La principal característica de *A. truncata* se encuentra en la hipoteca, la cual carece de pie y se refleja en una forma recta de la región posterior, carece de espinas terminales y membranas, N=1.

**Medidas:** LT 770 µm, AT 25 µm.

Registro. Golfo de Tehuantepec (Fig. 76).

**Comentario.** La principal característica que la diferencia de otras especies de *Aphisolenia* es la parte terminal del pie que carece de espinas. El espécimen aquí reportado es ligeramente mayor a los reportado como máxima longitud por Jörgensen (1923) (LT 663 µm) y Kofoid & Skogsberg (1928) (LT 650-663 µm).



Fig. 100. Mapa de distribución de Amphisolenia truncata.

### Familia Oxyphyciaceae Sournia

### Género Oxyphysis Kofoid

Oxyphysis oxytoxoides Kofoid (Lám. LXIV, Fig. 1a-k; Lám. LXV, Fig. 1a-e)

**References:** Balech, 1988, p. 201, Lám. 18, Figs 10-12; Licea *et al.*, 1995, p. 25. Lám. 8, Fig. 6.

**Descripción.** Especie de talla mediana y forma biconica. Epiteca sobresaliente y aguda en su región anterior donde se observa que la teca derecha sobresale con respecto a la izquierda. *Cingulum* amplio, cóncavo, ornamentado por poroides y dos hileras de poros distantes. La hipoteca aguda en su región posterior, la cual termina con una pequeña espina. Aletas cingulares angostas sin costillas ya que las que parecen serlo sólo son terminaciones de los poroides epitecales o hipotecales que no continúan en la aleta. Ornamentada con un poro por cada 22 poroides aproximadamente.

Medidas: LT 65 µm, AT 15 µm.

**Registro.** Costa Occidental del Pacífico Mexicano y Pacífico Tropical Mexicano (Fig.77).



Fig. 101. Mapa de distribución de Oxyphysis oxytosoides.

## Familia CITHARISTACEA Kofoid et Skoksberg

## Género Citharistes Stein

Citharistes regius Stein (Lám. LXV, Fig. 2a-c)

**References:** Balech, 1988, p. 73, Lám. 22, Figs 1-4; Steidinger & Tangen, 1997, p.428, Lám. 10.

**Descripción.** Talla pequeña con cuerpo irregularmente ovoide por la presencia de la camara feosomal en la hipoteca. La epiteca es baja y muy reducida mientras que la hipoteca es ancha y en forma de C. La porción anterior de la cámara feosomal es menor que la porción posterior. Las aletas cingulares son verticales y con costillas, y la aleta cingular anterior es pequeña. La aleta sulcal izquierda es larga con tres radios y otras ornamentaciones horizontales, N=2.

Medidas: LT 35 μm, AT 28 μm.

Registro. Golfo de California (Fig. 78).



Fig. 102. Mapa de distribución de Citharistes regius.

Subclase PROROCENTROPHYSIDAE Fensome et al.

Orden PROROCENTRALES Lemmermann

Familia PROROCENTRACEAE Stein

### Género Prorocentrum Ehrenberg

Prorocentrum micans Ehrenberg (Lám. LXVI, Fig. 1a-c)

**Referencias:** Schiller, 1933; p. 35, Fig. 37; Balech, 1988, p. 32, Lám. 4 Fig. 1; Licea *et al.*, 1995, p. 81-82, Lám. 9 Fig. 6; Steidinger & Tangen, 1997, p. 424, Lám. 8.

**Descripción.** Especie de células solitarias de talla mediana. Presenta una teca bivalvar comprimida bilateralmente. En vista valvar se observa su forma lanceolada con su polo posterior agudo y menor que el anterior. Presenta una espina apical bien desarrollada. Paredes de espesor delgado. Ornamentada por poroides y poros radiales, N=46.

Medidas: LT 45-50 µm, AT 30-40 µm.

**Registro.** Costa Occidental del Pacífico Mexicano, Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 79).



Fig. 103. Mapa de distribución de Prorocentrum micans.

Prorocentrum compresum (Bailey) Abé ex Dodge (Lám. LXVI, Fig. 2a-e)

**Referencias:** Balech, 1988, p. 32, Lám. 4, Figs 3-4; Licea *et al.*, 1995, p. 80, Lám. 9, Fig. 2 a-c, Lám. 22, Fig. 7a-b.

**Descripción.** Especie de células solitarias o en agregados. Son de talla mediana con teca bivalvar y comprimida bilateralmente. En vista valvar se observa una forma oval ancha. Carente de espina apical. Paredes de espesor medio, con depresión en el polo anterior. Ornamentada por poroides y poros distantes de distribución irregular, N=6.

Medidas: LT 42.5-45 µm, AT 32.5-40 µm.

Registro. Golfo de California (Fig. 80).



Fig. 104. Mapa de distribución de Prorocentrum compresum.

### Prorocentrum gracile Schütt (Lám. LXVI, Fig. 3a-d)

**Referencias:** Schiller, 1933, p. 37, Fig. 39; Wood, 1968, p. 122, Fig. 376; Balech, 1988a, p. 32, Lám. 4, Fig. 2; Licea *et al.*, 1995, p. 80, Lám. 9, Fig. 4.

**Descripción.** Especie de células solitarias de talla grande. Presenta una teca bivalvar comprimida bilateralmente. En vista valvar se observa su forma lanceolada y bastante alargada (de 2 a 3 veces el ancho) con su polo posterior agudo y menor que el anterior. Presenta una espina apical bien desarrollada que en ocasiones la pierde. Paredes de espesor delgado. Ornamentada por poroides y poros radiales, N=4.

Medidas: LT 62-70µm, AT 21-22 µm.

Registro. Golfo de California y Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 81).



Fig. 105. Mapa de distribución de Prorocentrum gracile.

### Prorocentrum sigmoides Böhm (Lám. LXVI, Fig. 4a-b)

### **Referencias:**

**Descripción.** Especie de células solitarias de talla grande. Presenta una teca bivalvar comprimida bilateralmente. En vista valvar se observa una forma oval alargada irregular. Espina apical corta. Ornamentada por poroides y poros radiales, N=1.

Medidas: LT 95 µm, AT 29 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 82).



Fig. 106. Mapa de distribución de Prorocentrum sigmoides.

Prorocentrum mexicanum Tafall (Lám. LXVI, Fig. 5a-d)

**Referencias:** Steidinger & Tangen, (1997), p. 424, Lám. 8; Alonso Rodríguez *et al.*, 2008, p.145.

**Descripción.** Especie de células solitarias de talla grande. Presenta una teca bivalvar comprimida bilateralmente. En vista valvar se observa una forma oval ancha. Espina apical corta. Ornamentada por poroides y poros radiales, N=10.

**Medidas:** LT 43 µm, AT 32-35 µm.

Registro. Pacífico Tropical Mexicano (Fig. 83).



Fig. 107. Mapa de distribución de Prorocentrum mexicanum.

#### IX. DISCUSIÓN

#### IX. 1 Inferencias filogenéticas de Dinophysis y Phalacroma.

Desde la descripción de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma*, la separación de éstos ha sido poco clara, debido principalmente a que el único carácter diagnóstico e identificado para el género *Phalacroma* ha sido la forma de la epiteca (prominente), pero también por compartir caracteres como, tipos de ornamentación, forma de *cingulum*, forma y estructuras de la aleta sulcal izquierda, presencia de apéndices y procesos, entre otros. Esto incluso llevo a Balech (1967) y a Abé (1967) a proponer al género *Phalacroma* como sinónimo de *Dinophysis*, cuestión que se mantuvo por años. Sin embargo, por medio de caracteres moleculares se han separado nuevamente y diferenciado morfológicamente por la altura de la epiteca, la cual para *Phalacroma* se encuentra desarrollada hasta 1/4 de la longitud de la célula (Hastrup & Daugbjerg, 2009).

El punto de partida para el análisis aquí presentado fue el sistema de clasificación de los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* que se originó siglos atrás (XIX) con especies que fueron descritas usando únicamente microscopía óptica y que en algunos casos, estas especies no se han vuelto a registrar, dejando un vacío en el conocimiento de los detalles morfológicos necesarios para el estudio profundo de las relaciones filogenéticas, por lo que la búsqueda de estas especies en campo y la obtención de dichos datos en laboratorio son aún una tarea importante.

Uno de los principales problemas para la realización de este trabajo fue la definición de los caracteres discretos y su codificación. Incluso algunos caracteres que fueron explorados y se consideran importantes (forma celular en vista dorso-ventral, presencia de costillas en las aletas cingulares, ornamentación y longitud del apéndice posterior, ornamentación del *cingulum* y de la aleta sulcal izquierda, unión de las aletas sulcales, y forma y grosor posición de R2), no fueron incorporados por su poca claridad en la mayoría de las especies. Además, otro problema importante fue la falta de información de muchas de las especies de ambos géneros, ya que muchas de ellas han sido descritas con pocos ejemplares e incluso con sólo uno, y aunque algunas han sido estudiadas anteriormente por otros autores (Dodge, 1985; Hernández-Becerril, 1992; Licea *et al.*, 1995) con microscopía electrónica y otras fueron estudiadas aquí, previo al análisis cladístico, la mayoría de las especies carecen de información. Esto originó omisiones que se consideraron preferentes a incorporar taxones que generarían resultados engañosos.

Otro problema es que a pesar de cuidadosos trabajos como el de Abé (1967), Balech (1967), y Norris & Berner (1970) con flora tropical, esta contiene numerosas especies no descritas (por ejemplo, *Phalacroma ornamentatum* Esqueda-Lara y Hernández-Becerril sp. nov.). Esta falta de información sobre las especies aún no descritas o las posibles aún no conocidas, tiene fuertes implicaciones en estudios de esta naturaleza, de modo que en este análisis, la delimitación taxonómica, la falta de datos asociados a problemas de codificación, resultó en politomías sin resolver. Por lo tanto, se tiene que llevar a cabo un exhaustivo estudio a nivel alfa de muchas especies y otros taxones de estos géneros para que puedan ser añadidos otros caracteres codificados en la matriz de datos y resolver su posición dentro de la historia evolutiva.

Otros conflictos que se presentaron son las relaciones internas (politomías). En los clados A y B de *Dinophysis* y *Phalacroma*, respectivamente se pueden observar politomías. Estas politomías se podrían resolver mediante una investigación completa de cada género, ya que el muestreo taxonómico es un problema importante.

Uno de los resultados inesperados es la cercana relación que se observa entre *Ornithocercus, Histioneis* y *Phalacroma expulsum* con *Dinophysis*, ya que los dos primeros géneros eran considerados parte del grupo externo y en cambio aparecieron en el análisis cladístico formando un sólo clado junto con *Dinophysis* y *P. expulsum*. En cuanto a esta última (*P. expulsum*), todo parece indicar que es una especie que podría pertenecer en realidad a *Dinophysis*, esto debido a sus caracteres sinapomórficos (compartidos entre los tres géneros junto con *P. expulsum*) que son: la orientación vertical de la aleta cingular anterior, la forma trapezoide de la misma y también trapezoidal de la aleta cingular posterior; además de los

130

potencialmente sinapomórficos como la forma celular ovada en vista lateral y la epiteca no prominente.

Por otro lado, el género *Dinophysis* presentó como carácter apomórfico su epiteca menos ancha que la hipoteca, y como posible apomorfía a su forma ovada en vista lateral. Este género se muestra formado por dos subclados, uno para las especies de las secciones: Acuta y Caudata, y el otro formado únicamente por especies de la sección Hastata, con lo cual podría tratarse de dos subgéneros. Sin embargo, esto deberá ser confirmado en el futuro con estudios cladísticos utilizando un mayor número de taxones principalmente pertenecientes a las secciones Acuta y Caudata. Además, serán necesarios nuevos análisis para saber si los caracteres aquí considerados potencialmente apomórficos para cada clado, realmente lo son.

La relación de los géneros de dinoflagelados aquí estudiados ha sido polémica debido a que su principal característica de diagnosis (la compresión dorso-ventral), no tiene homólogo evidente en otros géneros. Tradicionalmente se acepta, en el sistema de clasificación, asumir una relación homóloga entre la compresión dorso-ventral de los dinophysales (*Dinophysis, Phalacroma, Ornithocercus, Amphisolenia*) y *Prorocentrum*. Sin embargo, para el caso de *Prorocentrum*, esto podría reflejar la evolución convergente, o en paralelo lo que otorgaría una gran ventaja que ha evolucionado independientemente en más de un grupo. Esto podría resolverse mediante la búsqueda de evidencia ultraestructural, de desarrollo y/o moleculares que independientemente confirmen si la morfología similar, pero no idéntica, de estos géneros es de origen único o convergente.

El análisis realizado en este trabajo basado en caracteres moleculares tiene diferencias y coincidencias al obtenido con caracteres morfológicos. Por ejemplo, coinciden en un subclado para *Dinophysis* de las secciones Acuta y Caudata, separado de las especies de *Dinophysis* de la sección Hastata, y un "desorden sistemático" para *Phalacroma*, pero mantienen un clado para la mayoría de sus especies. Así como un clado especial para *Ornitocercus* (aquí acompañado por *Citharistes*) con relación cercana con *Dinophysis* e *Histioneis* (Fig. 106).

131
Otros estudios realizados con caracteres moleculares presentan resultados congruentes a los obtenidos en el presente trabajo con caracteres morfológicos. En ellos se muestran dos clados, uno para *Dinophysis* incluyendo en él a *Ornithocercus* e *Histioneis* y en algunos casos *Citharistes*, mientras que en otro clado se encuentran especies de *Phalacroma* (Hastrup Jensen & Daugbjerg, 2009; Gómez *et al.*, 2011a). Gómez *et al.* (2011) muestran en el clado formado por *Ornithocercus*, *Histiones* y *Dinophysis*, una dicotomía para el género *Dinophysis*, y en uno de los subclados se encuentran las especies de la sección Hastata y en el otro especies de la sección Acuta y sección Caudata (a excepción de *D. uracanthoides*), lo cual también es presentado aquí en los resultados morfológicos, y aunque en los resultados moleculares de este estudio no muestran a estos dos subclados en un mismo clado, si se sostienen como grupos monofiléticos.

En cuanto al clado de *Phalacroma*, sus relaciones son menos claras, aquí se obtuvo un clado para la mayoría de las especies excepto *P. argus* y *P. apicatum* al igual que lo presentado por Hastrup Jensen & Daugbjerg (2009), mientras que los trabajos de Handy *et al.* (2009) y de Gómez *et al.* (2011a) muestran sólo uno, pero en ambos casos se carece de secuencias de *P. argus* y *P. apicatum*. Sin embargo, la cladística morfológica sostiene un sólo clado para *Phalacroma* incluyendo a *P. argus* y *P. apicatum*. Por lo que un estudio enfocado a las especies de la sección Argus con ambos tipos de caracteres (morfológicos y moleculares) sería de gran ayuda para definir su situación.

Los subclados obtenidos en el presente estudio para *Phalacroma* son poco claros tanto con caracteres moleculares como morfológicos. El clado de *Phalacroma* presenta dos subclados y dentro de ellos se observan otros subclados, pero en general no tienen un arreglo sistemático, en todo caso el más claro es el formado por *P. mitra* y *P. rapa* ambos pertenecientes a la sección Rapa, el cual es de los pocos sostenidos con caracteres morfológicos. Sin embargo, en el trabajo presentado por *G*ómez *et al.* (2011) pierde su consistencia como sección al quedar fuera *P. favus*.

Trabajos recientes con marcadores moleculares de LSU y SSU (Gómez et al., 2011; Park et al., 2011) colocan a *Oxyphysis oxytoxoides* como miembro

del género *Phalacroma*, motivo por cual Gómez *et al.* (2011) lo proponen como *Phalacroma oxytoxoides*. Sin embargo, *Oxyphysis oxytoxoides* tiene una gran cantidad de caracteres autapomórficos como, la forma alargada de la célula, su epiteca peculiar prominente pero modificada, su amplio *cingulum* y su teca derecha que sobresale (en el ápice) de la izquierda, lo que podrían reflejar su gran especialización como miembro de *Phalacroma* o bien su independencia de dicho género y por tanto su estatus como *Oxyphysis*. Por todo ello, esta especie debe ser sometida a estudios cladísticos morfológicos así como moleculares con otros marcadores para aclarar su situación sistemática

Este estudio ha demostrado que en efecto para el género *Phalacroma* la forma prominente de la epiteca es un carácter apomórfico. Además, se considera como tal a la forma celular obovada u obovada angulada. En el caso de los caracteres compartidos entre *Phalacroma* y *Dinophysis* se muestra que sus caracteres sinapomórficos son, la epiteca igual o mayor que la hipoteca, una ornamentación constituida por una depresión por cada siete poroides mencionados anteriormente, mientras que la presencia de apéndices y procesos son homoplásicos que reflejan su evolución convergente o en paralelo de los mismos. Con todo esto, es evidente que este estudio no resuelve del todo la monofília del género, pero si se considera un avance importante que marca el camino a futuras investigaciones.

## IX. 2 Especies del Pacífico mexicano.

El orden Dinophysales cuenta con un número grande de especies cuya diversidad de formas es notoria. Esta diversidad se encuentra mejor representada en los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma*. En cuanto al género *Dinophysis* en el presente trabajo, la sección Hastata es la que más destaca por tres razones: 1) por formar un clado lo que la confirma como grupo monofilético, 2) por el alto número de especies que fueron encontradas y 3) por los nuevos registros de las especies *D. nias*, *D. pusilla* y *D. swezyae*.

En cuanto a la morfología de los organismos de las especies de los nuevos registros de la sección Hastata, se puede mencionar que los

organismos de Dinophysis nias que fueron encontrados presentaron poca variación entre ellos, incluso fueron similares el diagrama presentado por Balech (1988). En contraste, los ejemplares de D. pusilla mostraron ciertas variaciones entre ellos, así como con el diagrama de Jörgensen (1923), no obstante, datos moleculares de ejemplares con diferencias morfológicas muestran que se trata de una especie con dicha plasticidad (Gómez, 2011a). En el caso de *D. swezyae* su variabilidad morfológica parece no ser tan amplia. Los organismos aquí encontrados presentaron una variación en la longitud y forma de la prolongación posterior de la aleta sulcal izquierda. Esta prolongación posterior se observó carente de espina, por lo que los organismos procesados para la observación en microscopio electrónico presentaron un doblez en la prolongación posterior de la aleta sulcal, debido a esto, en la fotografía se observa una forma distinta. Esta carencia de espina en la prolongación posterior de la aleta es una diferencia con respecto al esquema presentado por Kofoid et Skogsberg (1928), sin embrago, esto es considerado como parte de la variación morfológica de la especie.

*Dinophysis schuettii* Murray *et* Whitting, otro miembro de la sección Hastata, mostró una plasticidad morfológica no muy amplia, por lo que es posible que el organismo aquí presentado como *D*. aff. *schuettii* podría tratarse en realidad de una nueva especie. Ambas especies comparten un tamaño similar, así como la forma de las costillas de la aleta sulcal izquierda, sin embargo, se presenta la diferencia en la continuidad de la misma en *D*. aff. *schuettii* que une la aleta sulcal izquierda con el que sería el apéndice hipotecal posterior, el cual es muy semejante entre ambas especies. También se presenta la diferencia en la epiteca de *D*. aff. *schuettii* se aprecian pequeñas depresiones con poros, mientras que en *D*. aff. *schuettii* se presentan depresiones de mayor tamaño y menor número de poros. Pese a lo aquí expuesto y debido a que sólo se presentó un organismo en las muestras, no se cuenta con datos moleculares que permitan su confirmación como nueva especie. *Dinophysis* aff. *balechii* es otro ejemplar que presenta una situación similar a la expuesta anteriormente. *D.* aff. *balechii* presenta caracteres similares a *D. balechii*, por ejemplo, la forma del cuerpo en vista lateral, *cingulum* y aletas cingulares, pero se diferencían principalmente por: la forma de la célula en vista dorso-ventral, la cual en *D. balechii* es oval y en *D.* aff. *balechii* es oval irregular por presentar una protuberancia en su parte media; la orientación del apéndice, en *D. balechii* es en dirección ventral, mientras que en *D.* aff. *balechii* es dorsal. También el R2 de la aleta sulcal izquierda varía entre ambos morfotipos. Los diagramas presentados por Norris & Berner (1970) muestran una posición media entre R1 y R3, y una forma cóncava, en contraste, el ejemplar aquí reportado tiene el R2 más cercano a R1 que a R3 y su forma es recta. Por lo anterior, no se tiene la seguridad de que sólo se trate de variación morfológica dentro de la especie *D. balechii*, o bien, represente una especie diferente.

A pesar de que las especies del género Phalacroma son menos en número comparadas con las de Dinophysis, las propuestas de su clasificación muestran mayor número de secciones o grupos (Schiller, 1933), además los resultados obtenidos aquí sobre sus relaciones filogenéticas no muestran grupos claros que puedan corresponder a la monofilia de las secciones del género, excepto por el "grupo" Rapa. Debido a la falta de claridad en dichos resultados es que las especies se presentan en arreglo sistemático de acuerdo a Kofoid & Skogsberg (1928). Se consideró esta clasificación por ser completa y adecuada al presentar suficientes grupos dentro del género que permiten visualizar el potencial de la gran diversidad morfológica que en nuevos estudios (que incluyan mas especies con información morfológica y molecular) probablemente se establezcan nuevos géneros. Entre tanto, en este estudio muestra a Phalacroma caracterizada morfológicamente por su epiteca prominente, lo cual coincide con lo expuesto por Hastrup & Daugbjerg (2009), pero además aquí se considera a la forma celular obovada y obovada angulada en vista lateral un carácter de importancia taxonómica. Consecuentemente, las especies de P. sourniai, P. paulseni, P. scrobiculatum, P. whittingiae, P. ornamentatum y P. palmatum, fueron ubicadas dentro del mencionado género y no en Dinophysis.

*Phalacroma scrobiculatum* ha sido registrada por un número importante de ejemplares. La falta de registros anteriores podría deberse a una identificación equivocada y por ser confundida con *P. ovum* Schütt e incluso con *P. parvulum* (Schütt) Jörgensen, ya que comparten semejanzas en talla y forma. Sin embargo, el carácter mas distintivo de *P. scrobiculatum* se encuentra en la aleta sulcal izquierda donde su segundo radio se ubica más cercano al tercero, y en su forma aún más característica al ser cóncava. Otro caso que presenta problemas para su clasificación es el aquí presentado con *P. ornamentatum* la cual presenta una forma semejante a la de *P. rotundatum* de tal forma que podría ser confundida con ella. Los caracteres de mayor importancia en los organismos de *P. ornamentatum* es su fuerte ornamentación y grosor de la teca, así como la unión de las aletas sulcales. Este último carácter deberá ser estudiado en más especies ya que hasta el momento se ha observado solo en *P. palmatum, P. turbinea, Pseudophalacroma nasutum* y *Metaphalacroma skogsbergi.* 

Un problema en cuanto al establecimiento de las especies de *Phalacroma*, son las especies que han sido o son consideradas sinónimos cuando en realidad son especies validas, por ejemplo, *P. parvulum* y *P. rotundatum* las cuales fueron por algún tiempo consideradas sinónimos, pero por medio de datos molecular han sido reconocidas nuevamente como especies distintas (Gómez *et al.*, 2011). Otro ejemplo de ello, puede ser el caso de *P. stenopterygium*, la cual ha sido considerada como sinónimo de *P. expulsum* por algunos autores como Balech (1988) y Gómez (2005) y pese a ello, actualmente a *P. expulsum* no se le adjudica ningún sinónimo (Gómez, 2011a), debido a esto y a las diferencias morfológicas que van más allá de la talla, se considera prudente mantener esta separación hasta obtener datos moleculares de ambas.

Otros géneros de Dinophysales presentados en este trabajo son, *Histioneis, Ornithocercus, Metaphalacroma, Pseudophalacroma, Amphisolenia, Oxyphysis* y *Citharistes.* Los ejemplares de las especies de *Histioneis* y *Ornithocercus* que se presentaron en este trabajo mostraron pocas diferencias con respecto a los ejemplares encontrados por otros autores. Estas diferencias se encuentran principalmente en la ornamentación de la aleta sulcal izquierda, sin embargo, esto también ha sucedido en especies de *Dinophysis* y *Phalacroma*, lo que demuestra la falta de atención que había tenido este carácter.

Los géneros de Metaphalacroma, Pseudophalacroma, Oxyphysis y Citharistes estuvieron representados aquí por sólo una especie, consecuente con que estos son géneros monoespecíficos, mientras que el género Citharistes cuenta con dos especies (C. apsteinii y C. regius), ambas reportandas para el Pacífico mexicano y de las cuales sólo una de ellas se encontró en el presente trabajo (C. regius). En el caso de los especímenes encontrados de Metaphalacroma estos fueron similares entre si, sin detectar grandes diferencias, al igual que sucedió con los especímenes de las especies del género Citharistes. Además, los ejemplares de Oxyphysis mostraron pequeñas diferencias ya conocidas para las especies de Dinophysales, por ejemplo, diferencia en la ornamentación tecal que puede ser de poroides ligeros o ausentes hasta profundos y diferencia en el ancho de la célula. Los especímenes encontrados de las especies del género Amphisolenia, en su gran mayoría presentaron variaciones en la talla ampliando el rango de la misma para cada especie (A. globifera, A. bidentata, A. brevicauda, A. inflata, A. laticincta, A. lemmermanni, A. palmata, A. rectangulata y A. truncata). A pesar del conocimiento que se tiene de los mecanismos que pueden producir cambios morfológicos en los organismos de especies de Dinophysales, muchas especies del orden carecen de dichas investigaciones por lo que este es un tema que deberá ser cubierto en el futuro.

La presencia de 12 nuevos registros (7 de *Dinophysis*, 2 de *Phalacroma* y 3 de *Amphisolenia*), tres nuevas especies (*Dinophysis conjuncta*, *Phalacroma ornamentatum* y *Phalacroma palmatum*) y cinco posibles nuevas especies de Dinophysales (*D.* aff. *similis*, *D.* aff. *balechii*, *D.* aff. *schuettii*, *Amphisolenia* sp., *Ornithocercus* sp.), reflejan la necesidad de continuar haciendo trabajos de esta índole. Sus escasos ejemplares observados son muestra de bajas densidades poblacionales que dificultan la obtención de mayor información que permita obtener más certidumbre de la variación morfológica de los taxa. Pese a su

baja densidad poblacional y el establecimiento, en el pasado, de especies con sólo morfología basada en un organismo (Kofoid, 1907; Wood, 1954; Halim, 1965; Taylor, 1976; Hernández-Becerril & Meave, 1999; Hernández-Becerril *et al.*, 2008), hoy en día, son poco aceptadas las publicaciones que describen nuevas especies con un solo organismo así como con sólo datos morfológicos. Sin embargo, los reportes de nuevos registros y las nuevas o posibles nuevas especies presentadas en distintos trabajos, incluyendo el presente, son prueba de que la diversidad de Dinophysales es aún mayor a la conocida, por lo cual, es necesario continuar con estos estudios principalmente en el Pacífico mexicano con gran énfasis en el Golfo de California.

## X. CONCLUSIONES

Los caracteres morfológicos (altura de la epiteca, ancho de la epiteca, forma del cuerpo en vista lateral, presencia de proceso, la orientación de la aleta cingular anterior, forma de la aleta cingular anterior, forma de la aleta cingular posterior, tipo de ornamentación de la teca, forma del *cingulum*, composición de la aleta sulcal izquierda, grosor del tercer radio de la aleta sulca izquierda, formas del borde de la aleta sulcal izquierda), la presencia de cianofitas en aletas cingulares y caracteres moleculares (ADNr) aportan y complementan información necesaria para el análisis filogenético de *Dinophysis* y *Phalacroma*.

El género *Dinophysis* se presenta tanto con caracteres morfológicos (y un carácter ecológico) como con moleculares, como grupo parafilético que sistemáticamente podría tratarse de un género con dos subgéneros: Hastata y Acuta.

*Dinophysis* tiene el carácter apomórfico de la epiteca menos ancha que la hipoteca y como posible apomorfía la forma ovada en vista lateral.

Especies de Ornithocercus, Histioneis y Phalacroma expulsum son especies más cercanas a Dinophysis que a Phalacroma.

El género *Phalacroma* es un grupo polifilético al cual aún le hace falta la descripción de especies que aporten información. Hasta el momento la información disponible (caracteres morfológicos como moleculares) sugiere la existencia de más géneros formando a *Phalacroma*.

La monofilia del "grupo" Rapa de *Phalacroma* se sostiene con caracteres morfológicos pero no con marcadores moleculares.

*Phalacroma* tiene el carácter apomórfico de la epiteca prominente y la forma celular obovada u obovada angulada en vista lateral.

*Phalacroma expulsum*, es una especie que podría pertenecer en realidad a *Dinophysis*, esto debido a sus caracteres sinapomórficos (compartidos entre los géneros *Dinophysis*, *Ornithocercus* e *Histioneis* junto con *P. expulsum*): la orientación vertical de la aleta cingular anterior, la forma trapezoide de la aleta cingular anterior y la misma forma trapezoidal de la aleta cingular posterior; además de los caracteres potencialmente sinapomórficos como la forma celular ovada en vista lateral y la epiteca no prominente.

*P. stenopterygium* se considera especie valida y no sinónimo de *P. expulsum.* 

Los estudios morfológicos principalmente de microscopía electrónica de especies del orden Dinophysales son indispensables para definir los estados de carácter de la ornamentación tecal usados para el análisis cladísticos.

Los caracteres sinapomórficos para *Phalacroma* y *Dinophysis* son la epiteca igual o mayor que la hipoteca y una ornamentación constituida por una depresión por cada siete poroides.

Los caracteres homoplásicos para *Phalacroma* y *Dinophysis* son, la presencia de apéndices y procesos.

Los géneros *Dinophysis* y *Phalacroma* presentaron 43 taxones (especies, variedades y afines) mientras que 29 taxones fueron para los géneros: *Amphisolenia*, *Citharistes*, *Histioneis*, *Ornithocercus*, *Methaphalacroma*, *Pseudophalcroma*, *Oxyphysis*, y *Prorocentrum*. El género mejor representado fue *Dinophysis* con 24 taxones (incluyendo variedades), mientras que de *Phalacroma* fueron 17 taxones.

Dentro de *Dinophysis* la sección Hastata fue la mejor representada con 10 taxones (especies y variedades).

Se registran siete taxones de Dinophysis (D. monacantha, D. nias, D. phalacromoides, D. pusilla, D. swezyae, D. uracantha var. mediterranea y D. uracanthoides, D. stenopterigium), dos de Phalacroma (P. laeve, Phalacroma sourniai), tres de Amphisolenia (A. brevicauda, A. laticincta, A. schauislandi) como nuevos registros para la zona.

Se proponen tres nuevas especies (*Dinophysis conjuncta* nov. sp., *Phalacroma ornamentatum* nov. sp. y *Phalacroma palmatum* nov. sp.), así como otras cinco posibles nuevas especies (*Dinophysis*. aff. *similis*, *D*. aff. *balechii*, *D*. aff. *schuettii*, *Amphisolenia* sp., *Ornithocercus* sp.).

Los reportes de nuevos registros y las nuevas o posibles nuevas especies presentadas prueban que la diversidad de Dinophysales es aún desconocida.

## **XI. PERSPECTIVAS**

El grosor de la teca, la unión de las aletas sulcales y la ubicación de las costillas de las aletas cingulares en especies de Dinophysales son caracteres que deberá ser estudiado en más especies.

A pesar de que la única especie del género *Oxyphysis* ya es considerado parte del género *Phalacroma*, se requiere de un análisis profundo de estudios cladísticos con diferentes tipos de caracteres que demuestren su verdadera posición sistemática.

Los marcadores moleculares utilizados hasta el momento no son totalmente resolutivos por lo que es necesaria la búsqueda de otros marcadores con mayor resolución o la integración de varios marcadores para el grupo estudiado.

Es importante continuar e incrementar los estudios morfológicos principalmente de microscopía electrónica de las especies del orden Dinophysales que aporten información para definir nuevos caracteres y sus estados para futuros análisis cladísticos.

## XII. BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Abé T. H., 1967. The armored Dinoflagellata. II. Prorocentridae and Dinophysidae (B) – *Dinophysis* and its allied genera. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 15: 37-68.
- Abé T. H., 1967. The armored Dinoflagellata. II. Prorocentridae and Dinophysidae (C) Ornithocercus, Histioneis, Amphisolenia and others.
   *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 15(2): 79-116.
- Alvarez-Borrego S., Florez-Baez B. P. & Galindo Bect I. A., 1975. Hidrología del Alto Golfo de California 2. Condiciones durante invierno, primavera y verano. *Ciencias Marinas* 2: 21-36.
- Balech E., 1967a. Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de México y Caribe. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Hidrográfico 2: 77-126.
- Balech E., 1967b. Notas sobre el Género *Dinophysis* (Dinoflagellata). *Physis* 35(91): 183-193.
- Balech E., 1971. Microplancton de la campaña oceanográfica produtividad III. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales Hidrobiologia 3(1): 1-202.

- Balech E., 1988. Los dinoflagelados del atlántico Sudccidental. Publicación Especial del Instituto de Oceanografía de España, Madrid 1, 219 p.
- Bandan A., 1997. La Corriente Costera de Costa Rica en el Pacífico Mexicano. En: Lavín M. F. (Ed). Contribuciones a la oceanografía física en México. Monografía N.3. Unión Geofísica Mexicana. México, pp. 25-46.
- Cano-Pérez F. A., 1991. Golfo de California. Oceanografía física. En: De la Lanza E. G. (Eds.). Oceanografía de Mares Mexicanos. AGT Editor, S. A., México, pp. 453-495.
- Carvalho W. F., Minnhagen S. & Granéli E., 2008. *Dinophysis norvegica* (Dinophyceae), more a predator than a producer?. *Harmful Algae* 7: 174-183.
- Carranza Edwards A., Rosales Hoz L., Ruiz Ramirez E. & Santiago Pérez S., 1989. Investigations of phosphorite deposits in the Gulf of Tehuantepec, México. *Marine Mining* 8: 317-323.
- Castrasena J., 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic análisis. *Molecular Biology and Evolution* 17: 540-552.
- De la Lanza G. E., 1991. *Oceanografía de los mares mexicanos*. AGT Editor, México, 569 p.
- Edgar R. C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- Edvardsen B., Shalchian-Tabrizi K., Medlin L. K., Dahl E., Brubak S. & Paasche E., 2003. Genetic variability and molecular phylogeny of *Dinophysis* species (Dinophyceae) from Norwegian water inferred from single cell analyses of rDNA. *Journal of Phycology* 39: 395-408.
- Esqueda-Lara K., 2008. *Riqueza de especies de dinoflagelados de red en dos regiones del Pacífico tropical mexicano (2001-2005)*. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 238 p.

- Fensome R. A., Taylor F. J. R., Norris G., Sarjean W. A. S., Wharton D. I. &
  Williams G. L., 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates.
  Hanover: Sheridan Press. Micropaleontology, Special Publication. N. 7
- Garfield P. C., Packard T. T., Friederich O. E. & Codispoti L. A., 1983. A subsurface particle maximum layer and enhanced microbial activity in the secondary nitrite maximum of north-Esatern Tropical Pacific Ocean. *Journal Marine Research* 41: 747-768.
- Giacobbe M. G., Penna A., Ceredi A., Milandri A., Poletti R. & Yang X., 2000. Toxicity and ribosomal DNA of the dinoflagellate *Dinophysis sacculus* (Dinophyta). *Phycologia* 39: 177-182.
- Gómez F., 2005. A list of free-living dinoflagellate species in the world's ocean. Acta Botanica Croatica 64: 129-212.
- Gómez F., López-García & Moreira D., 2011a. Molecular phylogeny of dinophysoid dinoflagellates: the systematic position of Oxyphysis oxytoxoides and the Dinophysis hastata group (dinophysales, Dinophyceae) *Journal of Phycology*. 47: 393-406.
- Gómez F., Moreira D. & López-García P., 2011b. Sinophysis and Pseudophalacroma are distantly related to typical dinophysoid Dinoflagellates (Dinophysales, Dinophyceae). Journal of Eukaryotic Microbiology: DOI: 10.111/j.1550-7408.2011.00598.x
- Hallegraeff G. M. & Lucas I. A. N., 1988. The marine dinoflagellate genus Dinophysis (Dinophyceae): photosynthetic, neritic and nonphotosynthetic, oceanic species. *Phycologia* 27: 25-42.
- Handy S. M., Bachvaroff T. R., Timme R. E., Coats D. W., Kim S. & Delwiche C.
  F., 2009. Phylogeny of four Dinophysiacean genera (Dinophyceae, Dinophysiales) based on rDNA sequences from single cells and environmental samples. *Journal of Phycology* 45: 1163-1174.

- Hansen P. J., 1991. *Dinophysis* a planktonic dinofalgellate genus which can act both as a prey and predator of a ciliate. *Marine ecology Progress Series* 69:201-204
- Hart M. C., Green D. H., Bresnan E. & Bolch C. J., 2007. Large subunit ribosomal RNA gene variation and sequence heterogeneity of *Dinophysis* (Dinophyceae) species from Scottish coastal waters. *Harmful Algae* 6: 271-287.
- Hernández-Becerril D. U., 1993. Fitoplancton marino en México. En: Salazar Vallejo S.I. y González N.E. (Ed). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO y CIQRO, México, 865p.
- Hernández-Becerril D. U., 2003. La diversidad del fitoplancton marino de México: un acercamiento actual. *En:* Barreiro Güemes M. T., Meave del Castillo M. E., Signoret Poillon M. y Figueroa Torres M. Gpe. (Ed). *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología and Universidad Autónoma Metropolitana, pp. 1-17.
- Hernández-Becerril D. U., Meave del Castillo M. E. & Flores-Granados C., 2003. Dinoflagelados del orden *Dinophysiales* en las costas mexicanas. *En:* Barreiro Güemes M. T., Meave del Castillo M. E., Signoret Poillon M. y Figueroa Torres M. Gpe. (Ed). *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología and Universidad Autónoma Metropolitana, pp. 19-42.
- Hernández-Becerril D. U., Ceballos-Corona J. G. A., Esqueda-Lara K., Tovar-Salazar M. A., & León-Álvarez D., 2008. Marine planktonic dinoflagellates of the order Dinophysiales (Dinophyta) from coasts of the tropical Mexican Pacific, including two new species of the genus *Amphisolenia*. *Journal of the Marine Biological Asociation of the United Kingdom* 88: 1-15.
- Jacobson D. M., 1999. A brief history of the dinoflagellate feeding research. Journal of Eukaryotic Microbiology 46: 376-381.
- Jacobson D. M. & Andersen R. A., 1994. The discovery of mixotrophy in photosynthetic species of *Dinophysis* (Dinophyceae): Light and electron microscopical observations of food vacuoles in *Dinophysis acuminara, D.*

*norvegica* and two heterotrophic dinophysoid dinoflagellates. *Phycologia* 33: 97-110.

- Jensen M. J. & Daugbjerg N., 2009. Molecular phylogeny of selected species of the order Dinophysiales (Dinophyceae) –testing the hypothesis of a Dinophysoid radiation. *Journal of Phycology* 45: 1136-1152.
- Jukes T. H. & Cantor C. R., 1969. Evolution of protein molecules. Pp 21-132. En: Munro H. N. (Ed). Mammalian protein metabolism. Academic Press, New York.
- Kim M., Kim S., Yih W. & Park M. G., 2012. The marine dinoflagellate genus Dinophysis can retain plastids of multiple algal origins at the same time. Harmful Algae 13: 105-111.
- Kofoid C.A. & Skogsberg T., 1928. *The Dinoflagellata: the Dinophysoidae*. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard 51: 1-766.
- Koike K., Sekiguchi H., Kobiyama A., Takishita K., Kawachi M., Koike K. & Ogata T., 2005. A novel type of kleptoplastidy in *Dinophysis* (Dinophyceae): presence of haptophyte-type plastid in *Dinophysis mitra*. *Protist.* 156: 225-237.
- Koike K., Nishiyama A., Saitoh K., Imai K., Koike K., Kobiyama A. & Ogatta T.,
  2006. Mechanism of gamete fusion in *Dinophysis fortii* (Dinophyceae,
  Dinophyta): light microscopic and ultrastructural observation. *Journal of Phycology* 156: 225-237.
- Lara-Lara J. R., Arenas Fuentes V., Bazán Guzmán C., Díaz Castañeda V., Escobar Briones E., García Abad M. C. & Gaxiola Castro G., 2008. Los ecosistemas marinos. *En*: Soberón J., G. Halfter y Llorente-Bousquets J. (Eds). *Capital natural de México, Vol 1: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp. 135-159.
- Lepley L. L., S. P. Vonder Hear J. R., Hendrickson & Calderón G. 1975. Circulación in the Northern Gulf of California from orbital photographs and ship investigations. *Ciencias Marinas* 2: 86-93.

- Licea S., Moreno J. L., Santoyo H. & Figueroa G., 1995. *Dinoflageladas del Golfo de California*. UABCS, SEP-FOMES y PROMARCO, 165 p.
- Meave Del Castillo M. E. & Hernández-Becerril D. U., 1998. Fitoplancton. En: Tapia-García M. (Ed). El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos. Universidad Autónoma Metropolitana, México, pp. 59-74.
- Menard H. W. & Smith S. M., 1966. Hypsometry of ocean basin provinces. Journal Geophysical Research 71: 4305-4325.
- Monreal Gómez M. A., Salas de León D. A. & Aldeco Ramírez J., 1999. Las surgencias costeras de América. *Geofísica* 51: 1-43.
- Norris D.R. & Berner L.D. Jr., 1970. Thecal morphology of selected species of *Dinophysis* (Dinoflagellata) from the Gulf of Mexico. *Contributions to Marine Sciences*, 15: 145-192.
- Nylander J. A. A., 2004. *MrModeltest v2*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Uppsala, Sweden.
- Parra-Toriz D., Ramírez-Rodríguez M.L.A. & Hernández-Becerril D.U. 2011. Dinoflagelados (Dinophyta) de los órdenes Prorocentrales y Dinophysales del Sistema Arrecifal Veracruzano, México. Revista de Biología Tropical 59(1): 381-394.
- Park M. G., Kim S., Kim H. S., Yi G. M., Kang G. & Yih W., 2006. First establishment of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata* in culture. *Aquatic Microbial Ecology* 45: 101-106.
- Park M. G., Lee H., Kim K. Y., & Kim S. 2011. Feeding behavior, spatial distribution and phylogenetic affinities of the heterotrophic dinoflagellate Oxyphysis oxytoxoides. Aquatic Microbial Ecology 62: 279-287.
- Qiu D., Huang L., Liu S. & Lin S. 2012. Nuclear, mitochondrial and plastid gene phylogenies of *Dinophysis miles* (Dinophyceae): evidence of variable types of chloroplasts. PloS ONE 6(12):e29398.
   Doi:10.1371/journal.pone.0029398.

- Rampi L. & Bernhard M., 1980. *Chiave per la determinazione delle peridinee pelagiche mediterranee.* Comitato Nazionale Energia Nucleare, 193 p.
- Reguera B., 2003. Biología, autoecología y toxicología de las principales especies del género Dinophysis asociadas a episodios de intoxicación diarreogénica por bivalvos (DSP). Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, Spain, 298 p.
- Reguera B., Garcés E., Pazos Y., Bravo I., Ramilo I. & González Gil S., 2003. Cell cycle patterns and estimates of *in situ* division rates of dinoflagellates of the genus *Dinophysis* by a postmitoti index. Marine Ecology Progress Series 249: 117-131.
- Reguera B., González-Gil S. & Delgado M., 2007. *Dinophysis diegensis* is a life history stage of *Dinophysis caudata* (Dinophyceae, Dinophysiales). *Journal of Phycology* 43: 1083-1093.
- Rehnstam-Holm A. S., Godhe A, & Anderson D. M., 2002. Molecular studies of *Dinophysis* (Dinophyceae) species from Sweden and North American. *Phycologia* 41: 348-357.
- Saitou N. & Hei M., 1987. The heighbor-joining method: a new method for reconstructiong phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4:406-425.
- Schiller J., 1933. *Dinoflagellate (Peridineae)*. Teil 1. Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H., Leipzig, 590p.
- Scholin C. A., Herzog M., Sogin M. & Anderson D. M., 1994. Identification of group and strain-specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (Dinophyceae). II Sequence analysis of a fragment of the LSU rRNA gene. *Journal of Phycology* 30: 999-1011.
- Serviere-Zaragoza E., González-González J. & Rodríguez-Vargas D., 1993.
   Ficoflora de la región de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. *En*: S. I.
   Salazar-Vallejo S. I. y González N. E. (Eds). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO-CIQROO, Chetumal, 875 p.

- Sournia A., 1986. Atlas du Phytoplancton Marin. Vol. 1. Introduction, Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées, Raphidophycées. Paris: Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique.
- Sournia A., 1995. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into diversity. *En*: Lassus P. (Ed). *Harmful marine algal blooms*. Paris: lavossier, Intercept Ltd., pp. 103-112.
- Steidinger K. A. & Tangen K., 1997. Dinoflagellates. *En*: Tomas C.R. (Ed.). *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego, pp. 387-584.
- Swofford D. L., 1999. PAUP\*4.0. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Swofford D. L., 2003. PAUP\*4.0. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tai, L.-S. & Skogsberg, T., 1934. Studies on the Dinophysoidae, marine armored dinoflagellates, of Monterey Bay, California. *Archives für Protistenkunde*, 82: 380-482, pls. 11, 12.
- Takishita K., Koike K., Maruyama T. & Ogata T., 2002. Molecular evidence for Plastid Robbery (kleptoplastidy) in Dinophysis, a Dinoflagellate causing Diarrhetic Shellfish Poisoning. *Protist* 153: 293-302.
- Taylor F. J. R. Taylor, Hoppenrath M., & Saldarriaga J. F., 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodivers Conserv* 17:407-418.
- Trasviña A. & Barton E. D., 1997. Los "Nortes" del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. *En:* Lavín M. F. (Ed). *Contribuciones a la oceanografía física en México. Monografía N.3.* Unión Geofísica Mexicana. México, pp. 25-46.
- Wyrtky K., 1965. Surface curren ton the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Bulletin* Inter-Amaerican Tropical Tuna Commission IX: 269-304.



Fig. 1. Altura de la epiteca: (1) no prominente, (2) prominente. Fig. 2. Ancho de la epiteca: (1) menor que hipoteca, (2) igual o mayor que la hipoteca. Fig. 3. Forma de la célula en vista lateral: (1) cordada, (2) alargada, (3) circular, (4) elíptica, (5) ovada, (6) trapezoide, (7) ovobada u ovobada angulada. Fig. 4 Presencia de proceso: (0) célula sin proceso, (1) célula con proceso. Fig. 5 Orientación de la aleta cingular anterior: (1) vertical, (2) horizontal. Fig. 6. Forma de la aleta cingular anterior: (1) cónica, (2) semitrapezoidal, (3) trapezoidal, (4) listón. Fig. 7. Forma de la aleta cingular posterior: (1) forma de listón, (2) forma trapezoide.



Fig. 8. Tipo de ornamentación tecal: (1) poros ó poroides y poros de distribución especial, (2) un poro por cada depresión, (3) un poro por cada siete o mas depresiones, (4) alveolos, (5) hexágonos y poros, (6) retículos y poros. Fig. 9. Forma del *cingulum*: (1) convexo, (2) cóncavo, (3) convexo y cóncavo. Fig. 10. Composición de la aleta sulcal izquierda: (1) simple, (2) compuesta por un apéndice, (3) compuesta por dos apéndices, (4) unida al apéndice.



Fig. 11. Grosor del tercer radio de la aleta sulcal izquierda: (0) ausente, (1) delgada, (2) gruesa. Fig. 12. Forma del borde de la aleta sulcal izquierda: (1) convexa, (2) veleada, (3) espigada, (4) sigmoidal, (5) sagital. Fig. 13. Presencia de cianofitas en aletas cingulares: (0) sin asociación, (1) con asociación en aleta cingular, (2) con asociación en cámara externa.



**Fig. 1.** *Dinophysis acuminata*, **a**), **b**), **c**), **d**) e **i**) célula en vista lateral derecha, **e**) célula en vista ventral, **f**) detalle de las aletas cingulares y del *cingulum*, **g**) célula en vista semilateral, **h**) detalle de la aleta sulal izquierda, **a**) - **e**) M.O. escala = 25 μm, **c**) - **f**) M.E.B.



**Fig. 1.** *Dinophysis exigua*, **a)** y **e)** célula en vista lateral izquierda, **b)** célula en vista lateral derecha, **c)** y **g)** célula en vista dorsal y **d)** célula en vista ventral. **a)** - **d)** M.O. escala = 25 μm, **e)** y **f)** M.E.B. **Fig. 2.** *Dinophysis fortii*. **a)** célula en vista lateral izquierda, **b)** célula en vista lateral derecha, **c)** detalle de la ornamentación tecal, **d)** detalle del *cingulum* **a)** M.O. escala = 25 μm, **b)** - **d)** M.E.B.



Fig. 1. *Dinophysis fortii.* a) detalle del *cingulum*, b) detalle de la epiteca y aleta cingular anterior. a) y b) M.E.B. Fig. 2. *Dinophysis recurva.* a) célula en vista lateral derecha. M.O. escala =  $25 \,\mu$ m. Fig. 3. *Dinophysis similis.* a) teca en vista lateral izquierda, b) y c) teca en vista lateral derecha. M.O. escala =  $25 \,\mu$ m. Fig. 4. *Dinophysis* aff. *similis.* a) y b) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista dorsal. M.O. escala =  $25 \,\mu$ m.



**Fig. 1.** *Dinophysis hastata.* **a**) - **c**) y **g**) Célula en vista lateral izquierda. **d**) y **e**) célula en vista lateral derecha, f) célula en vista ventral, **h**) detalle de la aleta sulcal izquierda, **i**) detalle de la epiteca, j) detalle de la *cingulum*, **k**) y **I**) detalle de la ornamentación tecal. **a**) - **f**) M.O. escala = 25 μm, **h**) - **I**) M.E.B.



**Fig. 1.** *Dinophysis balechii.* **a)** célula en vista lateral izquierda, **b)** célula en vista ventral. M.O. escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Dinophysis* **cf**. *balechii.* **a)** y **b)** célula en vista lateral derecha, **c)** célula en ventral. **d)** célula en vista lateral izquierda, **e)** detalle de la ornamentación tecal, **f)** detalle del *cingulum.* **a)** - **c)** M.O. escala = 25 μm, **d)** - **f)** M.E.B. **Fig. 3.** *Dinophysis conjuncta.* **a)** y **b)** célula en vista lateral derecha. M.O. escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Dinophysis monacantha.* **a)** y **b)** célula en vista lateral derecha, **c)** célula en vista ventral. M. O. escala = 25 μm. **Fig. 2** *Dinophysis nias.* **a)** y **e)** célula en vista lateral izquierda, **b)** y **c)** células en vista lateral derecha, **d)** célula en vista ventral, **f)** y **e)** detalle de la epiteca. **a)** - **c)** M.O. escala = 25 μm, **e)** - **g)** M.E.B.



Fig. 1. *Dinophysis nias.* a) detalle de la epiteca, b) y c) detalle del *cingulum.* M.E.B. Fig.
2. *Dinophysis phalacromides.* a) y b) célula en vista lateral derecha. M.O. escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Dinophysis pusilla*. **a**) célula en vista lateral izquierda, **b**), **c**) y **e**) célula en vista lateral derecha, **d**) célula en vista ventral, **f**) detalle de aleta sulcal derecha, **g**) detalle de la epiteca, **h**) detalle de la ornamentación tecal, **i**) detalle del *cingulum*. **a**) - **c**) M.O. escala = 25 μm, **d**) - **h**) M. E. B.



**Fig. 1.** *Dinophysis schuetti.* **a**) - **c**) y **n**) célula en vista lateral izquierda, **d**) - **i**) y **m**) célula en vista lateral izquierda, **l**) y **n**) célula en vista ventral, **o**) detalle de la epiteca, **p**) detalle de la ornamentación tecal. **a**) - **l**) M.O. escala = 25 μm, **m**) - **p**) M.E.B.



**Fig. 1.** *Dinophysis* aff. *schuetti.* a) - c) y e) célula en vista lateral derecha, d) célula en vista ventral, e) detalle de la ornamentación tecal. a) - d) M.O. escala = 25 μm, e) y f) M.E.B.



Fig. 1. *Dinophysis swezyae.* a) célula en vista lateral izquierda, b) y d) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista ventral, d) célula en vista apical, f) detalle de la ornamentación tecal. a) - c) M.O. escala =  $25 \mu m$ , d) - f) M.E.B.



Fig. 1. Dinophysis uracantha. a) vista lateral izquierda, b) - d) vista lateral derecha. e) vista ventral. a) - e) M.O. escala = 25 μm. Fig. 2. Dinophysis uracantha var. mediterranea. a) Célula en vista lateral izquierda, b) y c) célula en vista lateral derecha, d) célula en vista ventral. a) - c) M.O. escala = 25 μm, d) M.E.B.



**Fig. 1.** *Dinophysis uracantha* var. *mediterranea.* a) y b) detalle del *cingulum* c) detalle de la ornamentación tecal. M.E.B. **Fig. 2.** *Dinophysis uracanthoides.* a) y b) célula en vista lateral izqueirda, c) célula en vista ventral; d) teca derecha; e) teca izquierda vista por dentro, f) detalle del *cingulum*, g) detalle de la epiteca y *cingulum* vista desde adentro, h) detalle de la aleta cingular anterior, i) detalle de la ornamentación... a) - c) M.O. escala = 25 μm, d) - i) M.E.B.



**Fig.1.** *Dinophysis caudata.* **a**) célula en vista lateral izquierda., **b**) y **c**) célula en vista lateral derecha, **d**) - **g**) células en par con diferencias morfológicas. **a**) - **e**) M.O. escala = 25 μm, **f**) y **g**) M.E.B.



Fig. 1. Dinophysis caudata. a) célula en vista ventral. M.O. escala = 25  $\mu$ m. Fig. 2. Dinophysis caudata var. diegensis. a) - c) célula en vista lateral izquierda. M.O.I. escala = 25  $\mu$ m. Fig. 3. Dinophysis caudata var. tripos. a) célula en vista lateral izquierda, b) célula en vista lateral derecha, c) células en pareja, d) teca izquierda, e) teca derecha, a) – c) M.O. escala = 25  $\mu$ m, d) y e) M.E.B.



Fig. 1. *Phalacroma rotundatum.* a) – d) célula en vista lateral izquierda. e) célula en vista lateral derecha, f) detalle de la ornamentación tecal. a) - d) M.O. escala =  $25 \mu m$ , e) y f) M.E.B. Fig. 2. *Phalacroma laeve.* a) y d) célula en vista lateral izquierda, b) célula en vista dorsal, c) célula en vista ventral, e) detalle de la aleta sulcal izquierda, f) detalle de epiteca, g) detalle de la ornamentación. a) - c) M.O. escala =  $25 \mu m$ , d) - g) M.E.B.


**Fig. 1.** *Phalacroma operculoides.* a) célula en vista lateral izquierda, b) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista dorsal. M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Phalacroma parvulum.* a) y b) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista dorsal. M.O., escala = 25 μm. **Fig. 3** *Phalacroma rudgei.* a) - d) célula en vista lateral izquierda, e) célula en vista semi-dorsal, f) célula en vista apical. a) y b) M.O., escala = 25 μm, c) - f) M.E.B. **Fig. 1. Fig. 4.** *Phalacroma sourniai.* a) y b) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista vista semi-dorsal, f) célula en vista apical. a) y b) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista vista semi-dorsal, f) célula en vista apical. a) y b) m.O., escala = 25 μm, c) - f) M.E.B. **Fig. 1. Fig. 4.** *Phalacroma sourniai.* a) y b) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista ventral. a) - c) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Phalacroma rudgei.* **a**) célula en vista lateral izquierda, **b**) célula en vista semidorsal, **c**) célula en vista apical. **a**) -c**f**) M.E.B. **Fig. 2.** *Phalacroma whittingae.* **a**) - **c**) célula en vista lateral izquierda, M.O., escala = 25 μm. **Fig. 3.** *Phalacroma argus.* **a**) y **b**) célula en vista lateral izquierda, **c**) célula en vista lateral derecha, **d**) célula en vista dorsal. **a**) - **d**) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Phalacroma argus.* **a**) célula en vista dorsal, **b**) célula en vista lateral derecha, **c**) detalle del cingulum. **a**) M.O., escala = 25 μm, **b**) - **c**) M.E.B. **Fig. 2.** *Phalacroma apicatum*. **a**) célula en vista lateral derecha. **b**) célula en vista dorsal. M.O., escala = 25 μm.



Fig.1. *Phalacroma ornamentatum*. a) célula en vista lateral izquierda, b), f) y g) células en vista lateral derecha, c) teca izquierda vista por dentro, d) teca derecha, e) célula en vista dorsal, h) epiteca y aletas cingulares, i) célula en vista semi-ventral, j) detalle de epiteca, k) detalle de las aletas sulcales, l) detalle del *cingulum*, m) detalle de la ornamentación. a) - e) M.O., escala = 25 µm, f) - m) M.E.B.



Fig.1. *Phalacroma ovum*. a) - d) célula en vista lateral izquierda, e), g) y h) célula en vista lateral derecha, f) célula en vista ventral, i) detalle de la epiteca. a) - f) M.O., escala = 25 µm, g) - i) M.E.B.



Fig.1. Phalacroma ovum. a) detalle de la aleta sulcal derecha, b) detalle del cingulum, c) y d) detalle de la ornamentación tecal. M.E.B. Fig. 2. Phalacroma porodictyum. a) célula en vista lateral izquierda, b) - e) célula en vista lateral derecha, f) célula en vista dorsal. M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. *Phalacroma scrobiculatum.* a) - d) célula en vista lateral izquierda, e) célula en vistal lateral derecha, f) célula en vista ventral, g) teca derecha, h) teca izquierda, a) - f) M.O., escala = 25 µm, g) y h) M.E.B.



Fig. 1. *Phalacroma scrobiculatum.* a) teca izquierda, b) y c) detalle de la aleta cingular anterior, d) detalle del *cingulum*, e) y f) detalle de la ornamentación. a) - f) M.E.B.



**Fig. 2.** *Phalacroma cuneus.* a) - c) y f) célula en vista lateral izquierda. d) - e) célula en vista lateral derecha. a) - e) M.O., escala = 25 μm, f) M.E.B.

## Lámina XXIX



Fig. 1. *Phalacroma cuneus.* a) célula en vista lateral derecha, b) célula en vista semiventral, c) detalle de la aleta sulcal izquierda, d) y e) detalle de la epiteca, f) y g) detalle de la ornamentación tecal. M.E.B.



**Fig. 1.** *Phalacroma rapa.* a) y b) célula en vista lateral izquierda, c) - f), h) e i) célula en vista lateral derecha, g) célula en vista dorsal. a) - g) M.O., escala = 25 μm, h) e i) M.E.B.

Lámina XXXI



**Fig. 1.** *Phalacroma rapa. a*) célula en vista lateral derecha, b) y c) detalle de la epiteca, d) detalle del *cingulum*, e) detalle de la ornamentación tecal. a) - e) M.E.B. **Fig. 2.** *Phalacroma mitra.* a), célula en vista lateral izquierda, b), c) célula en vista lateral derecha, a) - c) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Phalacroma mitra.* a) célula en vista dorsal, b) - d) célula en vista lateral izquierda, h) - j) célula en vista lateral derecha, l) célula en vista dorsal. M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. *Phalacroma mitra.* a) y e) célula en vista lateral derecha, b) célula en vista dorsal, c) y d) célula en vista ventral, f) e i) vista apical, g) y h) célula en vista lateral izquierda. a) - d) M.O., escala = 25 µm. e) - i) M.E.B.



**Fig. 1.** *Phalacroma favus.* **a**), **b**) y **g**) célula en vista lateral izquierda, **c**) y **d**) célula en vista lateral derecha, **e**) célula en vista dorsal, **h**) detalle de la aleta sulcal izquierda, **i**) detalle del *cingulum*, j) detalle de la ornamentación, **a**) - **e**) M.O., escala = 25 μm, **g**) - **j**) M.E.B.

## Lámina XXXV



**Fig. 1.** *Phalacroma expulsum.* a) y b) célula en vista lateral derecha, c) detalle de la ornamentación tecal, d) y e) célula en vista dorsal, f) Detalle del *cingulum.* M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Phalacroma stenopterygium.* a) célula en vista lateral derecha, b) célula en vista lateral izquierda, c) célula en vista dorsal. a) - c) M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. *Phalacroma doryphorum*. a) y b) célula en vista lateral izquierda, c) - h) célula en vista lateral derecha. i) célula en vista dorsal. a) - i) M.O., escala = 25 µm.



Fig. 1. *Phalacroma doryphorum*. a) célula en vista lateral derecha, b) célula en vista lateral izquierda, c) y d) detalle de la epiteca y de las aletas cingulares. a) - d) M.E.B.



**Fig. 1.** *Phalacroma palmatum.* a), b), d) y e) célula en vista lateral derecha, c) célula en vista semi-ventral, f) detalle de epiteca y aletas cingulares, g) detalle de aletas cingulares, h) detalle de sutura aserrada, i) detalle del *cingulum*, j) - I) detalle de aletas sulcales, m) detalle de la ornamentación, a) - c) M.O., escala = 25 μm, d) - m) M.E.B.



**Fig. 1.** *Phalacroma paulseni.* a) - c) célula en vista lateral izquierda, d) célula en vista ventral, e) célula en vista lateral izquierda, f) célula en vista dorsal, g) célula en vista semi dorsal, h) célula en vista lateral derecha, i) detalle de la aletas sulcales, j) detalle del *cingulum*, h) detalle de la ornamentación, a) - c) M.O., escala = 25 μm, g) - h) M.E.B..



**Fig. 1.** *Histioneis biremis.* **a**) célula en vista lateral izquierda, **b**) célula en vista lateral derecha, **c**) célula en vista dorsal, **d**) célula en vista semi-apical, **e**) detalle de la aleta cingular anterior, **f**) detalle del *cingulum*, **g**) detalle de la ornamentación, **a**) M.O., escala = 25 μm, **b**) - **g**) M.E.B. **Fig. 2.** *Histioneis costata.* **a**) - **c**) célula en vista lateral izquierda, **d**) y **e**) célula en vista lateral derecha. **a**) - **e**) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Histioneis garrettii.* **a)** célula en vista lateral derecha, M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Histioneis reticulata.* **a)** célula en vistal lateral izquierda, **b)** y **c)** célula en vista lateral derecha, **d)** detalle de la aleta cingular anterior, **e)** detalle del *cingulum*, **f)** detalle de las aletas sulcales, **g)** detalle de la ornamentación. **a)** - **b)** M.O., escala = 25 μm. **c)** - **g)** M.E.B. **Fig. 3.** *Ornithocercus magnificus.* **a)** célula en vista lateral derecha, **b)** célula en vista lateral derecha, **b)** célula en vista lateral derecha, **b)** célula en vista lateral derecha.



**Fig. 1.** *Ornithocercus magnificus*. **a)** y **b)** célula en vista lateral derecha, **a)** y **b)** M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Ornithocercus galea*. **a)** y **b)** célula en vista lateral derecha. **a)** y **b)** M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Ornithocercus galea.* **a)** y **b)** célula en vista dorsal. **a)** y **b)** M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Ornithocerus heteroporus.* **a)** y **b)** células en vista lateral derecha. **a)** y **b)** M.O., escala = 25 μm. **Fig. 3.** *Ornithocercus orbiculatus.* **a)** célula en vista lateral izquierda. **a)** M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. Ornithocercus orbiculatus. a) y d) célula en vista lateral izquierda, b) célula en vista dorsal,
c) célula en vista lateral derecha. a) - d) M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. Ornithocercus quadratus var. assimilis. a) - d) célula en vista lateral derecha. a) - d) M.O., escala = 25 μm. Fig. 2. Ornithocercus quadratus f. simplex. a) célula en vista lateral izquierda. M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Ornithocercus* **sp. a**) **y b**) célula en vista lateral izquierda. M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Ornithocercus splendidus*. **a**) célula en vista lateral derecha, **b**) célula en vista lateral izquierda, **c**) célula en vista apical. **a**) - **c**) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Ornithocercus splendidus*. a) célula en vista apical. c) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Ornithocercus steinii*. a) - d) células en vista lateral derecha. a) - d) M.O., escala = 25 μm. μm.



**Fig. 1.** *Ornithocercus steinii*. a) y b) células en vista lateral derecha, c) célula en vista dorsal. a) - d) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Ornithocercus thumii*. a) y b) célula en vista lateral derecha. a) y b) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Ornithocercus thumii*. **a)** y **b)** célula en vista lateral izquierda. **c)** y **d)** célula en vista lateral derecha, **e)** célula en vista dorsal. **a)** - **e)** M.O., escala = 25 μm.

Lámina L



**Fig. 1.** *Metaphalacroma skogsbergi* a) - e) células en vista lateral izquierda, f) - j) células en vista lateral derecha, k) y l) célula en vista dorsal. a) - l) M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. *Metaphalacroma skogsbergi* a) y b) células en vista lateral izquierda, c) detalle de la ornamentación, d) detalle de las aletas sulcales, e) detalle de la epiteca y *cingulum*. a) - e) M.E.B.



Fig. 1. *Metaphalacroma skogsbergi.* a) teca derecha vista por dentro, b) teca izquierda vista por dentro, c) detalle de epiteca en la teca derecha, d) detalle de la sutura aserrada en la teca derecha, e) detalle de la epiteca y aleta cingular anterior de la teca izquierda, f) detalle de la sutura aserrada de la teca izquierda f) - j) células en vista lateral derecha, k) y l) célula en vista dorsal. a) - l) M.E.B.



Fig. 1. *Metaphalacroma skogsbergi.* a) y b) detalle de la aleta sulcal derecha, c) - e) detalle de la aleta sulcal izquierda. a) - e) M.E.B.



**Fig. 1.** *Pseudophalacroma nasutum.* a) y b) célula en vista lateral derecha. c) - j) célula en vista lateral izquierda. c) - j) M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. *Pseudophalacroma nasutum*. a) ) célula en vista lateral derecha, b) epiteca, c) célula en vista lateral derecha mostrando borde ventral, d) detalle de la unión de las aletas sulcales, e) detalle del *cingulum*, f) ornamentación tecal. a) - f) M.E.B.


**Fig. 1.** *Amphisolenia globifera.* a) y b) célula en vista lateral izquierda. c) célula en vista lateral derecha. d) - i) detalles de la región posterior y la sutura. a) - i) M.O., escala = 25 μm.



Fig. 1. *Amphisolenia bidentata.* a) y c) célula en vista lateral izquierda. b), d) y f) región posterior de diferentes células, e) detalle del núcleo y simbiontes. a) - f) M.O., escala = 25 µm.



**Fig. 1.** *Amphisolenia brevicauda.* a) célula en vista lateral derecha. b) y c) célula en vista lateral izquierda. d) detalle de la sutura, e) detalle de la epiteca y aletas cingulares, f) detalle de la aleta sulcal, g) detalle del *cingulum*. a) - b) M.O., escala = 25 μm, c) - g) M.E.B.



Fig. 1. Amphisolenia inflata. a) célula en vista lateral izquierda. b) vista ventral a) y b)
M.O., escala = 25 μm. Fig. 2. Amphisolenia laticincta. a) célula en vista lateral izquierda.
b) vista ventral a) y b) M.O., escala = 25 μm.



**Fig. 1.** *Amphisolenia lemmermanni.* a) célula en vista lateral izquierda. b) región posterior, a) y b) M.O., escala = 25 µm. Fig. 2. *Amphisolenia palmata.* a) célula en vista lateral derecha, b) región posterior. a) y b) M.O., escala = 25 µm.



Fig. 1. Amphisolenia rectangulata. a), g) y h) célula en vista lateral izquierda, b) región anterior en vista lateral izquierda, c) y d) región anterior en vista ventral, e) y f) región posterior, i) detalle de la región anterior. a) - f) M.O. escala =  $25 \mu m. g$ ) - j) M.E.B.



Fig. 1. Amphisolenia rectangulata. a) y b) detalle de la epiteca y el *cingulum*, c) detalle de la sutura, d) - g) región posterior en diferentes vistas. a) - g) M.E.B. Fig. 2. Amphisolenia schauislandi a) vista lateral derecha, b) región posterior. a) y b) M.O., escala = 25 µm.



Fig. 1. Amphisolenia sp. a) célula en vista lateral izquierda, b) región anterior en vista lateral izquierda, c) - e) región posterior. a) - e) M.O., escala = 25 µm. Fig. 2. Amphisolenia truncata. a) célula en vista lateral derecha, b), c) y e) región posterior en vista lateral derecha, d) región anterior en vista lateral derecha. a) - e) M.O., escala = 25 µm.



Fig. 1. Oxytoxum oxytoxoides. a) - c) células en vista lateral derecha, d), e) y f) célula en vista lateral derecha, g) y h) pareja de células. a) - h) M.O., escala = 25 µm. i) - k) M.E.B.



**Fig. 1.** *Oxytoxum oxytoxoides.* a) región anterior de la teca izquierda, b) región anterior de la teca derecha, c) detalle de las aletas sulcales, d) detalle del cingulum, e) detalle de la ornamentación, h) región posterior mostrando espina. a) - f) M.E.B. **Fig. 2.** *Citharistes regius.* a) - c) células en vista lateral izquierda. a) - c) M.O., escala = 25 µm.



**Fig. 1.** *Prorocentrum micans.* **a**) - **c**) células en vista lateral. **a**) - **c**) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 2.** *Prorocentrum compresum.* **a**) - **e**) células en vista lateral. **a**) - **e**) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 3.** *Prorocentrum gracile.* **a**) - **d**) células en vista lateral. **a**) - **d**) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 4.** *Prorocentrum sigmoides.* **a**) - **b**) células en vista lateral. **a**) y **b**) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 5.** *Prorocentrum mexicanum.* **a**) - **d**) células en vista lateral. **a**) y **b**) M.O., escala = 25 μm. **Fig. 5.** *Prorocentrum mexicanum.* **a**) - **d**) células en vista lateral. **a**) - **d**) M.O., escala = 25 μm.