

*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México



RIQUEZA ESPECÍFICA DE DINOFLAGELADOS ATECADOS  
PLANCTÓNICOS DE ALGUNAS LOCALIDADES DEL GOLFO DE  
MÉXICO Y DEL PACÍFICO MEXICANO

**T E S I S**

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**Maestro en Ciencias del Mar y Limnología**

(Biología Marina)

P R E S E N T A

SERGIO ESCOBAR MORALES

Director de Tesis: DR. DAVID U. HERNÁNDEZ BECERRIL

Comité Tutorial: DRA. ROSALBA ALONSO RODRÍGUEZ

DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA

DRA. MARTHA SIGNORET POILLON

DRA. ROSALUZ TAVERA SIERRA

México, D.F.

2010



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 INSTITUCIONALES

El autor de este trabajo agradece a las instituciones que hicieron posible la realización del mismo. Particularmente al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (**PCML**), por admitirme en su programa de Maestría, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) y al Instituto de Ciencia y Tecnología del Distrito Federal (**ICyT-DF**) por otorgarme una beca para mi manutención durante la elaboración de este trabajo, así como al **PAPIIT-UNAM** por otorgarme una beca de tesis, dentro del proyecto No. IN226209-3.

Agradezco cordialmente a mi director de Tesis el *Doctor David Uriel Hernández Becerril*, por su asesoría, amistad, confianza, por instruirme en el estudio de las microalgas y considerarme participe en sus proyectos.

También agradezco afectuosa y respetuosamente al Comité Tutoral y Jurado de Tesis, integrado por las *Doctoras Rosalba Alonso Rodríguez, Elizabeth Ortega Mayagoitia, Martha Signoret Poillon y Rosaluz Tavera Sierra*, por su paciencia, sus comentarios, observaciones, por el tiempo que dedicaron así como por la confianza que depositaron en mí trabajo y en mí persona. Especialmente a la Dra. Rosalba por sus consejos y por aceptarme a trabajar temporalmente en su laboratorio.

Asimismo, agradezco profundamente a la *Dra. Karen Steidinger* del “**Fish and Wildlife Research Institute**” por sus enseñanzas y por su apoyo invaluable en la identificación de especies de *Kareniaceae*.

Agradezco el esfuerzo y la disposición para colaborar, a personal de distintas instituciones: a la *Biol. Sofía Barón*, del **INP-SAGARPA**, por su apoyo en la instrucción del método Utermöhl. Al *Biol. Homero Rodríguez*, de la **SEMAR**, por su apoyo en campo, para la obtención de muestras del Golfo de México. A la *Biol. Flora Colín*, de la **SSA**, por contribuir con material biológico preservado y por invitarme al curso con el *Dr. Carmelo Tomas*, ambos de gran utilidad para este estudio. También agradezco afectivamente a la *M.Cs. Mónica Cristina Rodríguez Palacio*, de la **UAM-I**, por su amistad, confianza e invaluable apoyo en el establecimiento y donación de cultivos. A la *M.Cs. Yolanda Hornelas*, del **ICMyL-UNAM**, por su apoyo y paciencia durante las sesiones de Microscopía de Barrido. A la *Dra. Araceli Patrón*, *Med. Rodolfo Paredes* y *Biol. Rosa M. Picasso* del **IFC-UNAM**, por su apoyo en el tratamiento de muestras y en el Microscopio de Transmisión, a las *Doctoras Adela Monreal Gómez y María Luisa Machaín Castillo*, del **ICMyL-UNAM**, por invitarme a participar en sus campañas oceanográficas DIPAL-II y Tehua-V Bis, respectivamente, donde se recolectó material biológico empleado en este estudio. A la *Dra. Judith Márquez* y al *Dr. Gustavo Montejano* de la **FC-UNAM** por facilitarme el uso de sus laboratorios, materiales y equipos.

También agradezco al personal de mi nuevo centro de trabajo: la Unidad de Ciencias del Agua, del Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. (**UCIA-**

**CICY**) por permitirme crecer con ellos, y por las facilidades que me han brindado para concluir este proceso, especialmente a la *Dra. Laura Hernández* y al *Dr. Antonio Almazán*.

Por último, pero no por ello menos importante agradezco a las chicas del posgrado *Chantal Ruiz* (Chant), *Diana Juárez* (Diana), *Gabriela Almaraz* (Gaby) *Guadalupe Godoy* (Lupita) así como a la coordinadora *Dra. Gloria Vilaclara*, siempre al pendiente de nuestros requerimientos y solicitudes, prestándonos ayuda y materiales, además de apoyarnos como intermediarias ante la UAP.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

En algún momento dije que necesitaría escribir dos tesis, una para el estudio propiamente dicho y una más para los agradecimientos...y es que fueron tantas personas que pusieron “el granito de arena” que hasta me da pena que alguien quede fuera. Que las habrá. Espero no se ofendan.

En primer lugar, dedico esta tesis a las personas que son lo más importante de mi vida y la fuente de mis anhelos: mi madre Amparo, mis hermanos Fernando y Beatríz y mi padre Tito Fernando† que siempre está conmigo. Son primordiales en mi vida. Sus enseñanzas y consejos las llevo conmigo hoy y siempre. Gracias por permitirme crecer y vivir en libertad. Los quiero y extraño.

A mis amigos de toda la vida, con quienes he compartido momentos muy gratos de charlas y vivencias, en orden cronológico: de antaño Paty, Lalo, los viejos: Mony (Palafox), Pablo, Kenji...de la uni: Leisy, Sergio (x2), Clau, Ana, Rosy, Sebas.

Un poco más recientes mis compañeros del posgrado: Aarón, Alex, Ángel, Los Coria, Chely, Jess, Joaquín, Lulú, Oswaldo, Rocío, Sandra, Sarahí...los de Mazatlán Agustina, Arcelia, Carlo, Diana, Luis Fer...los últimos: Exal, Erika y Viri. Con algunos compartí más que con otros, y seguro que se me olvida alguien, pero de cualquier forma se les recuerda y de alguna manera u otra, se les estima y aprecia.

Agradezco muy cariñosamente a mis ex-compañeras de laboratorio y anexas...siempre apoyándonos mutuamente, aconsejándonos, haciéndonos sugerencias. Las que me escucharon y soportaron más de dos años: Kari, Sofi, Sara, Dulce, Mony, Rocío, Jessica...siempre tan lindas, gracias por todo, las extrañaré.

A mi ex-grupo de Biología de Protistas y Algas en la “fac”...llenos de energía, dinamismo y curiosidad...gracias por enseñarme a estar del otro lado y preguntarme mil cosas.

A todos, gracias de nuevo. Concluyo con esto, aunque de manera un poco postergada –no por gusto o negligencia- una etapa más de mi vida.

*«El ave canta aunque la rama cruja,  
como que sabe lo que son sus alas».*  
*A Gloria, Salvador Díaz-Mirón*

*"Que ahora dudas creer, lector sesudo,  
lo que a decirte voy no me molesta.  
Yo lo vi con mis ojos y aún lo dudo".*  
*El Infierno, Canto XXV, Dante Alighieri*

## INDICE

<b>RESUMEN</b>	<b>i</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>ii</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
MORFOLOGÍA Y TAXONOMÍA	3
RIQUEZA DE ESPECIES	4
PROLIFERACIONES ALGALES NOCIVAS	5
<b>ANTECEDENTES</b>	<b>6</b>
<b>JUSTIFICACIÓN</b>	<b>8</b>
<b>OBJETIVOS</b>	<b>9</b>
OBJETIVO GENERAL	9
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
<b>MATERIALES Y MÉTODO</b>	<b>10</b>
ÁREA DE ESTUDIO	10
<i>Localización geográfica</i>	10
<i>Clima</i>	11
COLECTA DE MATERIAL BIOLÓGICO: TRABAJO DE CAMPO	14
ANÁLISIS DE MUESTRAS BIOLÓGICAS: TRABAJO DE LABORATORIO	14
<i>Preservación</i>	14
<i>Microscopía fotónica</i>	15
<i>Microscopía electrónica de barrido (MEB)</i>	15
<i>Microscopía electrónica de transmisión (MET)</i>	16
IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES: TRABAJO DE GABINETE	16
<b>RESULTADOS</b>	<b>17</b>
MORFOLOGÍA Y TAXONOMÍA: CATÁLOGO ILUSTRADO	17
<b>ORDEN: GYMNODINIALES LEMMERMANN 1910</b>	<b>18</b>
<b>FAMILIA: GYMNODINIACEAE LANKESTER 1885</b>	<b>18</b>
GÉNERO: AKASHIWO G. HANSEN ET MOESTRUP 2000	18
Especie: <i>Akashiwo sanguinea</i> (Hirasaka 1922) G. Hansen et Moestrup 2000	18
GÉNERO: AMPHIDINIUM CLAPARÈDE ET LACHMANN 1858	20
Especie: <i>Amphidinium</i> cf. <i>flagellans</i> Schiller 1928	20
Especie: <i>Amphidinium globosum</i> Schröder 1911	21
<i>Amphidinium</i> sp.1	22
GÉNERO: COCHLODINIUM SCHÜTT 1895	23
Especie: <i>Cochlodinium polykrikoides</i> Margalef 1961	23
Especie: <i>Cochlodinium pulchellum</i> Lebour 1917	25

GÉNERO: GYMNODINIUM STEIN 1878 EMEND. G. HANSEN ET MOESTRUP	26
2000	
Especie: <i>Gymnodinium catenatum</i> Graham 1943	26
Especie: <i>Gymnodinium coeruleum</i> Dogiel 1906	28
Especie: <i>Gymnodinium gracile</i> Bergh 1881	29
Especie: <i>Gymnodinium instriatum</i> Freudenthal et Lee 1963	30
Especie: <i>Gymnodinium rhomboides</i> Schütt 1895	31
<i>Gymnodinium</i> sp. 1	32
<i>Gymnodinium</i> sp. 2	33
<i>Gymnodinium</i> sp. 3	34
GÉNERO: GYRODINIUM KOFOID ET SWEZY 1921 EMEND. G. HANSEN ET	35
MOESTRUP 2000	
Especie: <i>Gyrodinium citrinum</i> Kofoid 1931	35
Especie: <i>Gyrodinium</i> cf. <i>cochlea</i> Lebour 1925	36
Especie: <i>Gyrodinium falcatum</i> Kofoid et Swezy 1921	37
Especie: <i>Gyrodinium fusiforme</i> Kofoid et Swezy 1921	38
Especie: <i>Gyrodinium glaebum</i> Hulburt 1957	39
Especie: <i>Gyrodinium metum</i> Hulburt 1957	40
Especie: <i>Gyrodinium spirale</i> Kofoid et Swezy 1921	41
Especie: <i>Gyrodinium</i> cf. <i>uncatenum</i> Hulburt 1957	42
Especie: <i>Gyrodinium varians</i> (Wulff) Schiller 1933	43
<i>Gyrodinium</i> sp.1	44
<b>FAMILIA: KARENIACEAE BERGHOLTZ ET AL. 2005</b>	<b>45</b>
GÉNERO: KARENIA G. HANSEN ET MOESTRUP 2000	45
Especie: <i>Karenia bicuneiformis</i> Botes, Sym et Pitcher 2003	45
Especie: <i>Karenia brevis</i> (Davis) G. Hansen et Moestrup 2000	47
Especie: <i>Karenia concordia</i> Chang et Ryan 2004	49
Especie: <i>Karenia mikimotoi</i> (Miyake et Kominami ex Oda) G. Hansen et Moestrup	50
2000	
Especie: <i>Karenia selliformis</i> Haywood, Steidinger et MacKenzie 2004	52
<i>Karenia</i> sp. 1	53
<i>Karenia</i> sp. 2	54
<i>Karenia</i> sp. 3	55
<i>Karenia</i> sp. 4	56
<i>Karenia</i> sp. 5	57
GÉNERO: KARLODINIUM J. LARSEN 2000	58
Especie: <i>Karlodinium ballatinum</i> de Salas 2008	58
Especie: <i>Karlodinium</i> cf. <i>corrugatum</i> de Salas 2008	59
Especie: <i>Karlodinium</i> cf. <i>veneficum</i> (Ballantine) J. Larsen 2000	60
<i>Karlodinium</i> sp.1	62
GÉNERO: TAKAYAMA DE SALAS, BOLCH, BOTES ET HALLEGRAEFF 2003	63
Especie: <i>Takayama</i> cf. <i>pulchella</i> (Larsen) de Salas, Bolch et Hallegraeff 2003	63
<b>FAMILIA: POLYKRIKACEAE KOFOID ET SWEZY 1921</b>	<b>65</b>
GÉNERO: POLYKRIKOS BÜTSCHLI 1873	65
Especie: <i>Polykrikos hartmannii</i> Zimmermann 1930	65
Especie: <i>Polykrikos schwartzii</i> Bütschli 1873	66

<b>ORDEN: NOCTILUCALES HAECKEL 1894</b>	<b>67</b>
<b>FAMILIA: NOCTILUCACEAE SAVILLE-KENT 1881</b>	<b>67</b>
GÉNERO: NOCTILUCA SURIRAY EX LAMARCK 1816	67
Especie: <i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoid 1920	67
<b>FAMILIA: PROTODINIFERACEAE KOFOID ET SWEZY 1921</b>	<b>69</b>
GÉNERO: PRONCTILUCA FABRE-DOMERGUE 1889	69
Especie: <i>Pronoctiluca pelagica</i> Fabre-Domergue 1889	69
Especie: <i>Pronoctiluca spinifera</i> (Lohmann 1920) Schiller 1933	70
RIQUEZA ESPECÍFICA	71
<i>Riqueza y distribución de especies del Golfo de México</i>	73
<i>Riqueza y distribución de especies del Pacífico mexicano</i>	74
PROLIFERACIONES ALGALES	75
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>76</b>
MORFOLOGÍA Y TAXONOMÍA	76
RIQUEZA Y DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES	90
PROLIFERACIONES ALGALES	91
<b>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES</b>	<b>94</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>96</b>
ANEXO I: LOCALIDADES DE MUESTREO	96
ANEXO II: DINOFLAGELADOS ATECADOS POTENCIALMENTE TÓXICOS	98
ANEXO III: LISTADO DE ESPECIES DE DINOFLAGELADOS ATECADOS ENCONTRADAS EN ESTE ESTUDIO	99
ANEXO IV: LÁMINAS FOTOGRÁFICAS Y ESQUEMÁTICAS	101
ANEXO V. CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DEL GÉNERO KARENIA	106
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>108</b>
<b>GLOSARIO</b>	<b>131</b>

## RESUMEN

Los dinoflagelados atecados o desnudos son un grupo taxonómico poco conocido en varios aspectos; entre estos sobresale la falta de estudios relacionados con la morfología de sus especies que conduzcan a la identificación de especies que son importantes desde el punto de vista económico y sanitario. En este estudio se presenta y se discute la composición de especies de dinoflagelados atecados, recolectados en varias localidades del Pacífico tropical mexicano, el sur del Golfo de California y el suroeste del Golfo de México, así como sus ilustraciones y descripciones. Se encontró un total de 45 especies integradas en los siguientes 11 géneros (número de especies en paréntesis): *Akashiwo* (1), *Amphidinium* (3), *Cochlodinium* (2), *Gymnodinium* (8), *Gyrodinium* (10), *Karenia* (11), *Karlodinium* (4), *Noctiluca* (1), *Polykrikos* (2), *Pronoctiluca* (2) y *Takayama* (1). Se incluyen 17 nuevos registros para México, entre los que sobresalen miembros de la familia *Kareniaceae* (Gymnodiniales, Dinophyceae); dicha familia se caracteriza por poseer el número más grande de especies tóxicas entre los dinoflagelados atecados, además de formar proliferaciones algales nocivas recurrentes alrededor del mundo. Los nuevos registros para México son las especies *Amphidinium* cf. *flagellans*, *Cochlodinium pulchellum*, *Gyrodinium citrinum*, *G. cochlea*, *G. glaebum*, *G. metum*, *G. varians*, *Karenia bicuneiformis*, *K. concordia*, *K. selliformis*, *Karlodinium ballantinum*, *Karlodinium* cf. *corrugatum*, *Karlodinium* cf. *veneficum* y *Takayama* cf. *pulchella*. La diversidad de este grupo puede estar subestimada debido a que la mayoría de sus miembros presentan estructuras delicadas que se deforman con el empleo de métodos de estudio convencionales y que imposibilitan la identificación.

## ABSTRACT

The athecate or unarmored dinoflagellates are a taxonomic group that is not well known from different features; among this features the lack of taxonomic studies that leads to a correct identification of the species that are important for economic and health reasons. This paper presents the species composition of unarmored dinoflagellates, collected along several localities in the coasts of the tropical Mexican Pacific, south Gulf of California and the southern Gulf of Mexico as well as their descriptions and illustrations. We found 45 species in 11 genera (species number in parenthesis) which are: *Akashiwo* (1), *Amphidinium* (3), *Cochlodinium* (2), *Gymnodinium* (8), *Gyrodinium* (10), *Karenia* (11), *Karlodinium* (4), *Noctiluca* (1), *Polykrikos* (2), *Pronoctiluca* (2) and *Takayama* (1). It also includes 17 new records for Mexican coasts, most of them are from the *Kareniaceae* family (Gymnodiniales, Dinophyceae). The family *Kareniaceae* is characterized for encompassing the biggest number of toxic species among the unarmored dinoflagellates, and many species also produce harmful and toxic algal blooms around the world. The new records for the Mexico are the species: *Amphidinium* cf. *flagellans*, *Cochlodinium pulchellum*, *Gyrodinium citrinum*, *G. cochlea*, *G. glaeum*, *G. metum*, *G. varians*, *Karenia bicuneiformis*, *K. concordia*, *K. selliformis*, *Karlodinium ballatinum*, *Karlodinium* cf. *corrugatum*, *Karlodinium* cf. *veneficum* y *Takayama* cf. *pulchella*. The diversity of this group can be underestimated for the most of its members possess delicate structures that can be easily deformed by the use of routine study protocols that makes identification difficult.

## INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es la base de las redes tróficas en la **capa eufótica** de aguas continentales y marinas. Este grupo heterogéneo está compuesto por microalgas variables en talla entre 0.2 micrómetros ( $\mu\text{m}$ ) y 2 mm; la mayoría de estas microalgas poseen capacidad fotosintética y están adaptadas a vivir en parte o permanentemente en la porción superficial de los sistemas acuáticos; generalmente sus movimientos están determinados por las corrientes y otros movimientos de los cuerpos de agua debido a su limitada capacidad de desplazamiento (Reynolds 2006).

Tradicionalmente se han considerado a las diatomeas y a los dinoflagelados como los grupos más importantes del fitoplancton marino debido a su abundancia y diversidad (Dawes 1987), esto se debe a que numéricamente son dominantes en zonas costeras y a que los métodos más tradicionales de colecta, preservación y análisis permiten que las especies con cubierta rígida y preservable de estos grupos estén bien representadas y no se deformen o pierdan, como ocurre con la mayoría de especies de grupos delicados (Hernández-Becerril 2003).

Los dinoflagelados son microorganismos unicelulares eucariontes; las fases de vida libre generalmente poseen un núcleo característico **dinocarionte** cuyos cromosomas se encuentran permanentemente condensados. Además, poseen dos flagelos desiguales, uno localizado transversalmente en el **cingulum** y otro longitudinal, dirigido posteriormente en el **sulcus**; su talla varía entre 5  $\mu\text{m}$  y 2 mm. A diferencia de otros eucariontes, los dinoflagelados no conforman un grupo monofilético y por esta razón no se considera un grupo natural (Moestrup & Daugbjerg 2007). La proporción de especies autótrofas y heterótrofas de estos organismos es similar: estas últimas exhiben una gran diversificación en sus formas de alimentación y de vida, siendo común la mixotrofia (Larsen & Sournia 1991; Hernández-Becerril 2003), motivo por el cual muchos dinoflagelados ocupan varios nichos ecológicos simultáneamente; tales características llegan a incrementar la complejidad de las redes tróficas marinas (Fenchel 1988).

Los principales pigmentos de las formas autótrofas son las clorofilas *a* y *c*<sub>2</sub>, peridina y fucoxantina (Hernández-Becerril 2003). Otra característica importante de los dinoflagelados es el **anfiesma**, el cual es un complejo de cuatro o cinco membranas que rodea la célula (Truby 1997). Existen especies que presentan una cubierta rígida y preservable denominada **teca**, la cual consta de aproximadamente 60 placas de celulosa que se encuentran en vesículas corticales dentro del anfiesma (Truby 1997); las especies que presentan esta estructura pueden observarse sin dificultad bajo el microscopio y se denominan **tecadadas**. En contraste, las especies que no poseen dichas placas de celulosa se denominan coloquialmente -y de manera indistinta- **atecadadas** ó “**desnudas**” (Fig. 1). No obstante, recientemente se ha reconocido a los dinoflagelados de pared delgada como un grupo intermedio entre los dinoflagelados atecados y los tecados (Moestrup & Daugbjerg 2007).

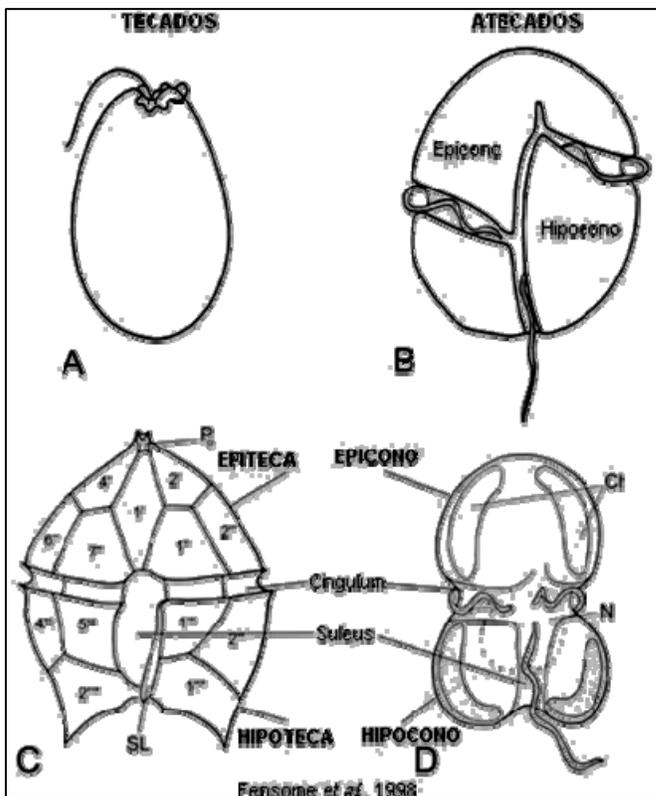


Fig. 1. Esquema general de un dinoflagelado.

Dinotrichales, Dinoamoebales, Dinococcales y Brachydiniales (Larsen & Sournia 1991).

Las especies de dinoflagelados que pertenecen a los órdenes, Dinophysiales, Gonyaulacales Peridinales y Prorocentrales son tecadas, mientras que la mayoría de las especies de dinoflagelados atecados pertenecen a los órdenes Actiniscales, Gymnodiniales y Noctilucales (Spector 1984; Taylor 1987; Fensome *et al.* 1993), sin embargo, miembros de otros órdenes pueden poseer estadios atecados ó “**gymnodinioides**” en

su ciclo de vida como en el caso de los órdenes Desmonadales,

## **Morfología y taxonomía**

La identificación de los dinoflagelados se basa fundamentalmente en la observación de sus características morfológicas; en la mayoría de los dinoflagelados tecados, para la determinación taxonómica son importantes la **tabulación** y el patrón de las placas (Fig. 1). En general se utiliza el sistema descrito por Kofoid (1909; 1911) modificado por Balech (1980), el cual se basa en la posición de las placas en la superficie de la célula (**series kofoidianas**).

En comparación con los dinoflagelados tecados, la taxonomía de los dinoflagelados atecados ha sido escasamente abordada y es poco conocida; la mayoría de los géneros y sus especies han sido descritos por caracteres morfológicos “clásicos” y más recientemente se han incorporado evidencias filogenéticas, moleculares así como de ultraestructura, en la taxonomía “moderna” de dinoflagelados atecados (Jørgensen *et al.* 2004). En los Gymnodiniales, la determinación taxonómica se ha basado en caracteres relacionados con la longitud y ubicación relativa del *cingulum* (posición y proporción del desplazamiento). Actualmente se asigna valor taxonómico a la presencia ó ausencia de cloroplastos, la presencia de un **canal apical**, **poro ventral** y otras estructuras superficiales (Bergholtz *et al.* 2005).

A diferencia de los dinoflagelados tecados, las especies desnudas no mantienen su forma en muestras preservadas y se pierden otros caracteres importantes debido a la acción de los fijadores habituales (como formalina o lugol) o debido a la observación prolongada bajo el microscopio de luz, por tanto, la identificación de especies requiere a menudo la observación de ejemplares vivos (Bergholtz *et al.* 2005). En todo caso, la naturaleza “no preservable” de estos organismos es la razón principal de su estudio inadecuado; y muchas veces se requiere el empleo de microscopía electrónica de manera adicional (Hansen 1995; Steidinger *et al.* 1996; Botes *et al.* 2002).

## **Riqueza de especies**

Aunque el número real de especies de dinoflagelados es desconocido, a nivel mundial se estiman alrededor de 2000 especies vivientes, de las cuales la mayor parte habitan aguas marinas o salobres (Larsen & Sournia 1991); de estas, se reconocen 1555 especies integradas en 117 géneros, sin embargo, sólo 473 especies (30%) corresponden a dinoflagelados atecados (Gómez 2005). Estimaciones para México señalan alrededor de 350 especies de dinoflagelados en el Pacífico tropical mexicano, 278 en el Golfo de California 143 en el Golfo de Tehuantepec y 403 en el Golfo de México (Hernández-Becerril 2003); no obstante, los registros acumulados en la literatura para el litoral del Pacífico mexicano señalan 605 especies (Okolodkov & Gárate-Lizárraga 2006).

En el Golfo de México se han registrado 20 especies de dinoflagelados atecados distribuídas en nueve géneros: *Actiniscus*, *Akashiwo*, *Amphidinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Karenia*, *Kofooidinium*, *Oxyrrhis* y *Pronoctiluca* (Licea et al. 2004), en tanto que en el Pacífico mexicano se han registrado 72 especies de dinoflagelados atecados integradas en 13 géneros: *Actiniscus*, *Akashiwo*, *Amphidinium*, *Brachydinium*, *Cochlodinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Karenia*, *Katodinium*, *Kofooidinium*, *Noctiluca*, *Pronoctiluca* y *Torodinium* (Okolodkov & Gárate-Lizárraga 2006).

Por otra parte, dentro de las especies de dinoflagelados atecados que han sido registradas en México con anterioridad y de acuerdo con la **COI** (*Comisión Oceanográfica Intergubernamental*), en el Golfo de México se han encontrado tres especies potencialmente tóxicas: *Amphidinium carterae* Hulburt 1957, *Amphidinium operculatum* Claparède et Lachmann 1859 y *Karenia brevis* (Davis) G. Hansen et Moestrup 2000. De igual forma, en el Pacífico mexicano, suman cinco las especies potencialmente productoras de toxinas: *A. carterae*, *A. operculatum*, *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 1961, *Gymnodinium catenatum* Graham 1943 y *K. mikimotoi* (Miyake et Kominami ex Oda) G. Hansen et Moestrup 2000.

### ***Proliferaciones algales nocivas***

La lista de especies fitoplanctónicas que están involucradas con proliferaciones algales nocivas (**PAN** ó **HAB: Harmful Algal Bloom**) abarca 100 especies tóxicas y alrededor de 200 especies nocivas (Sournia 1995; Moestrup *et al.* 2004). Este número se ha incrementado debido a nuevos casos de PAN, al desarrollo de investigación científica en el área y a la cada vez más frecuente interacción humana con la zona costera (Zingone & Enevoldsen 2000). En México se han identificado cerca de 157 especies de microalgas relacionadas con PAN, la mayor parte marinas, de las cuales 27 se han considerado potencialmente tóxicas (Cortés-Altamirano *et al.* 1998).

Dentro de los dinoflagelados atecados y desde el punto de vista de la salud pública *Gymnodinium catenatum* y *Karenia brevis* (Anexo II) son los casos más serios, debido a que sintetizan toxinas que provocan el envenenamiento paralizante por consumo de mariscos (ó **PSP Paralytic Shellfish Poisoning**) y envenenamiento neurotóxico por consumo de mariscos (ó **NSP Neurotoxic Shellfish Poisoning**), respectivamente, en personas que consumen organismos contaminados con ellas (Fukuyo *et al.* 1993; Hallegraeff & Fraga 1998; Steidinger *et al.* 1998; Negri *et al.* 2001).

Por otra parte, existen especies de dinoflagelados atecados que no sintetizan toxinas pero cuyas proliferaciones pueden afectar a la fauna marina debido a los cambios en los niveles de oxígeno disuelto, dañando mecánicamente las branquias de los peces o a la elevación de las concentraciones de amonio en el agua (Landsberg 2002). En este sentido, uno de los casos más notables está relacionado con *Noctiluca scintillans*, cuyas proliferaciones pueden provocar mortandades de peces y eventualmente afectar a la fauna marina.

En virtud de los impactos negativos que estos organismos pueden ejercer tanto al ecosistema marino como a la salud y economía humanas es preciso evaluar la diversidad de especies de dinoflagelados atecados enfatizando en las especies involucradas con PAN así como en las que se consideran potencialmente tóxicas.

## ANTECEDENTES

En México se han realizado pocos estudios relacionados con dinoflagelados y menos aún se refieren a los dinoflagelados atecados; la mayoría de los estudios realizados se refieren a algunos aspectos taxonómicos y en su caso, asociados a proliferaciones algales, por otra parte, existen algunos trabajos de carácter general que contienen información que fue de utilidad para el desarrollo de este trabajo.

De los trabajos realizados en el Golfo de México, uno de los más sobresalientes es el de Licea *et al.* (2004), en el que realizaron un listado florístico de las especies de dinoflagelados de vida libre en el sur del Golfo de México, con material biológico recabado a lo largo de 23 años. Los autores registran 252 especies de dinoflagelados integradas en 45 géneros; del total de especies registradas sólo 20 (~8%) corresponden a dinoflagelados atecados, integradas en 10 géneros: *Amphidinium* (8 especies), *Gymnodinium* (3), *Gyrodinium* (2), *Kofooidinium* (2), *Actiniscus* (1), *Akashiwo* (1), *Karenia* (1), *Oxyrrhis* (1) y *Pronoctiluca* (1). Por otra parte registran a *Karenia brevis* en 35 localidades durante el verano tardío y el otoño así como asociada a proliferaciones algales en 1998. Los autores sostienen que los dinoflagelados se presentan principalmente durante los meses de julio y agosto, asociados a condiciones hidrográficas locales favorables, como zonas frontales.

Por otra parte, debido a sus efectos tóxicos, y a que es la principal especie generadora de PAN en el Golfo de México, *K. brevis* ha sido objeto de múltiples estudios enfocados a la detección y monitoreo de sus proliferaciones, específicamente en el litoral estadounidense. Estos estudios se han realizado tanto en campo como en laboratorio e inclusive a través de herramientas como los sistemas de información geográfica (SIG) entre ellos se pueden citar: Botes *et al.* 2003; Haywood *et al.* 2004; Wynne *et al.* 2005; Brown *et al.* 2006; Magaña & Villareal 2006; Casper *et al.* 2007; Kubanek *et al.* 2007.

Los estudios realizados sobre dinoflagelados del Pacífico mexicano son más abundantes comparados con los estudios realizados en el Golfo de México. Entre la literatura relativa a dinoflagelados del Pacífico mexicano destaca el trabajo efectuado por Okolodkov & Gárate-Lizárraga (2006), quienes revisaron 311 referencias publicadas en un periodo de 127 años, generando un listado florístico que contiene 605 especies de dinoflagelados integradas en 91 géneros; del total de especies registradas, 72 (~12%) corresponden a dinoflagelados atecados, distribuidos en 12 géneros: *Gymnodinium* (26 especies), *Amphidinium* (13), *Gyrodinium* (8), *Cochlodinium* (7), *Kofooidinium* (4), *Pronoctiluca* (4), *Karenia* (2), *Katodinium* (2), *Noctiluca* (2), *Akashiwo* (1), *Brachydinium* (1) y *Torodinium* (1). Los autores sostienen que hace falta por describir docenas (inclusive cientos) de especies de dinoflagelados atecados y que para describir la verdadera diversidad de dinoflagelados del Pacífico mexicano, es necesario realizar más estudios taxonómicos y florísticos en este grupo, considerando las formas desnudas, bénticas y epifíticas.

No obstante, los estudios que incluyen a los dinoflagelados atecados del Pacífico mexicano son menos abundantes comparados con los que están orientados a proliferaciones algales; por citar algunos (Mee *et al.* 1986; Gárate-Lizárraga 1991; 2008; Turrubiates-Morales 1994; Ramírez-Camarena *et al.* 1999; Morales-Blake *et al.* 2000; 2001; Alonso-Rodríguez *et al.* 2005; Gárate-Lizárraga *et al.* 2004). Entre los trabajos enfocados a proliferaciones algales destaca el realizado por Gárate-Lizárraga *et al.* 2008; 2009, en el que se da a conocer una proliferación algal multiespecífica en la Bahía de La Paz ocasionada por los dinoflagelados atecados *Gyrodinium instriatum* y *Katodinium glaucum*, junto con el ciliado *Myrionecta rubra*; en estos estudios se mencionan e ilustran otras especies de dinoflagelados atecados: *Amphidinium acutissimum*, *Cochlodinium polykrikoides*, *C. fulvescens*, *Gymnodinium catenatum*, *Gyrodinium dominans*, *G. falcatum*, *G. spirale*, *Polykrikos hartmannii*, *P. schwartzii*, *Torodinium robustum*, *Warnowia polyphemus* y *W. violescens*. Cabe señalar que en estas últimas publicaciones mencionadas se registra el mayor número de especies de dinoflagelados atecados (12 especies) para nuestro país.

## **JUSTIFICACIÓN**

Los dinoflagelados son un componente importante del fitoplancton marino que alcanza un alto porcentaje de la biomasa microalgal. En ellos se incluyen varias especies potencialmente peligrosas tanto para humanos como para la fauna marina. Sin embargo, la diversidad real y la distribución de las especies desnudas pueden estar subestimadas porque los fijadores habituales deterioran su morfología celular y ultraestructura dificultando su identificación. En ese sentido, la carencia de estudios taxonómicos que permitan la identificación de estos organismos es crítica, para el reconocimiento de especies de dinoflagelados atecados que ocasionan pérdidas económicas en pesquerías y acuicultura, de manera que es muy importante poder identificar estos organismos en programas de monitoreo de fitoplancton mediante el uso de microscopia de luz.

Por otra parte, hay que considerar los alcances de estudios previos, los cuales han sido extensos espacio-temporalmente y que han arrojado resultados poco favorables en relación a la riqueza de dinoflagelados atecados, de manera que el propósito de este estudio es investigar uno de los componentes menos conocidos de los que conforman el fitoplancton marino, a través del análisis de los dinoflagelados atecados bajo diferentes métodos de estudio, proporcionando observaciones detalladas además de complementarlo con la revisión bibliográfica de la distribución global de las especies encontradas y de esta forma conocer más en relación a la riqueza y composición de especies de dinoflagelados atecados en algunas localidades tanto del Golfo de México como del Pacífico mexicano donde han ocasionado proliferaciones.

## **OBJETIVOS**

### ***Objetivo general***

Caracterizar la riqueza de especies de los dinoflagelados atecados del Golfo de México y del Pacífico mexicano, particularmente de las especies nocivas, en zonas donde potencialmente ocasionan proliferaciones algales.

### ***Objetivos específicos***

Determinar la composición y riqueza de especies de dinoflagelados atecados en algunas localidades donde se tiene registro de su capacidad de formación de PAN.

Analizar, identificar, ilustrar y describir las especies de dinoflagelados atecados bajo diferentes métodos de estudio, como microscopías de luz, electrónica de barrido y de transmisión, para elaborar un catálogo ilustrado con las observaciones realizadas.

Realizar un listado sistemático de las especies de dinoflagelados atecados identificados del suroeste del Golfo de México, sur del Golfo de California y del Pacífico tropical mexicano.

## **MATERIALES Y MÉTODO**

### ***Área de Estudio***

#### *Localización geográfica*

El Golfo de México está situado entre las coordenadas geográficas 18° y 30° N y 82° y 98° W (Fig. 2). Es una cuenca semicerrada que se comunica con el Océano Atlántico y con el Mar Caribe por el Estrecho de Florida y por el Canal de Yucatán, respectivamente (Monreal-Gómez & Salas de León 1997).

El suroeste del Golfo de México tiene una circulación predominantemente ciclónica, asociada a las aguas del Canal de Yucatán (Licea *et al.* 2004). Las condiciones hidrográficas de la región están influenciadas por la ocurrencia de tormentas invernales entre octubre y febrero que contribuyen al enfriamiento y mezcla de la superficie de la columna de agua (Hulburt & Thompson 1980). La plataforma continental en el sur del Golfo de México varía desde 60 km al oeste y 140 km al este. La llanura costera también es amplia; está constituida principalmente por planicies bajas fluviales y deltaicas, donde destaca la presencia de los ríos Usumacinta y Grijalva (Rosales-Hoz *et al.* 1992)

El Pacífico mexicano se encuentra entre las coordenadas geográficas 15° 32° N y 92° y 117° W y cubre una longitud litoral de 4188 km (Meneard & Smith 1996). Esta región puede subdividirse en cuatro regiones: a) la costa occidental de la Península de Baja California, b) el Golfo de California, c) el Pacífico tropical mexicano y d) el Golfo de Tehuantepec. Las dos primeras regiones corresponden a la porción templada-subtropical, caracterizada por la influencia de la Corriente de California (de baja salinidad y baja temperatura) que se origina en el giro anticiclónico subtropical del norte (Meneard & Smith 1966; Gómez & Vélez 1982).

El Golfo de California corresponde a una cuenca importante dentro del Pacífico mexicano ya que abarca un área de aproximadamente 150, 000 km<sup>2</sup> y presenta la característica de ser la única cuenca de evaporación importante del Pacífico; además, presenta el clima más continental (Cano-Pérez 1991). Por lo anterior, se

caracteriza por presentar una capa superficial de alta salinidad y una fuerte fluctuación anual de la temperatura. En esta región, el patrón de circulación es complejo y poco conocido, debido a la gran cantidad de factores fisicoquímicos que influyen en él.

La región sur del Golfo de California corresponde a la porción más oceánica y turbulenta. En esta porción ocurren fuertes remolinos y es considerada una zona de transición ya que ahí se reúnen aguas de origen subártico con las de origen tropical (Álvarez-Sánchez *et al.* 1978).

El Pacífico tropical mexicano (PTM) corresponde al 40% del litoral occidental mexicano. Varios autores coinciden en ubicar el inicio del PTM a partir de la punta de Cabo Corrientes, Jalisco (de la Lanza 1991). En esta región, la columna de agua está influenciada por cuatro 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 temperaturas prácticamente constantes a lo largo del año; las oscilaciones más agudas, que no sobrepasan los 5 °C, se deben a la influencia de las surgencias y a la intrusión de la Corriente de California

### *Clima*

Las condiciones atmosféricas sobre el Golfo de México son tales que el intercambio entre las masas de aire frío y seco que provienen del continente y las masas de aire propias del Golfo de origen marítimo y tropical provocan una fuerte frontogénesis (ó “Nortes”), principalmente entre los meses de octubre a abril (Tápanes & González-Coya 1980). Durante el verano, esta región es afectada por tormentas tropicales, de las cuales 60% tienen intensidades de huracán, con un impacto considerable en la zona costera (Alatorre *et al.* 1987). En la llanura costera adyacente el clima es tropical y la precipitación varía entre 150 y 200 cm anuales (Tamayo 1970).

La zona costera del Pacífico tropical mexicano se caracteriza por tener una temperatura atmosférica promedio de 22 °C, con valores máximos entre mayo y agosto y los mínimos de enero a febrero (Yañez-Rivera 1989), en tanto que la precipitación anual varía entre 800 y 1500 mm, con lluvias intensas de junio a septiembre y de febrero a abril, por la influencia de tormentas tropicales y huracanes (Reguero & García-Cubas 1989).

En esta zona, la temperatura superficial del agua varía entre 23.3 y 30 °C, con valores extremos entre marzo y septiembre. En invierno y primavera existe un marcado descenso en la temperatura (20°C), causado por surgencias en Bahía de Banderas (Roden y Groves 1959); esto afecta la profundidad de la termoclina, la cual se puede encontrar a 20m (Filonov *et al.* 2003; Wyrtky 1965).

Para los fines de la presente investigación, el área de trabajo comprende seis localidades en las que de acuerdo con Ochoa *et al.* (2002) y Hernández-Becerril (2007) son sitios donde algunas especies de dinoflagelados atecados de importancia sanitaria, han ocasionado proliferaciones algales de manera recurrente (Fig. 2)

### **Golfo de México**

*Localidad 1.* Costas del sur de Tamaulipas: Se encuentra situada entre las coordenadas 22°15' y 25°52' N; 96°15' y 97°47' W, comprendiendo la localidad de Tampico.

*Localidad 2.* Costas del centro de Veracruz: Ubicada entre las coordenadas 18°45' y 20°58' N; 95°40' y 97°18' W, comprende la localidad del Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV).

*Localidad 3.* Costas de Tabasco: Se ubica entre las coordenadas 18°12' y 18°26' N; 94°07' y 93°05' W, incluye la localidad de Sánchez-Magallanes.

## Pacífico mexicano

*Localidad 4.* Sur del Golfo de California (GDC). Ubicado entre las coordenadas  $25^{\circ} 30'$  y  $21^{\circ} 30' N$ ;  $112^{\circ} 27'$  y  $109^{\circ} 25' W$ . Abarca las localidades de la Bahía de La Paz y el sur del Golfo de California.

*Localidad 5.* Costas de Colima: Ubicada entre las coordenadas  $19^{\circ} 01'$  y  $19^{\circ} 07' N$ ;  $104^{\circ} 18'$  y  $104^{\circ} 27' W$ , comprende las localidades de la Bahía de Manzanillo, Colima.

*Localidad 6.* Pacífico tropical mexicano (PTM): Ubicado entre las geográficas  $20^{\circ} 30'$  y  $16^{\circ} 40' N$ ;  $108^{\circ} 20'$  y  $97^{\circ} 20' W$ . Incluye varias zonas oceánicas del PTM.

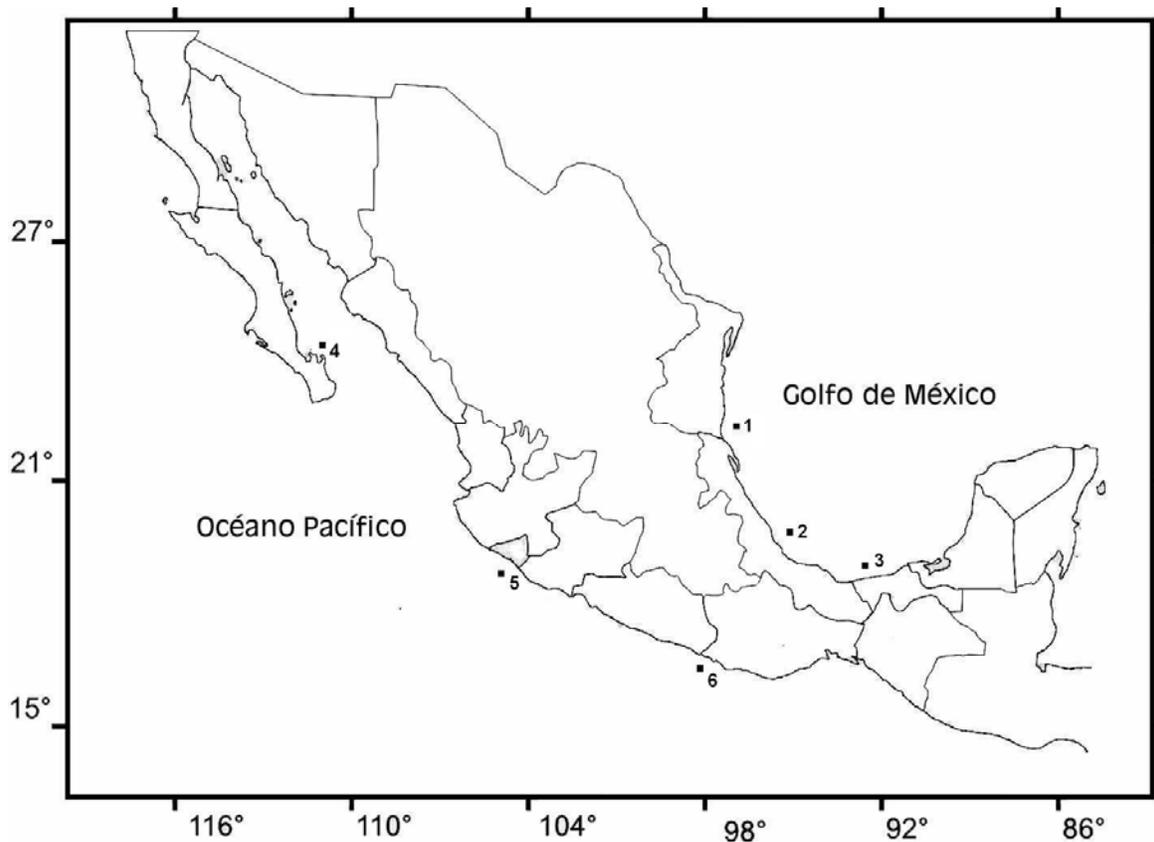


Fig. 2 Esquema general de las localidades de colecta.

### ***Colecta de Material Biológico: Trabajo de Campo***

El material biológico del presente estudio fue obtenido en la zona costera y/o en algunos casos en zonas oceánicas del Golfo de México y del Pacífico mexicano, durante 2008-2009 entre los meses de enero y agosto, concretamente en zonas donde se han presentado PAN en los litorales de Baja California Sur, Colima, Guerrero, Oaxaca, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz. Se recolectaron 76 muestras en total y para la obtención de las mismas, se utilizaron botellas Niskin, mismas que se accionaron en la superficie (1 m de profundidad) y en sub-superficie (profundidad variable, cercana al límite de penetración de la luz medido con el disco de Secchi) en las localidades de Tampico, SAV, Bahía de La Paz, zonas oceánicas del PTM y de la superficie durante eventos PAN en la Bahía de Manzanillo, Col. (marzo-abril del 2007-2008-2009) y Sánchez-Magallanes, Tab. (octubre del 2007) Anexo I. En los últimos casos, las muestras se tomaron en la superficie y se recolectó en la parte central de las manchas que formaban el florecimiento, de acuerdo a lo recomendado por Cortés-Altamirano (1998).

Las muestras de agua fueron transportadas al laboratorio en recipientes herméticos de 3 y 5 L, bajo condiciones de oscuridad y baja temperatura para su preservación, análisis y almacenamiento. El tiempo de transporte de dichas muestras fue variable, desde algunos minutos hasta dos horas.

### ***Análisis de Muestras Biológicas: Trabajo de Laboratorio***

#### ***Preservación***

En el laboratorio se tomaron alícuotas de 1 L de cada una de las muestras de las diferentes estaciones. Por otra parte, las muestras de agua se sometieron a procesos de filtración pasiva o inversa (Dodson & Thomas 1978), las cuales fueron posteriormente fraccionadas. De ellas, una porción se preservó con glutaraldehído (GTA) al 1%; otra fracción se mantuvo viva hasta su depósito en una cámara de cultivos y para ello se añadieron los medios de cultivo L-1 y f/2 (Guillard & Keller 1984).

### *Microscopía fotónica*

Para el análisis cualitativo de las muestras el material biológico se observó bajo microscopía de luz (ML), inicialmente *in vivo* para observar características generales tales como talla, forma, locomoción, número y coloración de los cloroplastos. El material preservado se analizó posteriormente para observar detalles y eventualmente compararlos con material vivo. Las observaciones se llevaron a cabo en laminillas de vidrio bajo distintos microscopios compuestos con cámara clara, contraste de fases y contraste de interferencia diferencial “Nomarski” (Axiolab Zeiss; Olympus BX40).

### *Microscopía electrónica de barrido (MEB)*

De manera adicional el material biológico fue observado en MEB. Para ello, la alícuota de agua de la muestra *in vivo* fue concentrada por filtración pasiva a través de un filtro de policarbonato Milipore® de 13 mm de diámetro ( $\emptyset$ ) y poros de 5  $\mu\text{m}$   $\emptyset$ . Posteriormente fueron fijadas con una mezcla de glutaraldehído-tetraóxido de osmio (GTA-OsO<sub>4</sub>) en concentraciones finales de 1.5 y 0.7%, respectivamente (Truby 1997). En el caso de las cepas aisladas del género *Karlodinium* se utilizó OsO<sub>4</sub> al 2% como fijador (Botes *et al.* 2002).

Al material biológico concentrado y preservado con GTA-OsO<sub>4</sub>, se le añadió agua destilada con agua de mar en proporción 1:1 para eliminar residuos de los fijadores. Posterior al enjuague con agua destilada, se empleó el punto crítico de secado por CO<sub>2</sub> (Bergholtz *et al.* 2005); para ello el material biológico se deshidrató por medio de la adición de etanol a diferentes concentraciones que fueron agregadas de manera gradual: 30, 50, 70, 90 y 100%. De manera inmediata, el material deshidratado se colocó en la secadora de punto crítico por etanol/CO<sub>2</sub> y fue posteriormente recubierto con oro (Botes *et al.* 2002; Truby 1997) para su observación en MEB (JEOL JSM 6360LV).

### *Microscopía electrónica de transmisión (MET)*

Ejemplares de dos cepas aisladas a partir de muestras recolectadas del área de estudio, pertenecientes a los géneros *Gymnodinium* y *Karlodinium* fueron observados empleando MET (JEOL JEM 1011); para ello, el material biológico concentrado fue preservado con glutaraldehído al 1.5% durante 24 h y de manera adicional fue post-fijado con OsO<sub>4</sub> al 1%. La muestra fue posteriormente enjuagada y consecutivamente deshidratada empleando etanol al 30, 50, 70, 90 y 100%. De manera inmediata, la muestra fue incluida en una resina (Epon) y posteriormente seccionada en cortes de 80-100 nanómetros (nm) en un ultramicrotomo. Consecutivamente, los cortes fueron colocados en rejillas de cobre cubiertas con una polimembrana (Colodión), contrastados con uranilo y observados en MET (Steidinger *et al.* 1978; Steidinger *et al.* 1996; Truby 1997).

### ***Identificación de Especies: Trabajo de Gabinete***

La identificación de los dinoflagelados atecados encontrados en el presente estudio se llevó a cabo con el apoyo de claves dicotómicas y bibliografía básica que estuvo compuesta principalmente por los siguientes autores: Kofoid & Swezy (1921); Schiller (1933); Steidinger & Tangen (1996; 1997); Taylor (1976). De la misma forma, se emplearon artículos científicos especializados para la identificación de especies de los géneros *Karenia* y *Karlodinium*, entre los estudios consultados se encuentran: Steidinger *et al.* (1989; 1996; 2008); Hansen & Larsen (1992); Larsen (2002); de Salas *et al.* (2003; 2008); Chang & Ryan (2004); Haywood *et al.* (2004); Gómez (2007); Matzuoka *et al.* (2008); Hoppenrath *et al.* (2009); Siano *et al.* (2009), entre otros.

Las fotografías de las especies identificadas, tomadas con los tres tipos de microscopios fueron captadas, a partir de las células en vista ventral (unión del cingulum y el sulcus), por convención internacional (Hoppenrath 2008), Los casos en los que el enfoque es distinto, se especifica la porción captada.

## RESULTADOS

### **Morfología y taxonomía: Catálogo Ilustrado**

En este apartado se describen las especies de dinoflagelados atecados encontradas tanto en el Golfo de México como en el Pacífico mexicano. La descripción morfológica está basada en los criterios propuestos por Daugbjerg *et al.* (2000) y Larsen (2002), quienes consideran que los dinoflagelados atecados se distinguen por la combinación de varios caracteres morfológicos ilustrados en la Fig. 3.

Los ejemplares fueron agrupados por familia, género y especie (dependiendo del nivel de clasificación alcanzado), siguiendo la clasificación realizada por Fensome *et al.* (1993). Las localidades marcadas con asterisco (\*) indican que el ejemplar ilustrado procede de dicha localidad de colecta. Las escalas equivalen a 10  $\mu\text{m}$ , a menos que se indique otra escala. El registro de las localidades y las fechas de recolecta se encuentran disponibles en el Anexo I.

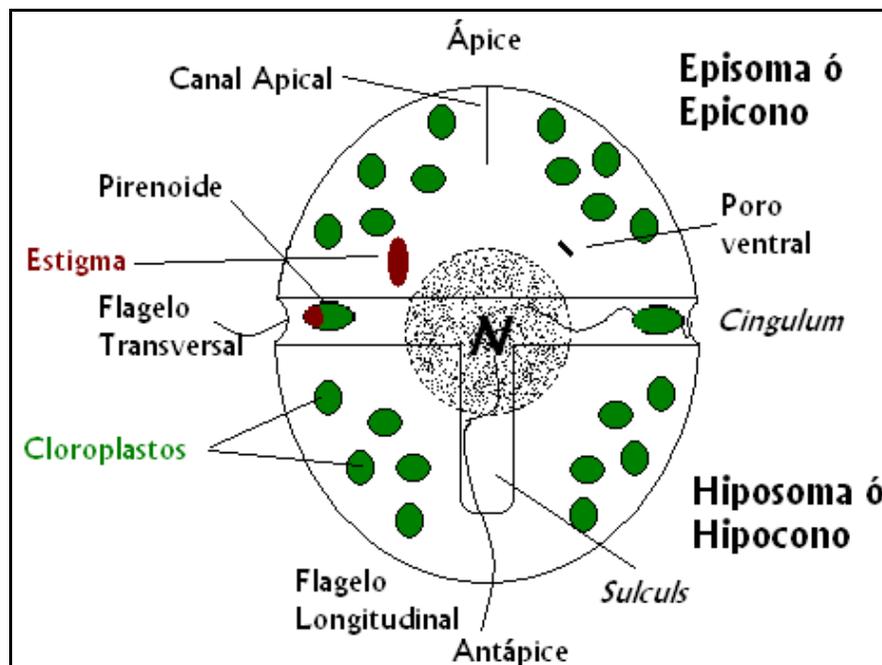


Fig. 3. Esquema idealizado de la morfología general de un dinoflagelado atecado o desnudo. Elaborado por Escobar-Morales 2010 (este estudio).

**División:** Dinoflagellata (Bütschli 1885) Fensome *et al.* 1993

**Subdivision:** Dinokaryota Fensome *et al.* 1993

**Clase:** Dinophyceae (Bütschli 1885) Pascher 1914

**Subclase:** Gymnodiniphycidae Fensome *et al.* 1993

**Orden:** Gymnodiniales Lemmermann 1910

**Familia:** Gymnodiniaceae Lankester 1885

**Género:** *Akashiwo* G. Hansen *et* Moestrup 2000

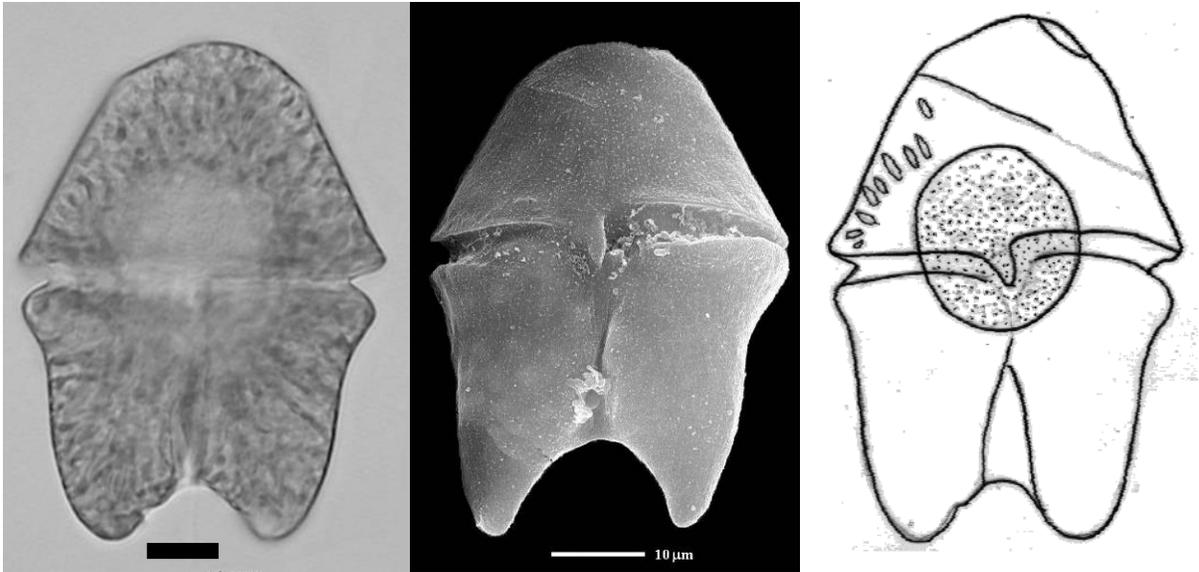
**Especie:** *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka 1922) G. Hansen *et* Moestrup 2000

**Basónimo:** *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka 1922.

**Sinónimo:** *Gymnodinium splendens* Lebour 1925

**Referencias:** Schiller 1933 p.417, Fig. 438; Steidinger & Tangen 1997 p. 451 Plate 19.

Célula solitaria de forma pentagonal, ligeramente aplanada dorsoventralmente, de 45-65  $\mu\text{m}$  de longitud, 37-40  $\mu\text{m}$  de ancho, con **episoma** o **epicono** ligeramente cónico en el **ápice**, donde se observa un canal apical en forma espiral, alrededor de 1/5 de la longitud total de la célula (LT). Posee un **hiposoma** ó **hipocono** redondeado con dos lóbulos prominentes. Presenta un *sulcus* ligeramente más amplio en la base que en la región superior y un *cingulum* profundamente excavado y ligeramente desplazado (desplazamiento alrededor del mismo ancho del *cingulum*). Posee un núcleo central y numerosos cloroplastos marrones que irradian del mismo.



Figs. 4-6. *A. sanguinea* en ML (vivo), en MEB (preservado con GTA-OsO<sub>4</sub>) y esquema

**Distribución mundial:** Aguas templadas, tropicales, costeras y estuarios. Cosmopolita: Inglaterra\*; América del Norte y del Sur; Australia; Japón; México; Nueva Zelanda; Sudáfrica; entre otros).

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\*; Costa de Guerrero (PTM); Sánchez-Magallanes, Tabasco; SAV, Veracruz (GDM).

**Notas:** *Akashiwo sanguinea* es una especie tóxica, planctónica, marina, muy ampliamente distribuida. Suele formar proliferaciones recurrentes que se han registrado en varios sitios a nivel mundial. Esta especie ha sido asociada con mortalidades de peces y mariscos pero se desconoce la sustancia que provoca el efecto tóxico. Algunos autores encontraron toxicidad aguda para larvas, juveniles y adultos de ostras (Woelke 1961; Cardwell *et al.* 1979; Botes *et al.* 2003b). En el presente estudio se le encontró en bajas concentraciones, así como asociada a otras especies en proliferaciones algales en Tabasco, Colima y Guerrero.

**Género:** *Amphidinium* Claparède et Lachmann 1858

**Especie:** *Amphidinium* cf. *flagellans* Schiller 1928

**Referencia:** Schiller 1933 p. 291 Fig. 283a-b.

Célula solitaria de forma alargada, de 20  $\mu\text{m}$  de largo y 10  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un epicono reducido con forma sub-cónica en el ápice, que abarca en proporción 1/5 LT y un hipocono de forma cónica con un antápice prominente y estriaciones superficiales evidentes.

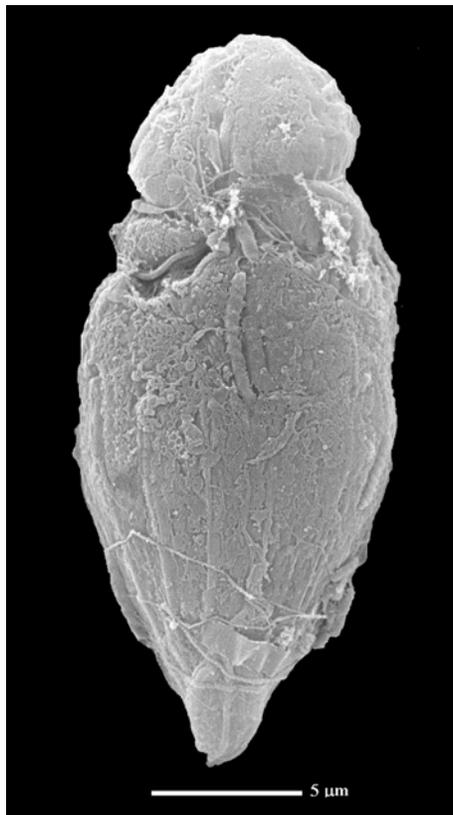


Fig. 7. A. *flagellans* en MEB, preservado con glutaraldehído (GTA).

**Distribución mundial:** Mar Mediterráneo\*.

**Distribución local:** Zona oceánica del Pacífico Tropical\* (PTM).

**Notas:** El ejemplar de la Fig. 7 difiere ligeramente del descrito por Schiller (1933) debido a la carencia del proceso apical y a la presencia de estrías superficiales.

**Especie:** *Amphidinium globosum* Schröder 1911

**Referencia:** Schiller 1933 p. 294 Fig. 287a-b.

Célula solitaria de forma sub-esférica, casi globular, de 9.5  $\mu\text{m}$  de diámetro, posee un epicono reducido de forma elíptica, redondeado en el ápice, separado del hipocono por el *cingulum*, que se encuentra profundamente excavado y constriñe fuertemente la célula en dos regiones. El hipocono es de forma globosa y redondeada en el antápice.

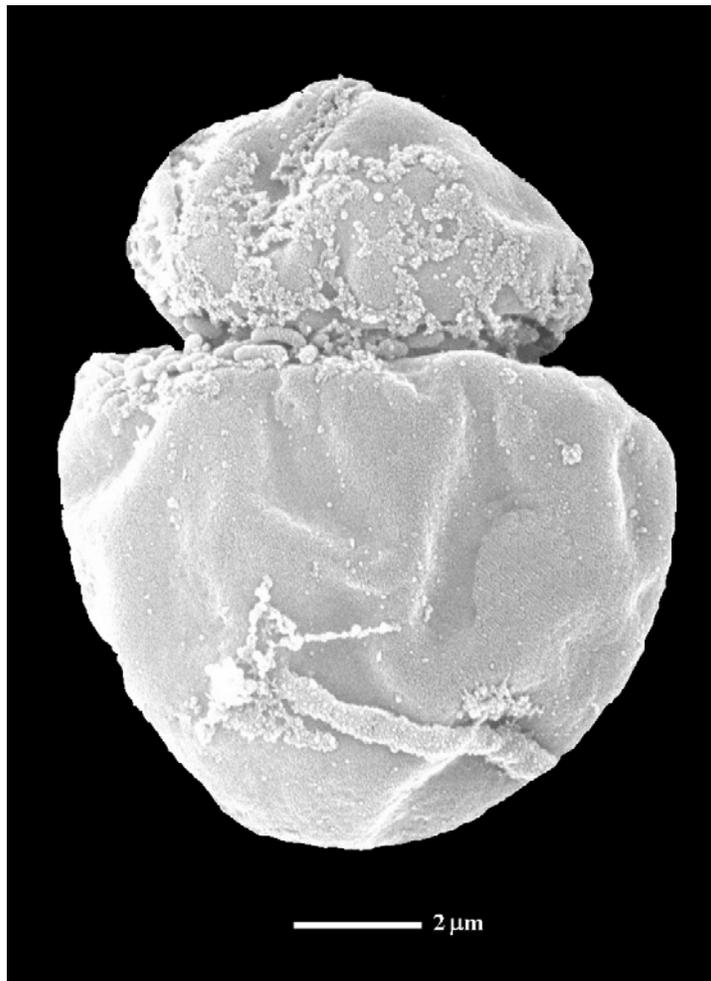


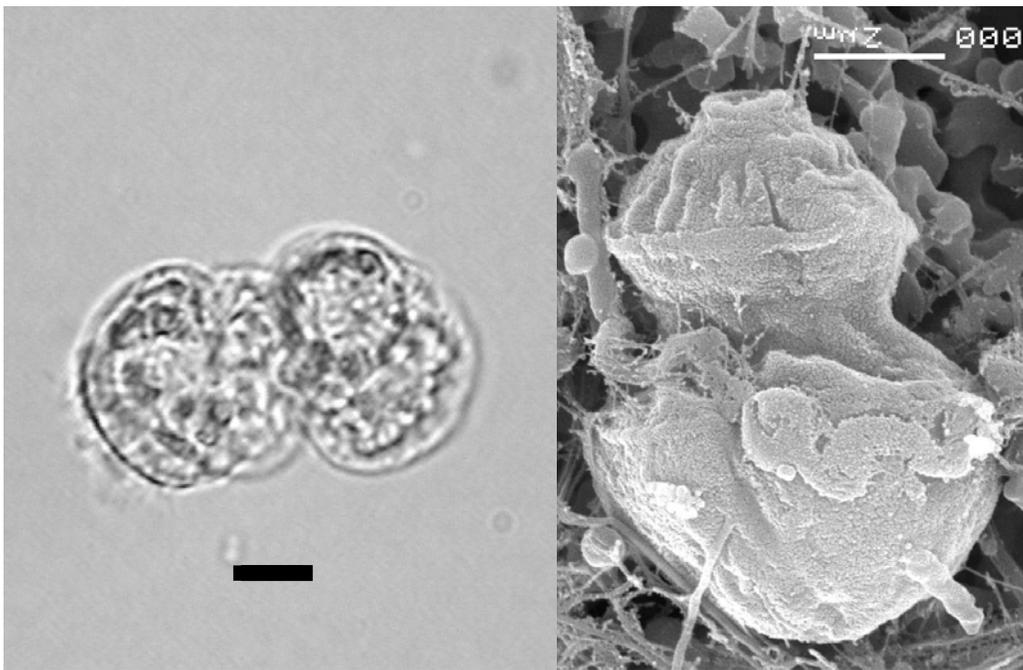
Fig. 8. *A. globosum* en MEB, preservado con GTA.

**Distribución mundial:** Mar Mediterráneo\*; México.

**Distribución local:** Costa de Guerrero-Oaxaca\* (PTM).

*Amphidinium* sp.1

Célula solitaria de forma sub-elíptica, de alrededor de 8  $\mu\text{m}$  de largo y 6  $\mu\text{m}$  de ancho. Posee un *cingulum* excavado que separa claramente la célula en dos regiones definidas: el epicono es estriado, reducido en tamaño, de forma trapezoidal, ligeramente recto en el ápice, en el cual posee un poro; y el hipocono, de forma sub-esférica donde se observa un *sulcus* ligeramente excavado. Presenta varios cloroplastos de forma irregular, color verde.



Figs. 9 y 10. *Amphidinium* sp. en ML y MEB, preservados con GTA.

**Distribución local:** Costa de Guerrero-Oaxaca\* (PTM).

**Notas:** Los ejemplares ilustrados están relacionados con *Amphidinium* debido al epicono reducido característico de dicho género. Esta especie posee una morfología afín a *A. glaucum*, pero difiere en talla y en la presencia de estrías.

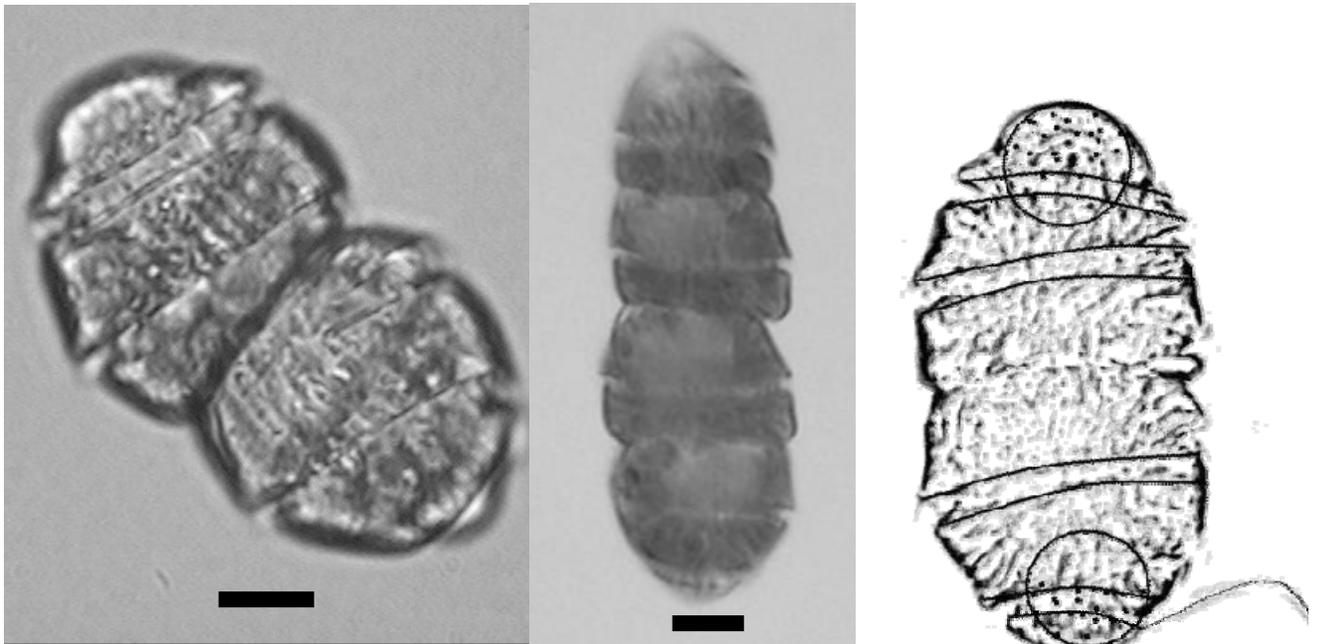
**Género:** *Cochlodinium* Schütt 1895

**Especie:** *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 1961

**Sinónimo:** *Cochlodinium heterolobatum* Silva 1967

**Referencia:** Margalef 1961 p. 76 Fig. 27m; Matsuoka *et al.* 2008, pp. 262, 263 Fig. 1

Células formadoras de cadenas, con forma ovoide, de 30  $\mu\text{m}$  de largo y entre 25-30  $\mu\text{m}$  de ancho. Posee un *cingulum* fuertemente excavado que describe una espiral descendente de dos vueltas desde el epicono hacia el hipocono, siendo estas dos regiones distintas morfológicamente: el epicono es cónico y redondeado en el ápice, mide cerca de 1/3 LT, mientras que el hipocono es bilobulado, recto en el entapice y mucho más amplio, alcanzando su máximo ensanchamiento en la región post-cingular. Presenta numerosos cloroplastos de forma alargada que irradian desde el centro de la célula hacia la periferia, posee un núcleo esférico localizado en el ápice. Puede formar cadenas.



Figs. 11-13. *C. polykrikoides* en ML (vivo) y esquema

**Distribución mundial:** Aguas templadas, cálidas y tropicales. Cosmopolita: Puerto Rico\*; Corea; Costa Rica; EE. UU.; Guatemala; India; Italia; Japón; Malasia; México.

**Distribución local:** Acapulco, Guerrero\*; Manzanillo, Colima; Lázaro Cárdenas, Michoacán (PTM).

**Notas:** *Cochlodinium polykrikoides* es una especie ictiotóxica, planctónica, marina, que puede producir formas de resistencia (quistes). Se distribuye ampliamente y está cercanamente relacionada morfológicamente con otras especies de *Cochlodinium*. Forma proliferaciones algales nocivas en el Pacífico Occidental, particularmente en Corea y Japón donde afecta principalmente los cultivos de peces, causando impactos económicos considerables (Matsuoka & Iwataki 2004). Esta especie es responsable de la muerte de larvas y juveniles de peces debido a la producción de sustancias reactivas del oxígeno (Kim *et al.* 1999) y actividad hemolítica (Dorantes-Aranda *et al.* 2009). Existen indicios del aparente incremento en su distribución geográfica (Hallegraeff 1993). Se le encontró formando parte de proliferaciones algales en Colima y Guerrero.

**Especie:** *Cochlodinium pulchellum* Lebour 1917

**Referencia:** Kofoid & Swezy 1921 pp. 376, 347 Fig. HH-13; Schiller 1933 p. 534 Fig. 564a-b.

Célula solitaria, de forma cilíndrica y contorsionada de 25  $\mu\text{m}$  de largo y 11  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un *cingulum* ligeramente excavado que describe una espiral descendente de tres giros hacia la izquierda de la célula; en la región intercingular presenta un canal paralelo al *cingulum*. Posee un epicono y un hipocono coniformes en el ápice y antápice respectivamente.

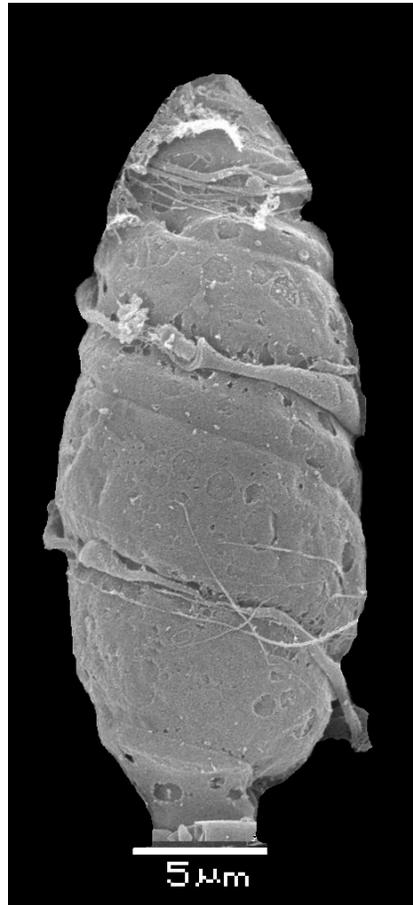


Fig.14. *C. pulchellum* en MEB, preservado con GTA.

**Distribución mundial:** Mediterráneo\*; EE. UU.; Inglaterra.

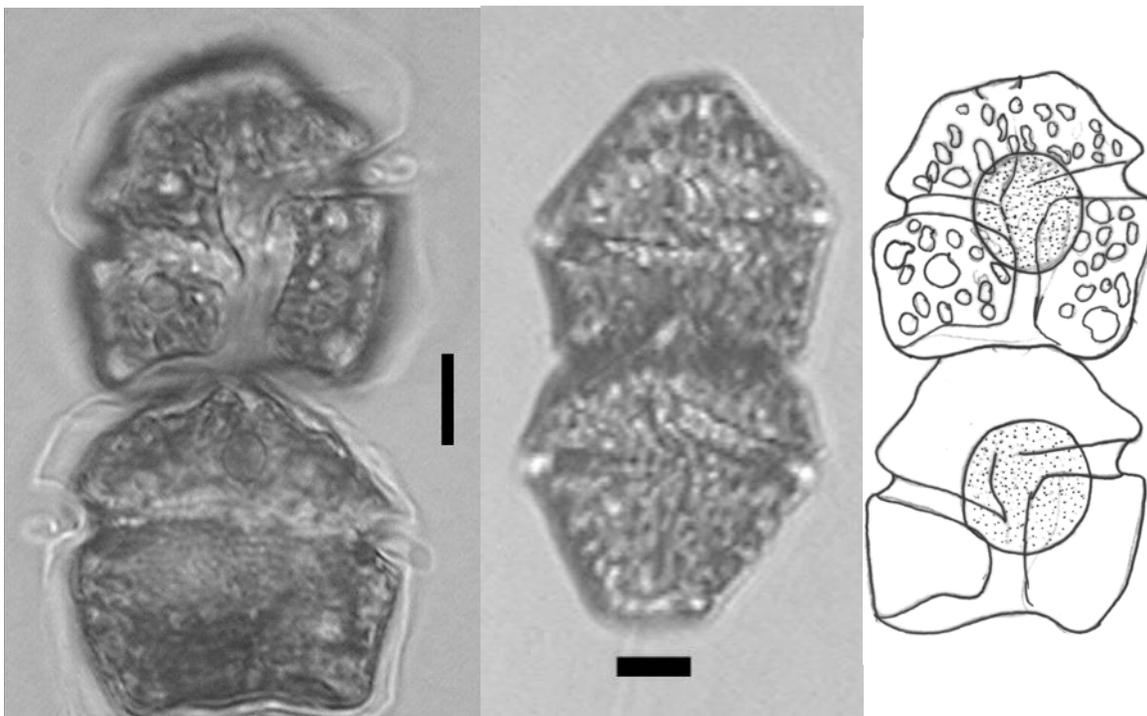
**Distribución local:** Costa de Guerrero (PTM).

**Género:** *Gymnodinium* Stein 1878 emend. G. Hansen et Moestrup 2000

**Especie:** *Gymnodinium catenatum* Graham 1943

**Referencias:** Graham 1943 pp. 259, Larsen 2002 p.150, Steidinger & Tangen 1997 pp. 447 Plate 18.

Células formadoras de cadenas, de forma ligeramente pentagonal, de 30-50  $\mu\text{m}$  de largo y 25-30  $\mu\text{m}$  de ancho; posee un epicono recto a ligeramente redondeado en el ápice con un canal apical semicircular en forma de herradura en el mismo; el hipocono es recto hacia el antápice y posee un *sulcus* profundamente excavado con intrusión hacia en el epicono; el *cingulum* es descendente y profundamente excavado con un desplazamiento inferior a 1/5 LT; posee un núcleo central y numerosos cloroplastos de color amarillo-marrón localizados en toda la célula. Suele formar cadenas y su aspecto varía, dependiendo si se le observa como célula individual o encadenada. En este ultimo caso las células intermedias tienden a ser estar mas comprimidas antero-posteriormente, a diferencia de las células terminales. Forma cadenas de hasta 64 células (Lámina 3).



Figs. 15-17. *G. catenatum* en ML (vivo) y esquema

**Distribución mundial:** Aguas templadas. Ampliamente distribuida: México\*; Argentina; Australia; Chile; España; Filipinas; Italia; Japón; Venezuela.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM), Bahía de La Paz, BCS. (GDC).

**Notas:** *Gymnodinium catenatum* es una especie tóxica, planctónica, marina, muy ampliamente distribuida, que generalmente forma cadenas largas y quistes. Es distinguible entre otras especies de *Gymnodinium* debido a la formación de cadenas de hasta 64 células en condiciones naturales. Causa proliferaciones algales nocivas en varios sitios a nivel mundial, particularmente en el Pacífico tropical y Mar Mediterráneo. De acuerdo con Taylor *et al.* (1995) *G. catenatum* es el único dinoflagelado desnudo que produce saxitoxinas y compuestos análogos (SXT, dcSXT, neo SXT, C1, y C2, entre otras) que provocan el envenenamiento paralizante por consumo de mariscos ó PSP.

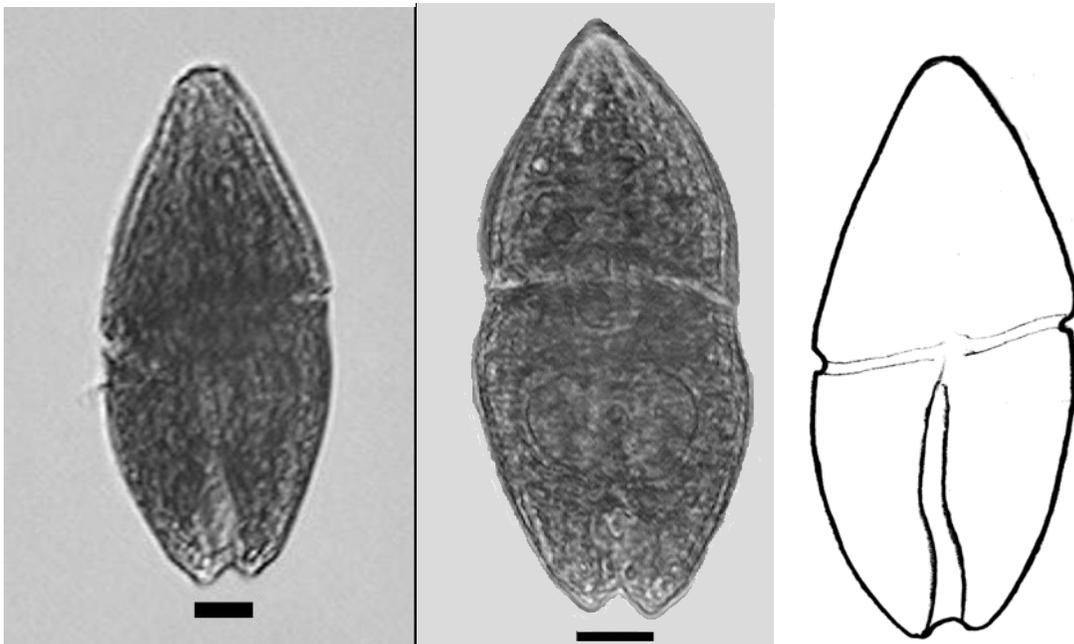
Se ha demostrado que su fase quística es un mecanismo de dispersión importante, incluso de manera antropogénica a través de las aguas de lastre de barcos (Hallegraeff & Bolch 1991). Se le encontró formando parte de proliferaciones en Colima y en bajas concentraciones en la Bahía de La Paz.

**Especie:** *Gymnodinium coeruleum* Dogiel 1906

**Basiónimo:** *Balechina coerulea* (Dogiel) F.J.R. Taylor 1976

**Referencias:** Schiller 1933 p. 344 Fig. 349a-b; Steidinger & Tangen 1997 p. 461 Plate 22; Taylor 1976 Plate 37 Fig. 443, Plate 40 Fig. 481.

Célula de forma ovalada a bicónica, de 90  $\mu\text{m}$  de largo y 35-40  $\mu\text{m}$  de ancho. Posee un epicono de forma cónica, ligeramente menor que el hipocono y separado de este último por un *cingulum* descendente, moderadamente excavado y ligeramente desplazado. El hipocono es ovalado, bilobulado en el antápice, ligeramente más amplio que el epicono, alcanzando el máximo grosor de la célula en la región post-cingular. Posee numerosas vesículas distribuidas de manera irregular en toda la célula, estriaciones superficiales y gránulos de color azul.



Figs. 18-20. *G. coeruleum* en ML, preservado con lugol y esquema

**Distribución mundial:** Costera y de aguas abiertas, especie de aguas cálidas. India; Italia; México.

**Distribución local:** Costa de Guerrero-Oaxaca\*, Manzanillo, Colima (PTM).

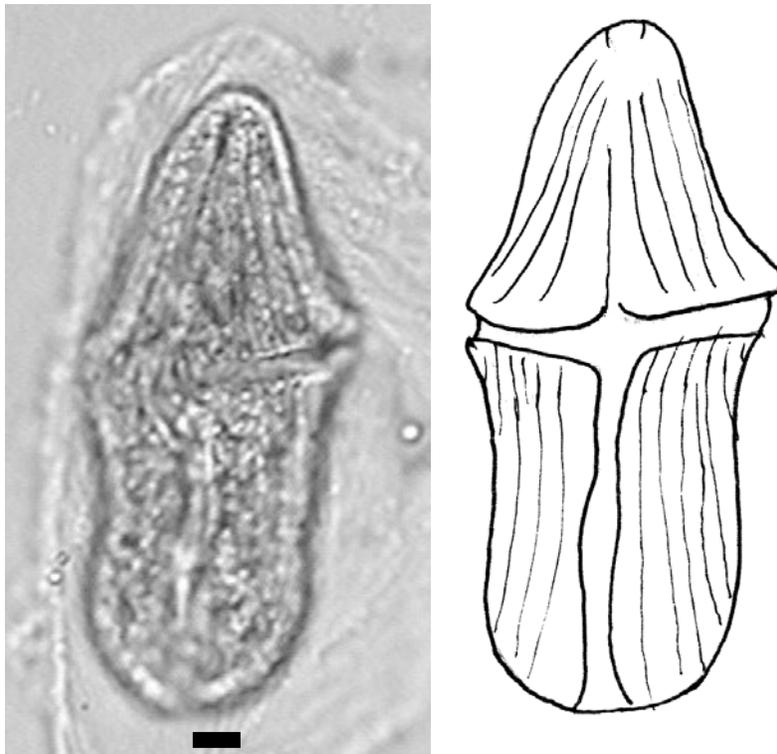
**Notas:** Esta especie fue observada formando cadenas de hasta ocho células.

**Especie:** *Gymnodinium gracile* Bergh 1881

**Sinónimo:** *Gymnodinium abbreviatum* Kofoid et Swezy 1921

**Referencias:** Kofoid & Swezy 1921 p. 180 Fig. Z-3; Schiller 1933 pp. 324, 366 Figs. 328a-b, 371; Hansen & Larsen 1992 p. 85 Fig. 4.41a-d, 87 Fig.4.43b; Steidinger & Tangen 1997 p. 446 Plate 19.

Célula solitaria de 150  $\mu\text{m}$  de largo y 60  $\mu\text{m}$  de ancho, de forma alargada y ovoide, con numerosas estrías longitudinales; posee un epicono redondeado en el ápice y el hipocono es alargado e irregular; presenta un *cingulum* moderadamente excavado y ligeramente desplazado además de un *sulcus* moderadamente excavado con intrusión hacia el ápice del epicono.



Figs. 21 y 22. *G. gracile* en ML y esquema

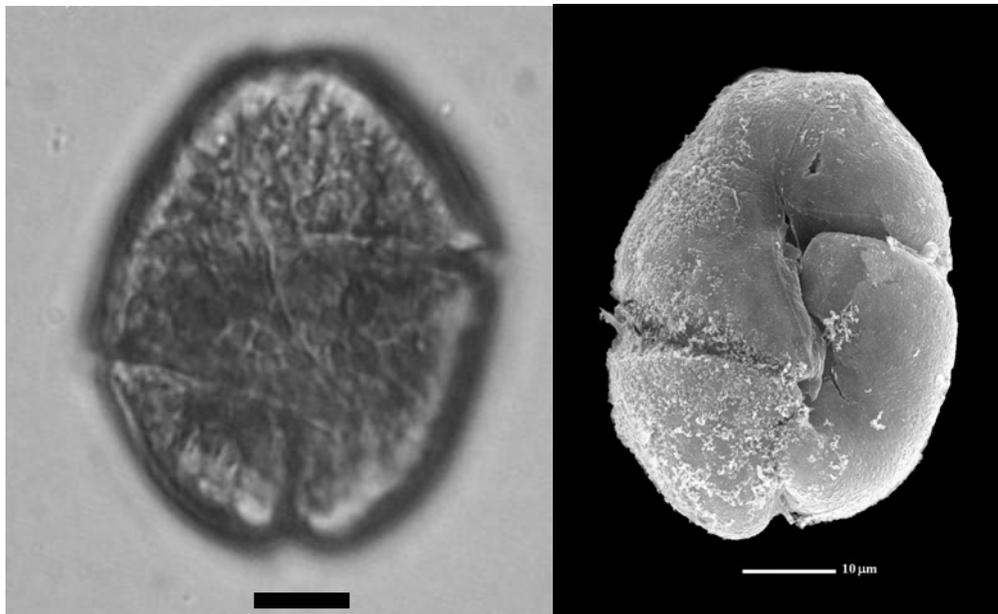
**Distribución mundial:** Oceánica. EE.UU.; España; Francia; Inglaterra; Mar Báltico; México.

**Distribución local:** Bahía de La Paz, BCS.\* (GDC).

**Especie:** *Gymnodinium instriatum* Freudenthal et Lee 1963

**Referencias:** Steidinger & Tangen 1997 pp. 393, 452 Plates 1 19.

Célula solitaria de forma romboide-hexagonal, ligeramente redondeada de 50  $\mu\text{m}$  de longitud, 30-38  $\mu\text{m}$  de ancho, con epicono de forma trapezoidal y ligeramente recta en el ápice, ensanchándose hacia el hipocono y alcanzando su máximo ensanchamiento adyacente a la región intercingular; el *cingulum* es amplio y profundamente excavado, con intrusión ascendente en el hipocono, el desplazamiento del mismo es considerable y equivale alrededor de la mitad del ancho de la célula con una forma de "Z" invertida muy característica. Posee un núcleo localizado en el ápice de la célula, numerosos cloroplastos discoidales de color marrón y un estigma de color rojo.



Figs. 23 y 24. *G. instriatum* en ML (vivo) y MEB (preservado con GTA-OsO<sub>4</sub>)

**Distribución mundial:** Aguas templadas y tropicales, estuarinas y neríticas. Cosmopolita: Corea; EE. UU.; México.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM); Bahía de La Paz (GDC).

**Especie:** *Gymnodinium rhomboides* Schütt 1895

**Referencias:** Kofoed & Swezy 1921 p. 249 Fig. Y- 15; Schiller 1933 p. 406 Figs. 426a-c.

Célula solitaria, de 30-40  $\mu\text{m}$  de largo y 20  $\mu\text{m}$  de ancho, de forma bi-cónica y simétrica, más amplia en la región intercingular y con forma ahusada hacia el ápice y antápice, respectivamente. Posee un *cingulum* ecuatorial sin desplazamiento aparente. Presenta numerosas estriaciones longitudinales finas.

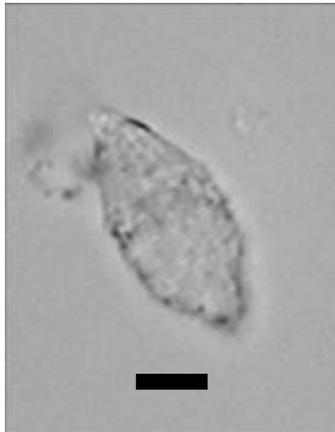


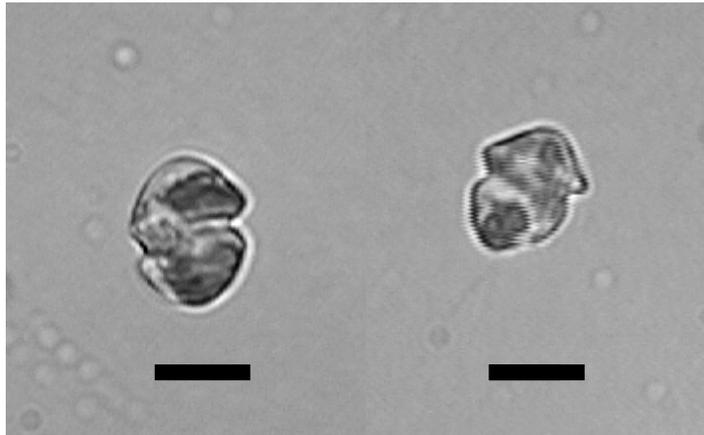
Fig. 25. *G. rhomboides* en ML preservado con lugol.

**Distribución mundial:** Atlántico Norte; Mediterráneo; Inglaterra; México.

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM.

*Gymnodinium* sp. 1

Célula solitaria, de forma bilobulada a bicónica, de 20  $\mu\text{m}$  de largo y 15  $\mu\text{m}$  de ancho. Presenta un epicono cónico, redondeado en el ápice y un hipocono sub-hemisférico. Posee un *cingulum* fuertemente excavado que constriñe y divide la célula en dos regiones definidas. Presenta un núcleo sub-central y cloroplastos de forma redondeada color verde.



Figs. 26 y 27. *Gymnodinium* sp. en ML (vivo).

**Distribución local:** Acapulco, Gro (PTM).

**Notas:** Estos ejemplares son similares a *Gymnodinium chlorophorum* en talla, forma, coloración y formación de cúmulos en poblaciones densas (condiciones de cultivo) sin embargo, no fue posible observar el canal apical característico de la especie.

### *Gymnodinium* sp. 2

Célula solitaria de forma bicónica, de alrededor de 32  $\mu\text{m}$  de largo y 20  $\mu\text{m}$  de ancho. Tanto el epicono como el hipocono son de forma cónica, ligeramente redondeados en el ápice y antápice respectivamente. Presenta un *cingulum* ecuatorial fuertemente excavado, que constriñe la célula y que divide la célula en dos regiones claramente definidas. Presenta un núcleo sub-central y numerosos cloroplastos redondeados de color amarillo-verdoso concentrados en su mayoría en el epicono. La superficie de la célula se observa ligeramente rugosa como consecuencia de los patrones corticales del anfiesma.

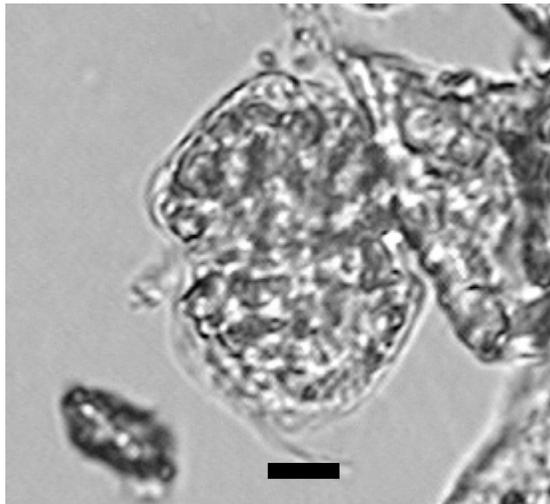


Fig. 28. *Gymnodinium* sp. preservado con GTA

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM.

**Notas:** Esta especie es ligeramente similar en talla y forma a *Gymnodinium austriacum*, pero difiere en la presencia de cloroplastos.

### *Gymnodinium* sp. 3

Célula solitaria, de forma ovalada, de 25  $\mu\text{m}$  de largo y 18  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un epicono sub-esférico que abarca alrededor de 1/3 de la longitud total de la célula (1/3 LT) y en cuyo ápice se localiza un canal apical en forma de herradura. Posee un *cingulum* excavado, descendente y desplazado 1/8 LT que separa el epicono del hipocono; este último es de forma alargada y ligeramente recta en el antápice; posee un *sulcus* moderadamente excavado con una intrusión sulcal en el epicono del alrededor de 1/5 LT.

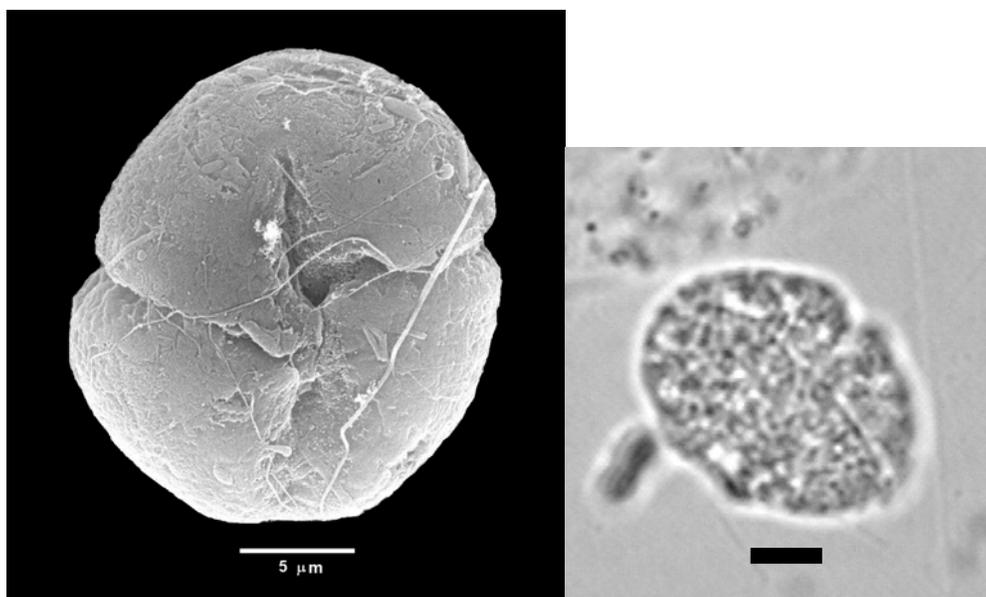


Fig. 29 y 30. *Gymnodinium* sp. en MEB, preservado con GTA.

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM\* (PTM).

**Notas:** El canal apical en forma de herradura (Fig. 29) es característico del género *Gymnodinium*. Morfológicamente las especies más cercanas son *G. ostenfeldii* y *G. paulsenii*, pero en ambos casos difieren considerablemente la forma, talla además de la ausencia de cloroplastos en el ejemplar ilustrado.

**Género:** *Gyrodinium* Kofoid et Swezy 1921 emend. G. Hansen et Moestrup 2000

**Especie:** *Gyrodinium citrinum* Kofoid 1931

**Referencias:** Schiller 1933 p. 451 Fig. 480.

Célula solitaria, de forma sub-elíptica a ovoide, entre 40-50  $\mu\text{m}$  de longitud y 20-25  $\mu\text{m}$  de ancho, el epicono es ligeramente agudo en el ápice, en tanto que el hipocono se observa ligeramente recto en el antápice. Posee un *cingulum* descendente muy desplazado ( $> 1/5$  LT).



Fig. 31. *G. citrinum* en ML, preservado con lugol.

**Distribución mundial:** Japón\*.

**Distribución local:** Tamaulipas, Veracruz\* (DGM).

**Notas:** Esta especie es muy parecida morfológicamente (en talla y forma) a *Gyrodinium flavescens* Kofoid et Swezy (1921) descrita en California (EE. UU.).

**Especie:** *Gyrodinium* cf. *cochlea* Lebour 1925

**Referencias:** Schiller 1933 p. 452 Fig. 481.

Célula solitaria, de forma semi-elíptica, de alrededor de 20  $\mu\text{m}$  de largo y 12  $\mu\text{m}$  de ancho. Presenta un *cingulum* fuertemente excavado, desplazado más de un cuarto de la longitud total de la célula (1/4 LT); posee un *sulcus* fuertemente excavado, con intrusión abierta en el epicono, este último es ligeramente agudo en el ápice. El hipocono es de forma semi-elíptica con un proceso lobulado en el antápice. Presenta numerosas estriaciones superficiales.

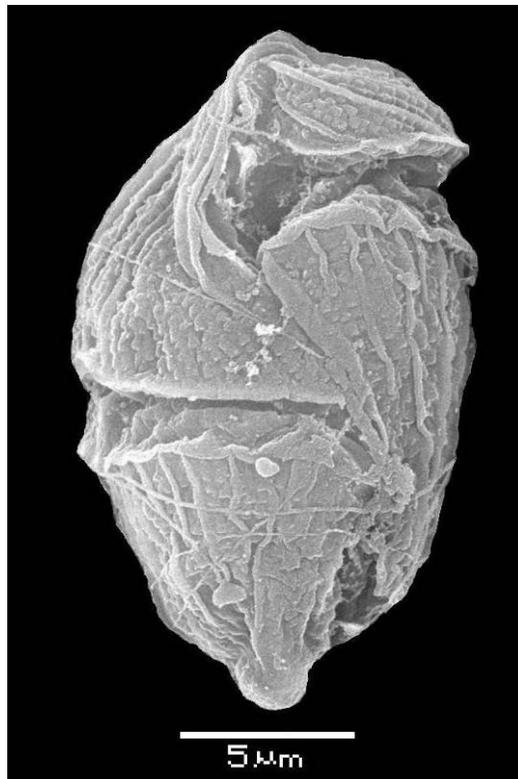


Fig. 32. *G. cochlea* en MEB, preservado con GTA.

**Distribución mundial:** Inglaterra\*.

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM\*

**Notas:** El presente ejemplar difiere ligeramente del descrito por Lebour (1925) ya que tiene aproximadamente la mitad de la talla, con respecto a la descripción original (~50  $\mu\text{m}$ ).

**Especie:** *Gyrodinium falcatum* Kofoid et Swezy 1921

**Sinónimo:** *Pseliodinium vaubanii* Sournia 1972

**Referencias:** Kofoid & Swezy 1921 p. 229 Fig. CC-11; Schiller 1933 p. 460 Fig. 490a-b; Gómez 2007 pp. 176 180 Figs. 16-19.

Célula solitaria, de forma variable, de 60  $\mu\text{m}$  de largo y 20  $\mu\text{m}$  de ancho. Tanto el epicono como el hipocono pueden ser de forma cónica en algunos ejemplares, en otros, dichas estructuras pueden ser alargadas. Las células extendidas tienen tanto el hipocono como el epicono ligeramente cónicos alargados y curvados en el ápice y antápice, respectivamente. Posee un núcleo central y numerosos cloroplastos color pardo-amarillo.



Fig. 33. *G. falcatum* en ML preservada con lugol.

**Distribución mundial:** Rara, otros registros del Atlántico Norte; Mediterráneo\*; Japón; México.

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM\* (PTM).

**Especie:** *Gyrodinium fusiforme* Kofoid et Swezy 1921

**Basiónimo:** *Gymnodinium fusus*, Schütt 1895

**Sinónimo:** *Spirodinium fusus* Meunier 1910

**Referencias:** Kofoid & Swezy 1921 pp. 277, 307 Fig. EE-8; Schiller 1933 p. 470 Fig. 500a-e.

Célula solitaria de forma alargada y aguda tanto en el epicono como en el hipocono, entre 60 y 70  $\mu\text{m}$  de longitud y 25-35  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un *cingulum* descendente muy desplazado ( $> 1/5$  LT), algunos individuos presentan estriaciones superficiales.



Fig. 34. *G. fusiforme* en ML, preservado con lugol.

**Distribución mundial:** Mar Mediterráneo; Océano Ártico\*; México.

**Distribución local:** Sánchez-Magallanes, Tabasco, Tampico, Tamaulipas\*, Veracruz. Veracruz (GDM).

**Especie:** *Gyrodinium glaebum* Hulburt 1957

**Referencias:** Hulburt 1957 p. 211 Plate 1 Figs. 17, 18.

Célula solitaria, de forma casi redondeada, de 16  $\mu\text{m}$  de largo y 18  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un epicono hemisférico ligeramente recto hacia el lado derecho, posee un *cingulum* descendente, profundamente excavado que está desplazado alrededor de 1/5 de la longitud total de la célula y que delimita claramente las dos regiones de la célula; el hipocono es similar al epicono pero ligeramente mas ancho, posee también un *sulcus* profundamente excavado y ligeramente sigmoideo, con una intrusión abierta en el epicono.

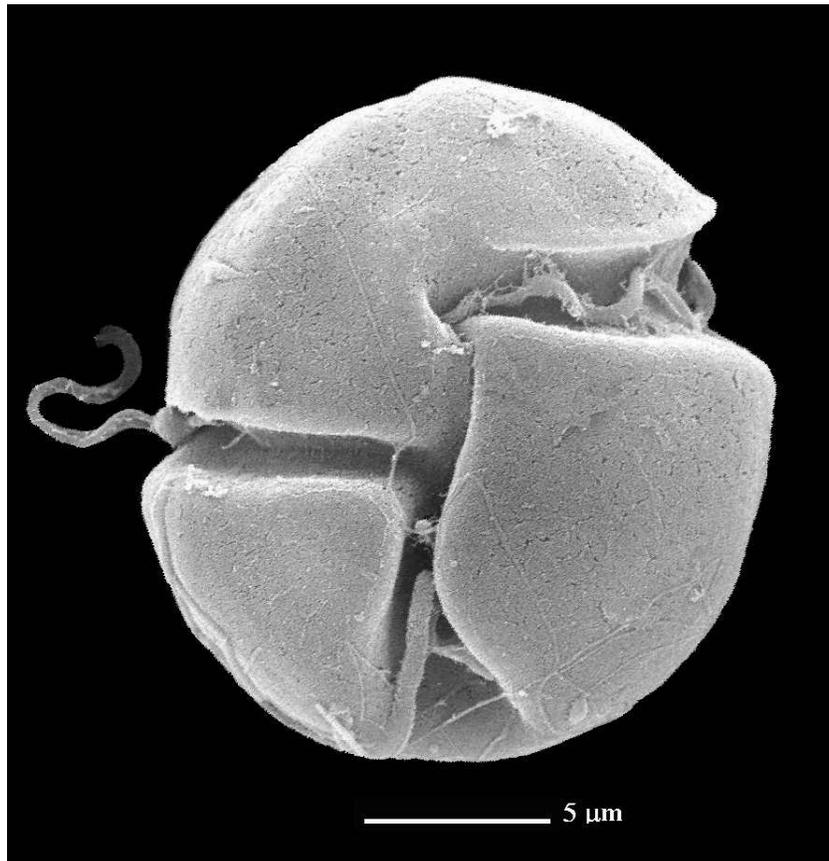


Fig. 35. *G. glaebum* en MEB, preservado con GTA.

**Distribución mundial:** EE. UU.\*

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM\* (PTM).

**Especie:** *Gyrodinium metum* Hulburt 1957

**Referencias:** Hulburt 1957 p. 211, Plate 1 Fig. 11-12.

Célula solitaria, de forma ligeramente pentagonal, de 16  $\mu\text{m}$  largo y 12  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es de forma sub-cónica, ligeramente aguda en el ápice. Presenta un *cingulum* descendente, profundamente excavado y ligeramente desplazado; posee un *sulcus* profundamente excavado en el hipocono, este último es de forma asimétrica como consecuencia del desplazamiento del *cingulum* y ligeramente recto en el antápice.

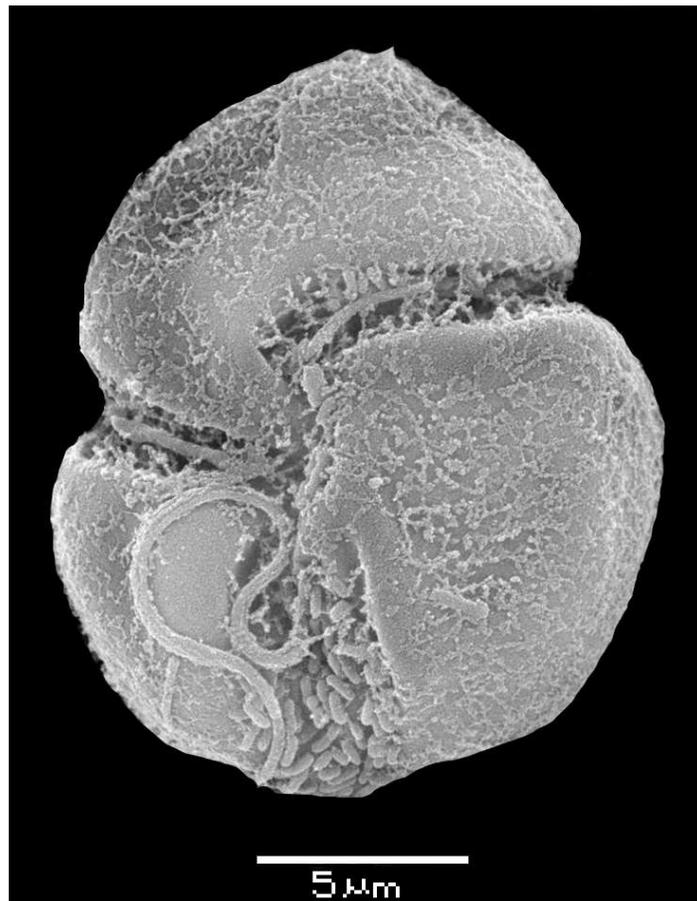


Fig. 36. *G. metum* en MEB, preservado con GTA.

**Distribución mundial:** EE. UU\*.

**Distribución local:** Zona oceánica del PTM\* (PTM).

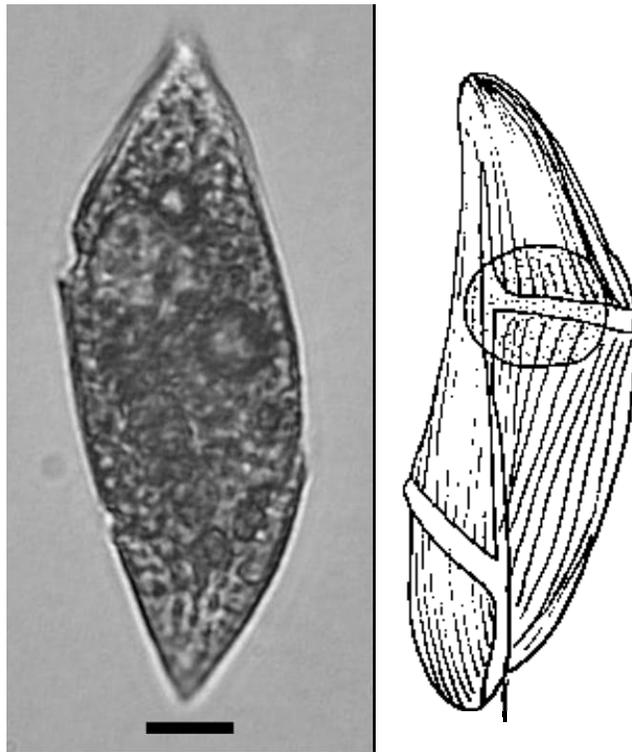
**Especie:** *Gyrodinium spirale* Kofoid et Swezy 1921

**Basiónimo:** *Gymnodinium spirale* Bergh 1881

**Sinónimos:** *Spirodinium spirale* Entz 1884

**Referencias:** Kofoid & Swezy 1921 p. 275 Fig. DD-14, 333; Schiller 1933 p. 498, Fig. 530a-e; Steidinger & Tangen 1997 pp. 453, 454 Plate 20.

Célula solitaria, fusiforme, entre 90-120  $\mu\text{m}$  de longitud y 25-35  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un *cingulum* descendente muy desplazado alrededor de 1/4 de la longitud total de la célula (>1/4 LT); presenta un núcleo adyacente a la región intercingular, numerosas vacuolas y estriaciones superficiales en el anfiesma.



Figs. 37 y 38. *G. spirale* en ML, preservado con lugol y esquema

**Distribución mundial:** Aguas templadas a subtropicales. Cosmopolita: EE. UU.; España; Inglaterra; México.

**Distribución local:** Sánchez-Magallanes, Tabasco, Tampico, Tamaulipas, Veracruz, Veracruz (GDM), Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Especie:** *Gyrodinium* cf. *uncatenum* Hulburt 1957.

**Sinónimos:** *Gymnodinium uncatenum*

**Referencias:** Hulburt 1957 p. 210 Plate 4, F.1-3; Steidinger & Tangen 1997 pp. 453 Plate 19.

Célula solitaria de forma esférica a irregular, de 40  $\mu\text{m}$  de largo y 30  $\mu\text{m}$  de ancho, posee un *cingulum* ligeramente excavado que separa el hipocono del epicono; este último tiene forma redondeada, el hipocono está ligeramente bilobulado a consecuencia de la excavación del *sulcus*. Presenta un núcleo localizado en el epicono y numerosos cloroplastos esféricos de color marrón.

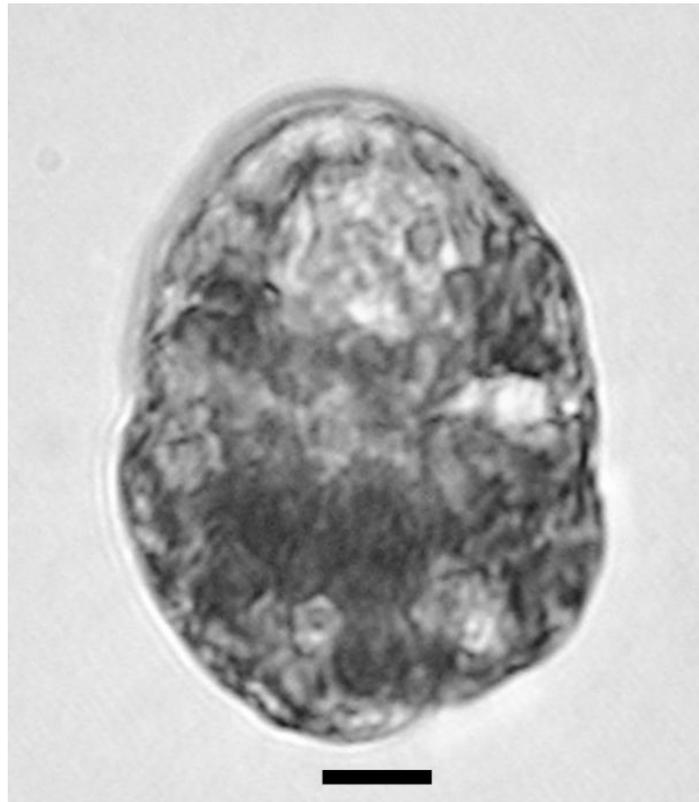


Fig. 39. *G. uncatenum* en ML (vivo)

**Distribución mundial:** Aguas templadas y estuarinas.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Especie:** *Gyrodinium varians* (Wulff) Schiller 1933.

**Sinónimo:** *Spirodinium varians* Wulff 1916

**Referencias:** Schiller 1933 p. 504 Fig. 535.

Célula solitaria, de forma alargada y ahusada hacia sus extremos; posee un *cingulum* ligeramente excavado y desplazado alrededor de 1/3 de la longitud total de la célula (1/3 LT), con tendencia a formar una hendidura en el epicono y otra en el hipocono; estas regiones son fusiformes en el ápice y antápice, respectivamente; presenta un núcleo en la región intercingular y vacuolas en el epicono.



Fig. 40. *G. varians* en ML, preservado con Lugol.

**Distribución mundial:** Océano Ártico\*.

**Distribución local:** Tampico, Tamaulipas\* (GDM).

**Notas:** Esta especie está considerada dulceacuícola. Su presencia se explica porque se recolectó cerca de la desembocadura del río Pánuco, en una muestra de sub-superficie.

*Gyrodinium* sp.1

Célula solitaria de forma semi-elíptica (oval), de 24  $\mu\text{m}$  de largo y 17  $\mu\text{m}$  de ancho; posee un epicono estriado, de forma cónica en el ápice, separado del hipocono por un *cingulum* descendente que está moderadamente excavado y ligeramente desplazado; posee también un *sulcus* ligeramente excavado y que trunca levemente el hipocono en dos secciones. Presenta varios cloroplastos de forma alargada y ligeramente sigmoidea de color amarillo-verdoso concentrados en su mayoría en el hipocono.



Figs. 41-43. *Gyrodinium* sp. en ML (vivo) y esquema

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Notas:** El ejemplar de las Figs. 41 y 42 presenta una morfología similar a *Gyrodinium impendans* Larsen 1992, pero con estriaciones superficiales y un *cingulum* con morfología distinta.

**Familia:** *Kareniaceae* Bergholtz *et al.* 2005

**Género:** *Karenia* G. Hansen *et* Moestrup 2000

**Especie:** *Karenia bicuneiformis* Botes, Sym *et* Pitcher 2003.

**Sinónimo:** *Karenia bidigitata* Haywood *et al.* 2004

**Referencias:** Botes *et al.* 2003 p. 566 Figs. 10-19; Haywood *et al.* 2004 pp.172, 173 Fig. 5.

Célula solitaria de forma romboide de 20  $\mu\text{m}$  de longitud y 20-25  $\mu\text{m}$  de ancho, extremadamente aplanada dorsoventralmente. El epicono es de forma cónica, ligeramente redondeada en el ápice; en este ultimo posee un canal apical recto. Presenta un *cingulum* excavado que divide la célula en dos regiones definidas, además, posee un *sulcus* excavado que separa fuertemente el hipocono en dos extensiones antapicales prominentes, ligeramente asimétricas, a manera de dos pequeños conos. Presenta un núcleo de forma redonda localizado en el hipocono y numerosos cloroplastos de forma irregular y color verdoso.

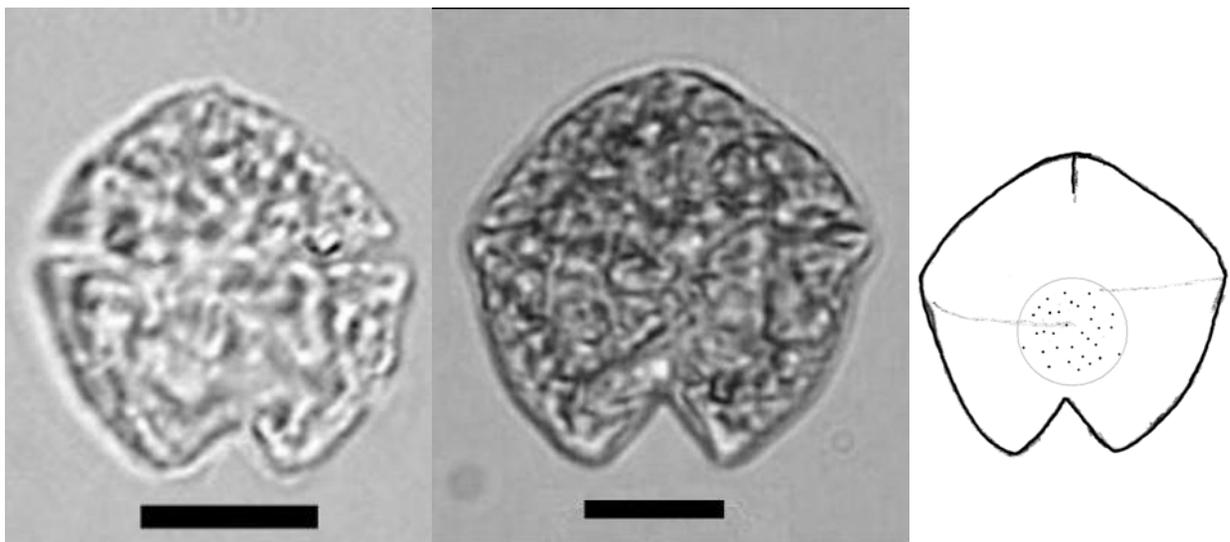


Fig. 44-46. *K. bicuneiformis* en ML (viva deteriorada), preservada con Lugol y esquema

**Distribución mundial:** Nueva Zelanda\*, Sudáfrica.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* y Costa de Guerrero (PTM).

**Notas:** *Karenia bicuneiformis* es una especie tóxica, planctónica, marina. Su distribución es poco conocida y está cercanamente relacionada con otras especies de *Karenia*, pero es característica de este género por presentar los dos lóbulos cónicos del hipocono. Para la identificación de esta especie resultan importantes también las excavaciones del *cingulum* y del *sulcus* y la posición del núcleo. Aunque la toxicidad de *K. bicuneiformis* está poco caracterizada, se ha demostrado que produce de 50-110 pg mL<sup>-1</sup> de brevetoxinas B1 y B2 detectadas en monocultivos mediante la prueba ELISA (Haywood *et al.* 2004); se trata de compuestos poliéter cíclicos liposolubles, estables al calor y a los ácidos; son las únicas moléculas conocidas que activan los canales de sodio sensibles al voltaje en mamíferos, a través de la interacción específica con el sitio 5 de la sub-unidad alfa del canal Na<sup>+</sup> que conducen a su activación al potencial normal de reposo (Dechraoui *et al.* 1999; Naar *et al.* 2007), causando los efectos tóxicos o brevetoxicosis.

Estas toxinas se bioacumulan en organismos de todos los niveles tróficos por transferencia dietaria (Naar *et al.* 2007) y pueden afectar severamente tanto a la fauna marina como a humanos que hayan consumido mariscos contaminados, causando casos severos de envenenamiento neurotóxico (Halstead 1978; Steidinger 1993). Aunque los niveles no se consideran peligrosos para la salud humana, lo son para la fauna marina que es susceptible de brevetoxicosis (Naar *et al.* 2007).

En el presente estudio esta especie fue encontrada formando parte de proliferaciones en Colima.

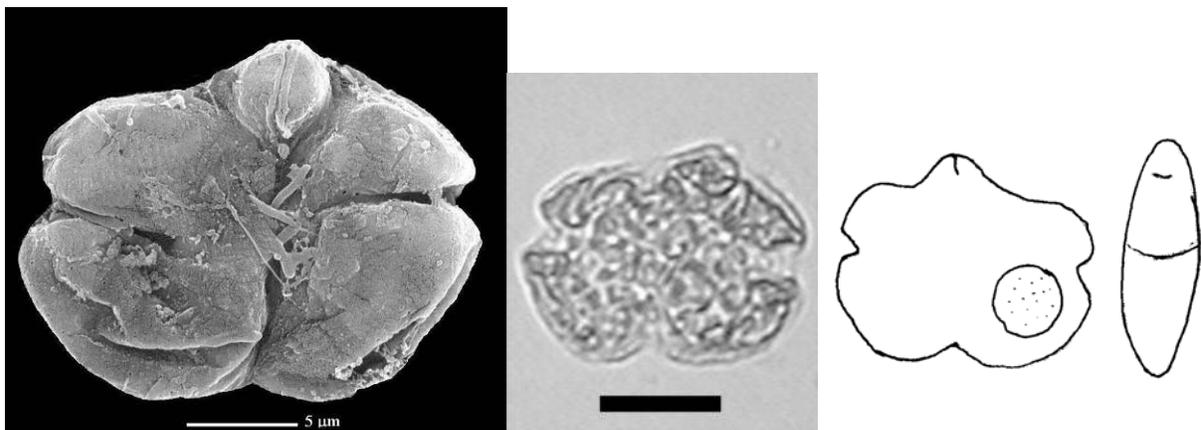
**Especie:** *Karenia brevis* (Davis) G. Hansen et Moestrup 2000

**Basiónimo:** *Gymnodinium breve* Davis 1948

**Sinónimo:** *Ptycodischus brevis* (Davis) Steidinger 1979

**Referencias:** Steidinger & Tangen 1997 p. 447 Plate 18; Haywood *et al.* 2004 p. 168 Fig. 1a-b; Steidinger *et al.* 2008 p. 273 Fig. 1.

Célula solitaria, de forma elipsoide, entre 16-25  $\mu\text{m}$  de longitud y 18-21  $\mu\text{m}$  de ancho (aproximadamente la misma proporción), fuertemente aplanada dorsoventralmente. Posee un epicono de forma sub-cónica en el ápice, con una carina apical prominente en cuya superficie se observa un canal apical que mide alrededor de 1/5 LT y que se extiende hacia la parte dorsal de la misma. El hipocono tiene forma bilobulada en el antápice como consecuencia de la excavación del *sulcus*. Presenta un *cingulum* descendente moderadamente excavado y ligeramente desplazado (1/5 LT); de igual forma posee un *sulcus* moderadamente excavado con inserción abierta en el epicono. Posee un núcleo redondo, localizado en la parte inferior izquierda del hipocono. Presenta numerosos cloroplastos de forma irregular de color verdoso distribuidos de manera irregular en toda la célula, concentrados mayoritariamente en la periferia de las mismas.



Figs. 47-49. *K. brevis* en ML y MEB, preservada con lugol y esquema en vista ventral y lateral

**Distribución mundial:** Aguas oceánicas a estuarinas, de templadas cálidas a tropicales. Distribución limitada al Golfo de México: Estrecho de Florida\*, Corriente del Golfo, Aguas costeras de Carolina del Norte y Sur; Trinidad y Tobago; Jamaica.

**Distribución local:** Tampico, Tamaulipas y Sánchez-Magallanes, Tabasco\* (GDM).

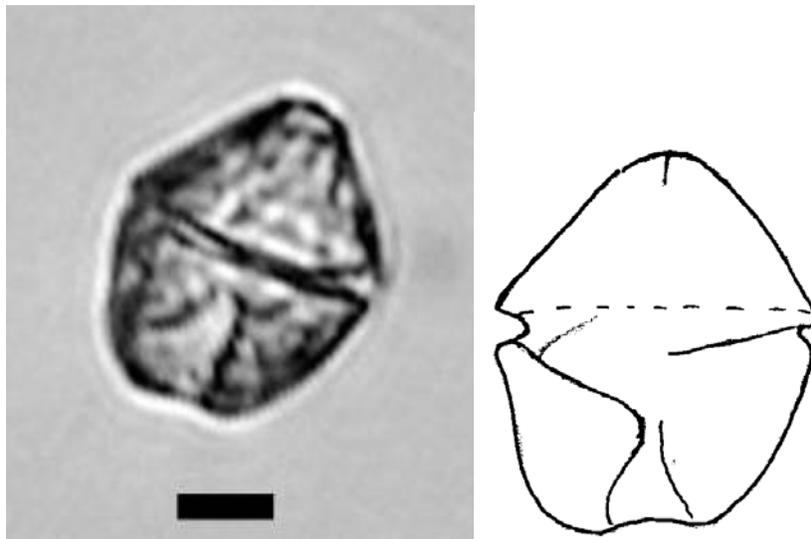
**Notas:** *Karenia brevis* es una especie tóxica, planctónica, marina, que habita principalmente ambientes neríticos a oceánicos. Su área de distribución esta limitada al Golfo de México y se tienen registros esporádicos en el Atlántico colindante. Se le encuentra a través de la columna de agua hasta 50 m de profundidad y puede formar proliferaciones densas (Steidinger *et al.* 2008). Cuando se le observa en vivo, las células de *K. brevis* nadan en la forma característica de “hoja cayendo”.

Esta especie provoca frecuentemente proliferaciones algales nocivas en el norte del Golfo de México, que son responsables de mortandades masivas de fauna marina debido a que produce potentes neurotoxinas (brevetoxinas liposolubles) que tienen la capacidad de bioacumularse en los organismos y biomagnificarse a los niveles superiores de las redes tróficas (Naar *et al.* 2007); estas toxinas también afectan a los humanos que entran en contacto con ellas, causando el envenenamiento neurotóxico por consumo de mariscos ó NSP (*Neurotoxic Shellfish Poisoning*) e irritación respiratoria causados por un tóxico en los aerosoles mediados por burbujas (rocío). La formación de cadenas es un fenómeno aislado que ocurre en concentraciones muy densas (alrededor de  $10^8$  células  $L^{-1}$ ). Se han registrado células que se asemejan a *K. brevis* en aguas de Australia, Japón, Europa y Nueva Zelanda, pero no existe confirmación de que se trate de dicha especie (Steidinger *et al.* 2008).

**Especie:** *Karenia concordia* Chang et Ryan 2004

**Referencias:** Chang & Ryan 2004 pp. 553 Fig. 9; Chang et al. 2008 p. 535 Fig. 2.

Célula solitaria, de forma pentagonal, ligeramente aplanada dorsoventralmente de 26  $\mu\text{m}$  de largo y 21  $\mu\text{m}$  de ancho; posee un epicono prominente en forma cónica en cuyo ápice posee un canal apical recto; posee un *cingulum* moderadamente excavado desplazado en forma descendente y un *sulcus* excavado que separa ligeramente el hipocono en dos pequeños lóbulos; presenta intrusión sulcal en el epicono; el *cingulum* se observa en el lado derecho de la célula como consecuencia del desplazamiento del mismo.



Figs. 50-51. *K. concordia* en ML (vivo) y esquema

**Distribución mundial:** Australia; Nueva Zelanda\*.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Notas:** La forma, la talla, el sentido, forma y amplitud del desplazamiento del *cingulum* fueron las características más importantes para la identificación de estos ejemplares. Esta especie se considera tóxica porque se cree que causa NSP e irritación de las vías respiratorias en humanos. La evidencia se basa en observaciones de campo y requieren confirmación mediante monocultivos.

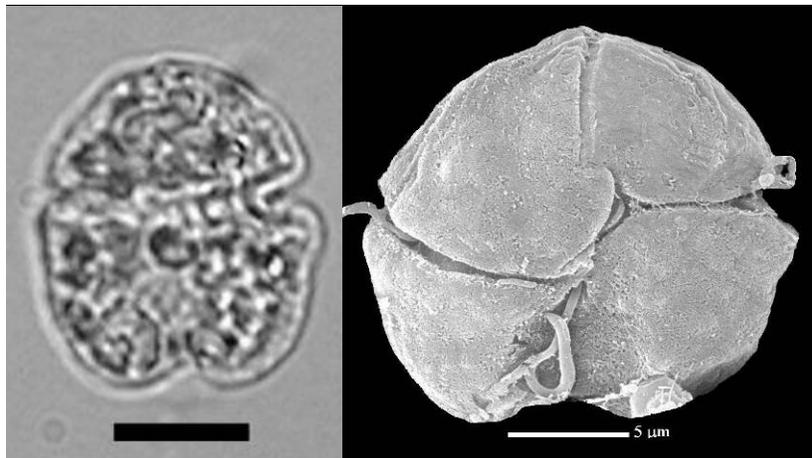
**Especie:** *Karenia mikimotoi* (Miyake et Kominami ex Oda) G. Hansen et Moestrup 2000

**Basiónimo:** *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami ex Oda 1935

**Sinónimo:** *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi 1984

**Referencias:** Steidinger & Tangen 1997 p. 449 Plate 18; Haywood *et al.* 2004 p. 168 Fig. 1c-i.

Célula solitaria, de forma pentagonal a redondeada, de 18-25  $\mu\text{m}$  de largo y de 22-30  $\mu\text{m}$  de ancho, moderadamente aplanada dorsoventralmente; posee un epicono semi-hemisférico, ligeramente redondeado en el ápice, con un canal apical recto en el mismo de alrededor de 1/4 LT. El hipocono es trapezoidal, truncado en dos secciones por el *sulcus*; este último se observa profundamente excavado. Posee un núcleo de forma alargada, localizado verticalmente en la región intercingular izquierda; presenta numerosos cloroplastos de color verdoso distribuidos en toda la célula, además de un *cingulum* ecuatorial, descendente y profundamente excavado. Esta especie presenta una variabilidad morfológica considerable.



Figs. 52-54. *K. mikimotoi* en ML y MEB, preservadas con GTA y esquema

**Distribución mundial:** Aguas neríticas templadas a tropicales. Cosmopolita: Australia, Chile, EE. UU.; Japón\*; México; Nueva Zelanda.

**Distribución local:** Sánchez-Magallanes, Tabasco\* (GDM), Manzanillo, Colima\* y Costa de Guerrero (PTM).

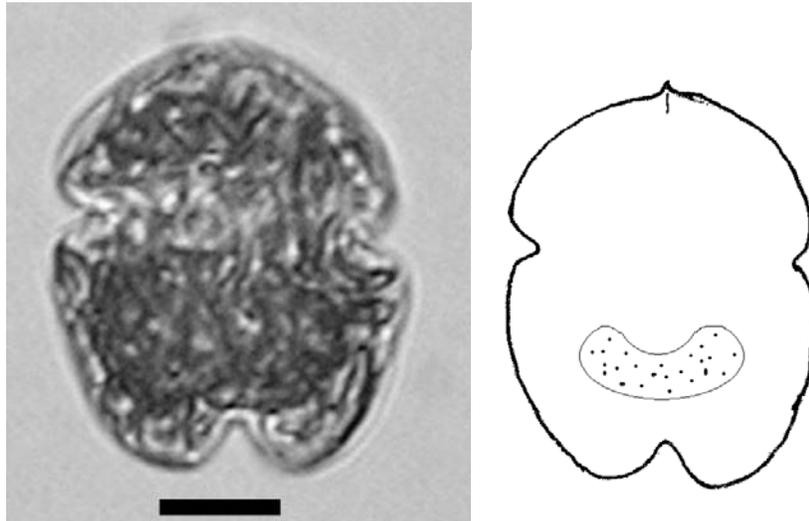
**Notas:** *Karenia mikimotoi* es una especie tóxica, planctónica, marina, que habita usualmente en aguas estratificadas. Se distribuye muy ampliamente y está cercanamente relacionada morfológicamente con otras especies de *Karenia*. Diversos autores coinciden en la similitud morfológica entre *K. mikimotoi* del Pacífico y el *Gyrodinium aureolum* europeo. Hansen *et al.* (2000) realizaron un detallado estudio sobre este tema y concluyeron que todos los aislamientos de *G. aureolum* o de *G. nagasakiense* europeos eran **conespecíficos** con las cepas japonesas de *G. mikimotoi* y que *Gyrodinium aureolum* Hulburt es una especie distinta que ha sido transferida al género *Gymnodinium*. *K. mikimotoi* es similar a *Gymnodinium pulchellum*, que se distingue del primero por su canal apical sigmoideo.

Esta especie es responsable de la muerte de peces y mariscos debido a que produce sustancias hemolíticas e ictiotoxinas. En aguas estratificadas, puede desarrollar proliferaciones subsuperficiales localizadas en la picnoclina (Bjørnsen & Nielsen 1991; Gentien 1998). Esta especie fue encontrada formando parte de proliferaciones en Tabasco y Colima, así como en bajas concentraciones en Guerrero y Oaxaca.

**Especie:** *Karenia selliformis* Haywood, Steidinger et MacKenzie 2004

**Referencias:** Haywood *et al.* 2004 p. 170 Fig. 4a-j.

Célula solitaria de forma redondeada, moderadamente aplanada dorsoventralmente, de 24  $\mu\text{m}$  de largo y 19  $\mu\text{m}$  de ancho; posee un epicono con forma esferoidal en el ápice; en esta misma región posee un canal apical recto; el *cingulum* es moderadamente excavado y el epicono del hipocono; este último es ligeramente asimétrico en el antápice como consecuencia de la discontinuidad de los lóbulos truncados por el *sulcus*, el cual es profundamente excavado. Presenta un núcleo alargado localizado horizontalmente en el hipocono además de numerosos cloroplastos lobulados de color verde-amarillo.



Figs. 55 y 56 *K. selliformis* en ML preservada con lugol y esquema

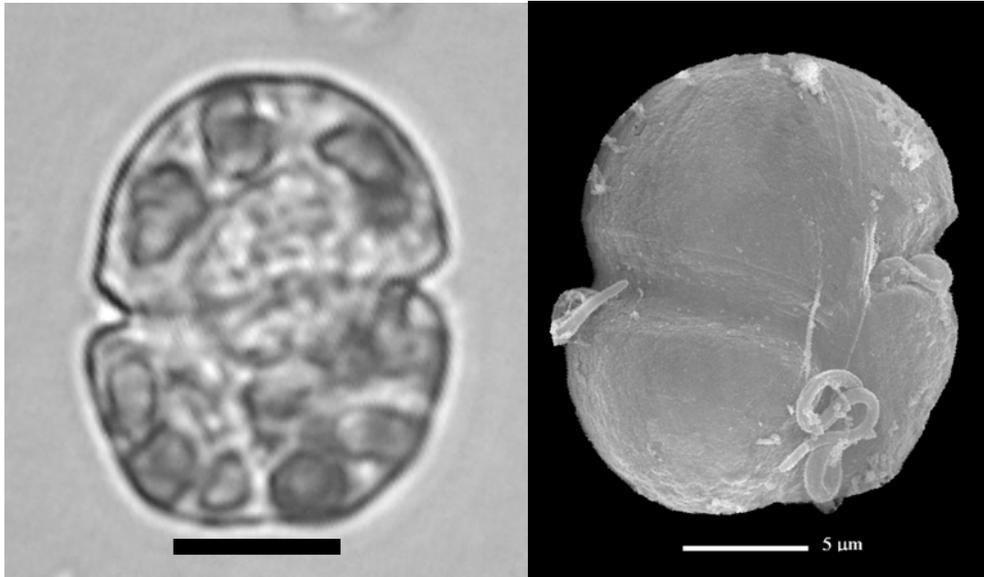
**Distribución mundial:** EE. UU.; Nueva Zelanda\*

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Notas:** *K. selliformis* es una especie tóxica que produce de 50-110  $\text{pg mL}^{-1}$  de brevetoxinas detectadas en monocultivos mediante la prueba ELISA (Haywood *et al.* 2004). En el presente estudio se le encontró formando parte de proliferaciones en Colima.

*Karenia* sp. 1

Célula solitaria, con forma elipsoide, casi redondeada, entre 18-21  $\mu\text{m}$  de longitud y 14-16  $\mu\text{m}$  de ancho, presenta en el ápice del epicono un canal apical recto de 6  $\mu\text{m}$  alrededor de 1/3 LT, un canal sulcal de 9  $\mu\text{m}$  también recto (1/4 LT) con intrusión en el epicono (1/10 LT) el *cingulum* es moderadamente excavado, desplazado 1/8 LT, el epicono es redondeado a diferencia del hipocono que se observa ligeramente recto en el antápice. Posee un núcleo redondo localizado en la región central (hacia el epicono) y numerosos cloroplastos multilobulados color verde (> 10).



Figs. 57 y 58. *Karenia* sp.1 en MEB preservada con GTA-OsO<sub>4</sub> y en ML (vivo)

**Distribución local:** Manzanillo, Colima (PTM).

Notas: Esta especie presenta características intermedias entre *Karenia longicanalis* y *K. umbella* (ver discusión).

*Karenia* sp. 2

**Referencia:** Steidinger *et al.* 2008.

Célula solitaria, con forma elipsoide, de 20  $\mu\text{m}$  de largo y 40  $\mu\text{m}$  de ancho, fuertemente aplanada dorsoventralmente. Posee un epicono con forma “de sombrero”, cónico en el ápice con una carina apical muy prominente en cuya superficie se observa un canal apical recto que se extiende hacia la parte dorsal de la célula; posee un *cingulum* moderadamente excavado y ligeramente desplazado ( $<1/5$  LT); de igual forma posee un *sulcus* moderadamente excavado. El hipocono es de tamaño mayor abarcando la mayor proporción de la célula, tiene forma bilobulada en el antápice como consecuencia de la excavación del *sulcus*. Presenta un núcleo localizado en la región intercingular de la célula con una mayor porción en el lado izquierdo del hipocono, posee cloroplastos localizados irregularmente en la célula.

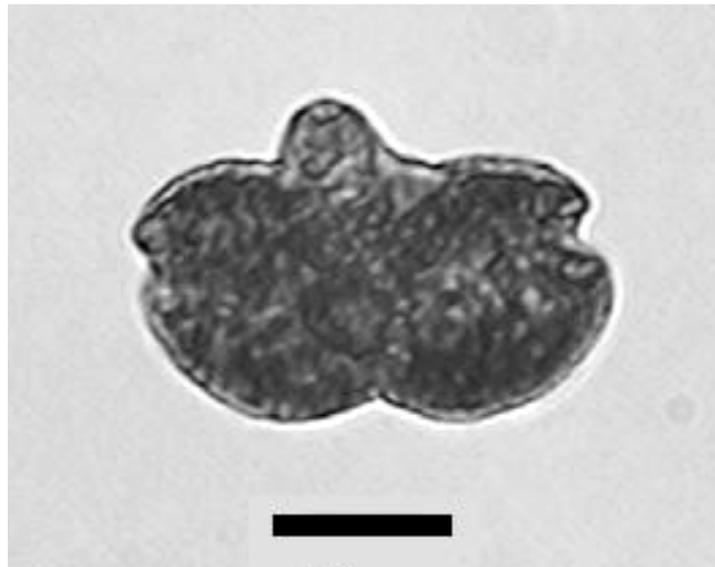


Fig. 59. *Karenia* sp.2 en ML, preservada con lugol.

**Distribución local:** Sánchez-Magallanes, Tab. (GDM)\*.

**Notas:** Este ejemplar corresponde con el descrito en Steidinger *et al.* 2008; los mismos autores mencionan el término “forma de sombrero mexicano” para describirlo.

*Karenia* sp. 3

Célula solitaria, de forma ligeramente bilobulada, de 22-25  $\mu\text{m}$  de largo y de 16-18  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es de forma hemisférica, con una carina apical poco prominente en cuyo ápice presenta un canal apical recto. El hipocono es hemisférico, redondeado en el antápice. Posee un *cingulum* ecuatorial, descendente y excavado que constriñe la célula y la divide en dos regiones definidas. Presenta un núcleo central y numerosos cloroplastos parietales, con forma de gota y de color verde-amarillo.

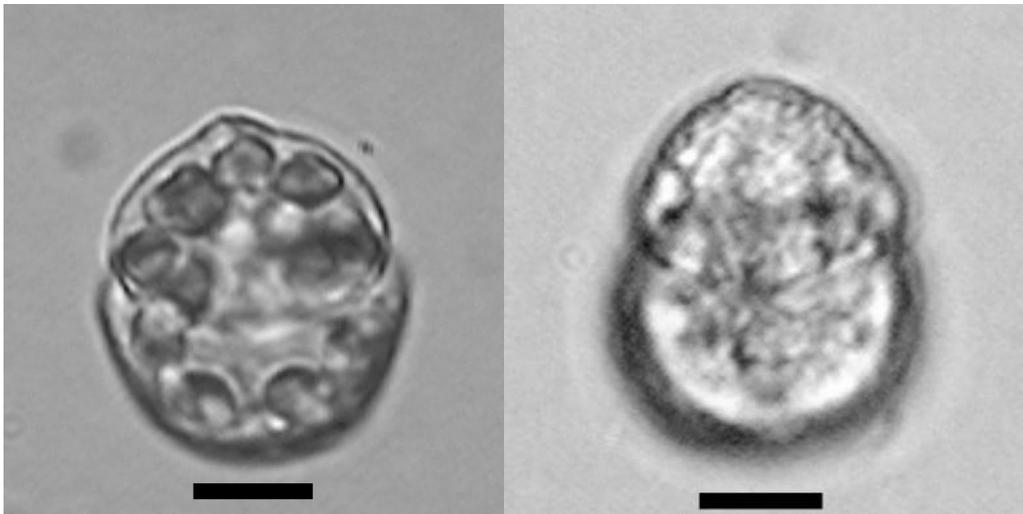


Fig. 60 y 61. *Karenia* sp.3 en ML en vivo

**Distribución local:** Manzanillo, Col\* (PTM).

**Notas:** El canal apical ilustrado en la Fig. 60 es característico del género *Karenia*. El ejemplar ilustrado presenta una pequeña protuberancia o carina apical pero que no se presenta en todas las demás especies descritas (Anexo V).

*Karenia* sp. 4

Célula solitaria, de forma ligeramente circular, extremadamente aplanada dorsoventralmente, de 25  $\mu\text{m}$  de largo y 35-40  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es semi-hemisférico, redondeado en el ápice, con un canal apical recto en esta región. El hipocono es ligeramente asimétrico, con el lóbulo izquierdo ligeramente más grande que el derecho. Presenta un *cingulum* fuertemente excavado que constriñe la célula y la divide en dos regiones claramente definidas. De igual forma, el *sulcus* está extremadamente excavado y trunca el hipocono en dos lóbulos prominentes semi-cónicos. Posee un núcleo redondo localizado en el lado izquierdo del hipocono y numerosos cloroplastos discoidales color oliváceo.

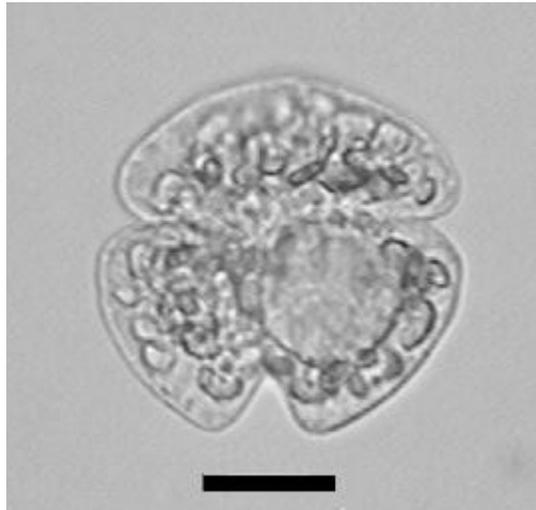


Fig. 62. *Karenia* sp.4 en ML, preservada con lugol.

**Distribución local:** Sánchez-Magallanes, Tab. (GDM).

**Notas:** La morfología de ésta especie es similar a *Karenia selliformis*, pero difiere en los lóbulos del hipocono, en la forma y posición del núcleo.

*Karenia* sp. 5

Célula solitaria, de forma ligeramente redondeada, de 25  $\mu\text{m}$  tanto de largo como de ancho. Presenta un epicono de forma hemisférica. El hipocono es de forma ligeramente bilobulada como consecuencia de la excavación del *sulcus*. Posee un *cingulum* descendente, profundamente excavado y ligeramente desplazado, además de un *sulcus* excavado. Presenta un núcleo redondo localizado en lado izquierdo del hipocono y numerosos cloroplastos de color verde-amarillo.

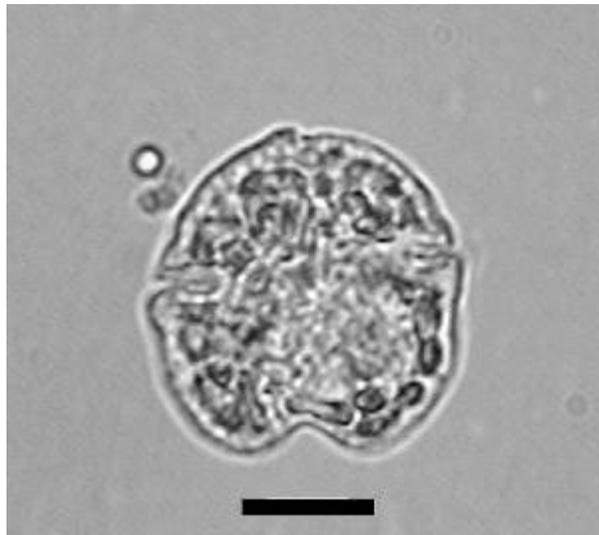


Fig. 63. *Karenia* sp.5 en ML, preservada con GTA.

**Distribución local:** Costa de Guerrero\*(PTM).

**Notas:** El ejemplar ilustrado presenta características similares a algunas células de *Karenia mikimotoi*, pero difiere en la forma y posición del núcleo (Anexo V).

**Género:** *Karlodinium* J. Larsen 2000

**Especie:** *Karlodinium ballantinum* de Salas 2008

**Referencias:** de Salas *et al.* 2008 p. 247 Fig. 5 E-G; Siano *et al.* 2009

Célula solitaria, de 12-15  $\mu\text{m}$  de largo y alrededor de 10-13  $\mu\text{m}$  de ancho, de forma bilobulada; el epicono es de forma esférica en cuyo ápice presenta un canal apical recto ligeramente angulado hacia el lado derecho de la célula, el epicono es ligeramente mas pequeño que el hipocono. Posee un *cingulum* descendente, desplazado alrededor de 1/5 LT. Presenta varios cloroplastos de forma lobulada y de color verde (alrededor de ocho en total, distribuidos irregularmente en toda la célula); posee un hipocono asimétrico, de apariencia bilobulada y ligeramente recta en el antápice. El lado izquierdo del hipocono es un poco más prominente que el derecho. Posee un *sulcus* ligeramente excavado, presenta un núcleo localizado en el centro de la célula.

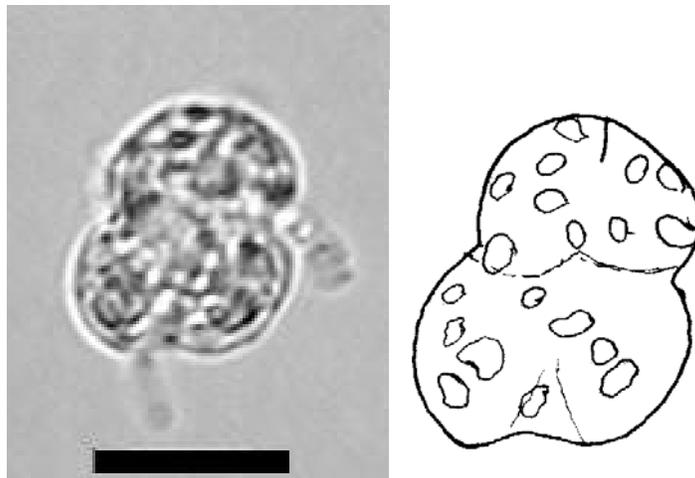


Fig. 64 y 65. *K. ballantinum* en ML, preservado con GTA y esquema

**Distribución mundial:** Australia\*; Mediterráneo.

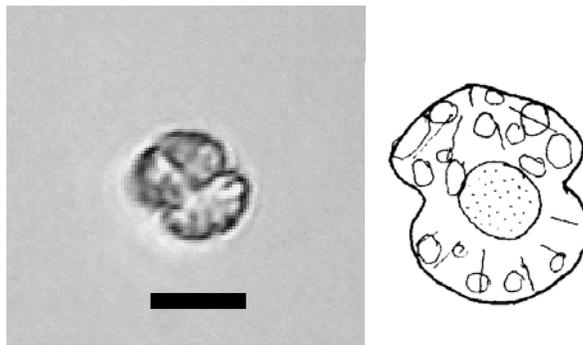
**Distribución local:** Costa de Guerrero (PTM).

**Notas:** La talla, forma, asimetría del hipocono, el número de cloroplastos fueron las características importantes para la identificación de este ejemplar.

**Especie:** *Karlodinium* cf. *corrugatum* de Salas 2008

**Referencias:** de Salas *et al.* 2008 p. 249 Figs. 7, 11D.

Célula solitaria, con forma bilobulada, de alrededor de 15  $\mu\text{m}$  de largo y 10  $\mu\text{m}$  de ancho. Presenta un epicono de forma sub-cónica, ligeramente agudo y cuya superficie se observa ligeramente estriada. El hipocono es similar al epicono en forma, proporciones y estriaciones. Presenta un *cingulum* fuertemente excavado que constriñe la célula en dos regiones claramente definidas. Presenta cloroplastos de color verde localizados en el epicono y un núcleo localizado en el hipocono.



Figs. 66 y 67. *Karlodinium* cf. *corrugatum* en ML (vivo) y esquema

**Distribución mundial:** Polo sur\*, Australia.

**Distribución local:** Pacífico Tropical Mexicano\* (PTM).

**Notas:** El poro ventral característico del género es difícil de observar aun en microscopía electrónica. La diferencia principal con la especie descrita por de Salas (2008) es el área de distribución, ya que esta especie fue descrita con material aislado del Antártico y del sur de Australia, además de la posición del núcleo en el ejemplar ilustrado. De acuerdo con de Salas *et al.* (2008) ésta especie se considera hermana de *K. ballatinum*, por lo que están cercanamente relacionadas y el clado que conforman está relacionado con *K. veneficum*, sin embargo no había sido registrada con anterioridad en latitudes bajas.

**Especie:** *Karlodinium cf. veneficum* (Ballantine) J. Larsen 2000

**Basiónimo:** *Gymnodinium veneficum* Ballantine 1956.

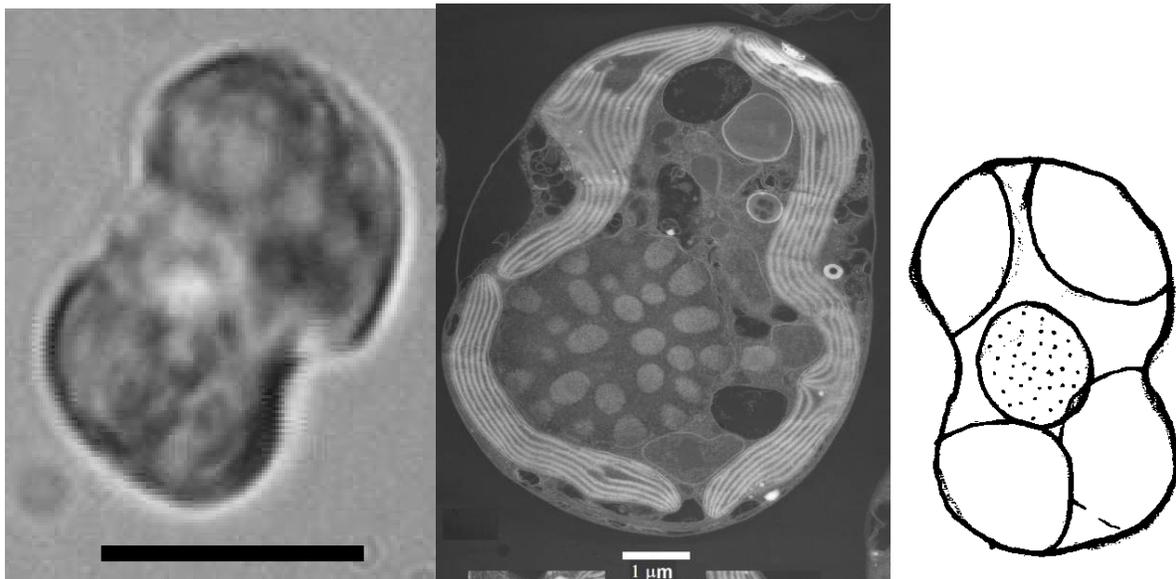
**Sinónimos:** *Gymnodinium galatheanum* Braarud 1957

*Karlodinium micrum* (Leadbeater et Dodge ) J. Larsen 2000

*Woloszynskia micra* Leadbeater et Dodge 1966

**Referencias:** Bergholtz et al. 2005 p. 184 Fig. 13; de Salas 2008 p. 253 Fig. 11e.

Célula solitaria, de 8-12  $\mu\text{m}$  de largo y alrededor de 8  $\mu\text{m}$  de ancho, de forma bilobulada, con el epicono de forma esférica, ligeramente mas grande que el hipocono, este ultimo tiene "apariencia" bilobulada y ligeramente plana en el antápice; posee un *cingulum* que divide la célula en dos regiones claramente definidas, estas presentan uno o más cloroplastos (usualmente dos o uno grande bilobulado) de forma alargada-bilobulada color marrón con un estigma color naranja; presenta un núcleo localizado en el centro de la célula o en el lado izquierdo del hipocono.



Figs. 68-70. *Karlodinium cf. veneficum* en MET, ML (vivo) y esquema

**Distribución mundial:** Ampliamente distribuida: Australia; EE. UU.; Islas Británicas (Inglaterra)\*, Mar del Norte (Noruega); Mediterráneo (España, Italia); Nueva Zelanda; Sudáfrica.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Notas:** *Karlodinium veneficum* es una especie tóxica, planctónica, marina y de talla pequeña. El área de distribución geográfica es muy amplia y está cercanamente relacionada con otras especies de *Karlodinium*. Diversos autores coinciden en la similitud morfológica de *K. veneficum* con *Gymnodinium estuariale*. Siano *et al.* (2009) mencionan que el número de cloroplastos (dos a cuatro) es un carácter importante para distinguir *K. veneficum* en ML de otras especies congénéricas que están caracterizadas por un número mayor de cloroplastos (Garcés *et al.* 2006). La presencia y la posición del poro ventral podrían apreciarse en ML en algunas células. La toxicidad de *K. veneficum* ha sido documentada para una amplia variedad peces e invertebrados marinos (Abbott & Ballantine 1957; Deeds *et al.* 2002). Una o más toxinas denominadas karlotoxinas (KmTx1 y KmTx2) han sido aisladas de cepas de esta especie: dichas toxinas son poli-hidroxi polienos que incrementan la permeabilidad iónica de las membranas a una gama de pequeños iones y moléculas y que afectan a los peces debido a que dañan los epitelios de las branquias (Deeds *et al.* 2002). Esta especie fue encontrada asociada a proliferaciones en Colima.

*Karlodinium* sp.1

Célula solitaria, de 12-15  $\mu\text{m}$  de largo y alrededor de 10-13  $\mu\text{m}$  de ancho, de forma bilobulada, con el epicono de forma esférica en cuyo ápice presenta un canal apical recto de alrededor de 1/5 de la longitud total de la célula (1/5 LT) ligeramente angulado hacia el lado derecho de la célula, el epicono es ligeramente mas pequeño que el hipocono. Posee un *cingulum* descendente, desplazado alrededor de 1/5 LT que divide la célula en dos regiones claramente definidas, estas últimas presentan varios cloroplastos de forma lobulada y de color verde (alrededor de ocho en total, distribuidos irregularmente en toda la célula); posee un hipocono de apariencia bilobulada y ligeramente recta en el antápice, con un *sulcus* moderadamente excavado (pero que no alcanza a separar la célula en dos secciones); presenta un núcleo localizado en el centro de la célula.

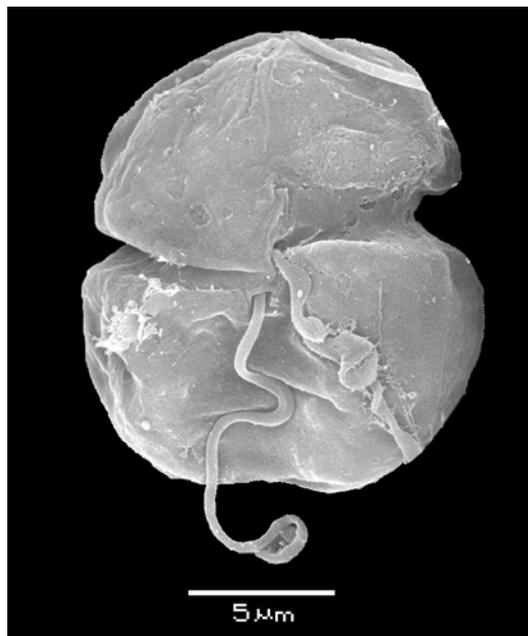


Fig. 71 *Karlodinium* sp. 1 en MEB, preservado con GTA.

**Distribución local:** Guerrero (PTM).

**Notas:** El ejemplar ilustrado carece de poro ventral y la cresta ventral no se aprecia con claridad a causa de la deformación. El canal apical "oblicuo" es un carácter muy particular del género (*Fraga com. pers*).

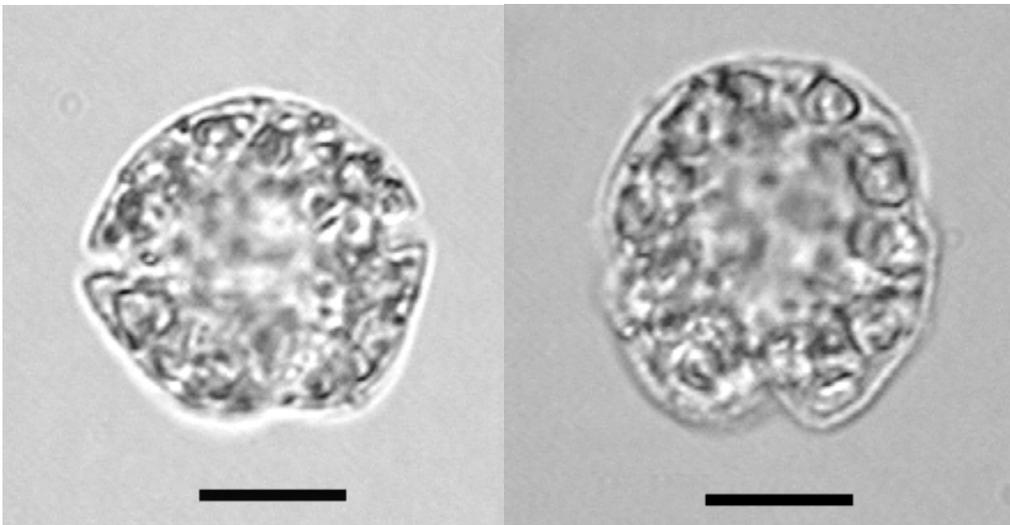
**Género:** *Takayama* de Salas, Bolch, Botes et Hallegraeff 2003

**Especie:** *Takayama cf. pulchella* (Larsen) de Salas, Bolch et Hallegraeff 2003

**Basiónimo:** *Gymnodinium pulchellum* Larsen 1994

**Referencias:** Hansen & Larsen. 1992 p. 76 Fig. 4.33c; de Salas *et al.* 2003 p. 1235, 1245 Fig. 12a; de Salas *et al.* 2008 p. 253 Fig. 10-d

Célula solitaria, de forma esférica, de 24  $\mu\text{m}$  de largo y 21  $\mu\text{m}$  de ancho, presenta un *cingulum* moderadamente excavado que divide la célula en dos secciones: el epicono es redondeado y con un canal apical sigmoideo en el ápice, el hipocono está separado ligeramente por dos pequeños lóbulos en el antápice, este mismo presenta un *sulcus* moderadamente excavado. Posee un núcleo localizado en la zona central-izquierda de la célula y numerosos cloroplastos periféricos con forma de gota y de color dorado-amarillo a verde olivo.



Figs.72 y 73 *Takayama cf. pulchella* en ML (vivo)

**Distribución mundial:** Aguas templadas y tropicales. Ampliamente distribuida: Australia\*; EE. UU.; Japón; Mediterráneo.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima y Zona oceánica del PTM\*

**Notas:** *Takayama pulchella* es una especie nociva, planctónica, marina, de distribución amplia que habita principalmente en aguas templadas y tropicales. Ocasionalmente causa proliferaciones asociadas con mortandades de peces e invertebrados en Japón y Florida y debido a que es responsable de mortandades masivas de peces en Australia se le considera una especie nociva (Larsen 1994). La presencia de esta especie en dos eventos aislados de mortandades de peces sugiere que puede ser ictiotóxica (Steidinger *et al.* 1998). Esta especie fue encontrada formando parte de proliferaciones en Colima y debido a que fue difícil apreciar el canal apical sigmoideo (característico del género), la talla, la forma, color forma y número de cloroplastos fueron caracteres importantes para identificar esta especie.

**Familia: Polykrikaceae Kofoid et Swezy 1921**

**Género:** *Polykrikos* Bütschli 1873

**Especie:** *Polykrikos hartmannii* Zimmermann 1930

**Sinónimo:** *Polykrikos barnegatensis* Martin 1929

**Referencias:** Schiller 1933 p. 548 Fig. 577a-b; Steidinger & Tangen 1997 p. 457 Plate 21; Hoppenrath *et al.* 2010 p. 3 Fig.1a-b, Fig.2a-c.

Célula pseudo-colonial, de alrededor de 80  $\mu\text{m}$  de longitud y 40  $\mu\text{m}$  de ancho. Posee dos células (zooides) semi-diferenciadas morfológicamente: los zooides terminales son ligeramente más pequeños (tanto de longitud como de amplitud), en tanto que los zooides intercalares son mas amplios. Posee dos cingula extremadamente desplazados entre sí y ligeramente desplazados cada uno de ellos. Posee dos núcleos, cada uno localizado en las regiones intercingulares, posee numerosos cloroplastos pequeños de color marrón y vesículas.

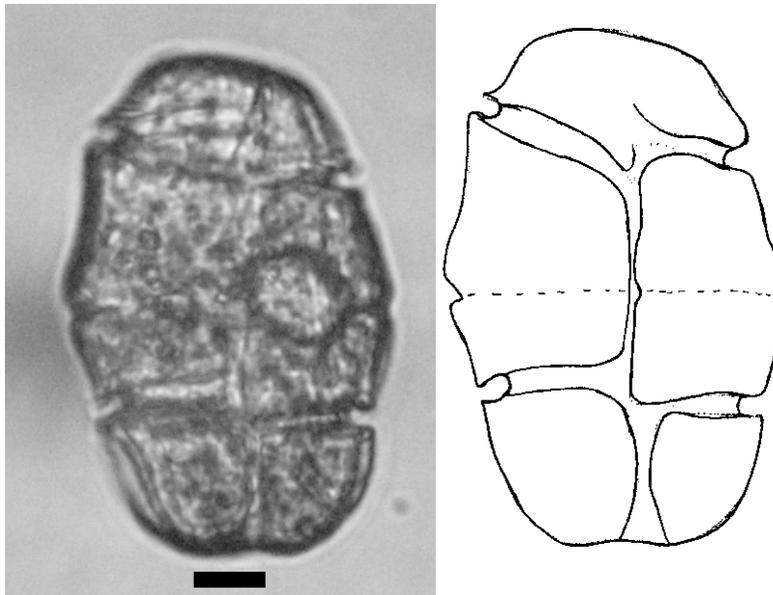


Fig. 74 y 75. *P. hartmannii* en ML (Vivo) y esquemas

**Distribución mundial:** Aguas templadas y tropicales. Cosmopolita: Japón; Mediterráneo; México.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima (PTM).

**Especie:** *Polykrikos schwartzii* Bütschli 1873

**Sinónimo:** *Polykrikos auricularia* Bergh 1881

**Referencias:** Dodge 1982 p. 119 Fig. A; Hansen & Larsen 1992 p. 72 Fig. 4.23a-c; Steidinger & Tangen 1997 p. 394, Plate 2, 458 Plate 21.

Célula pseudo-colonial, de alrededor de 100-120  $\mu\text{m}$  de longitud y 50  $\mu\text{m}$  de ancho. Posee cuatro zooides con un núcleo por cada dos de ellos. Posee cuatro *cingula* ecuatoriales, ligeramente desplazados.

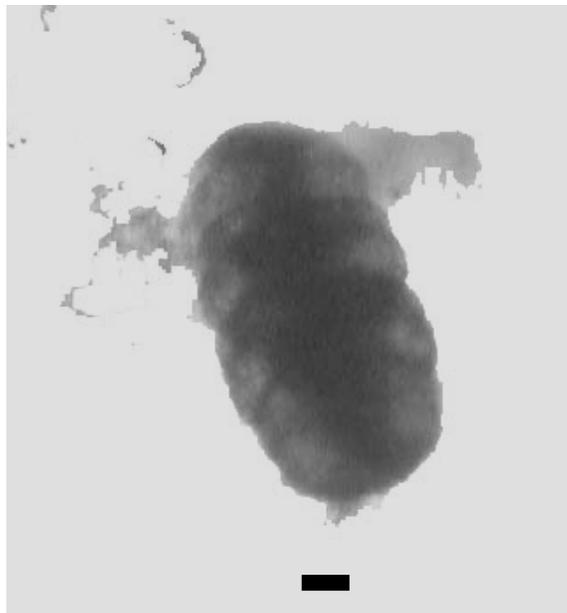


Fig. 76. *P. schwartzii* en ML, preservado con lugol. Escala 20  $\mu\text{m}$

**Distribución mundial:** Aguas templadas a tropicales. Cosmopolita. Atlántico Norte; EE. UU\*; México.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima (PTM); Magallanes, Tab. (GDM)\*

Orden: Noctilucales Haeckel 1894

Familia: **Noctilucaceae** Saville-Kent 1881

Género: *Noctiluca* Suriray ex Lamarck 1816

Especie: *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid 1920

Sinónimos: *Medusa scintillans* Macartney 1810

*Noctiluca miliaris* Suriray ex Lamarck 1816

**Referencias:** Kofoid & Swezy 1921 p. 407 Fig. KK1-6; Taylor 1976 Plate 39, Figs. 478,479; Hansen & Larsen 1992 p. 72 Fig. 4.22a-b.

Célula solitaria, de forma esférica, con numerosas estriaciones superficiales, posee un tentáculo en la región posterior y numerosas vacuolas distribuidas en toda la célula. Carece de *cingulum*, *sulcus* y no hay regionalización de la célula (epicono o hipocono ausentes).

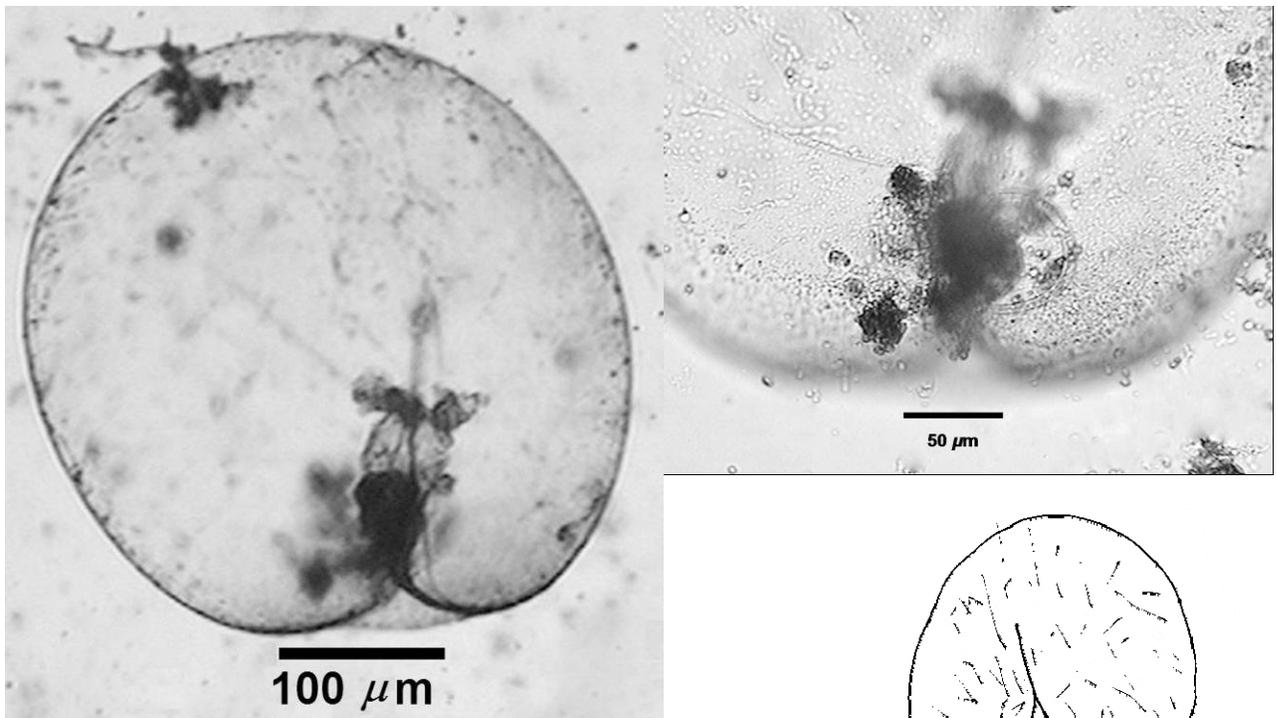


Fig. 77-79. *N. scintillans* en ML (vivo) y esquema

**Distribución mundial:** Aguas neríticas frías y cálidas. Cosmopolita: Australia; Corea; España; EE. UU.; Hong Kong; Inglaterra\*; Japón; México; Nueva Zelanda.

**Distribución local:** Tampico, Tamaulipas; SAV, Veracruz (GDM); Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Notas:** *Noctiluca scintillans* es una especie nociva, planctónica, marina, heterótrofa-fagótrofa, muy distintiva y de gran talla. Se distribuye ampliamente y habita principalmente en zonas costeras y bahías de zonas templadas a subtropicales y a menudo ocasiona proliferaciones alrededor del mundo. Aunque no es una especie tóxica, las proliferaciones de *N. scintillans* pueden afectar la fauna marina y han sido asociadas con mortandades masivas de peces e invertebrados marinos debido a que acumulan niveles de amonio que pueden llegar a ser tóxicos cuando son excretados al ambiente, actuando como el posible mecanismo de las mortandades masivas cuando ocurren proliferaciones densas (Fukuyo *et al.* 1990). Se han registrado proliferaciones nocivas extensas de esta especie en la costa este y oeste de la India, donde han sido asociadas con el decaimiento de las pesquerías (Bhimachar & George 1950). Se le encontró comúnmente formando proliferaciones en Colima y en bajas concentraciones en Tamaulipas y Veracruz.

**Familia: *Protodiniferaceae* Kofoid et Swezy 1921**

**Género: *Pronoctiluca* Fabre-Domergue 1889**

**Especie: *Pronoctiluca pelagica* Fabre-Domergue 1889**

**Sinónimos: *Rhynchomonas marina* Lohmann 1902**

***Pelagorhynchus marinus* Pavillard 1917**

**Referencias:** Schiller 1933 pp. 268 Fig. 258a-i; Taylor 1976 Plate 37, Fig. 426-428.

Célula solitaria, en forma de lágrima, de 12  $\mu\text{m}$  de longitud y 9  $\mu\text{m}$  de amplitud; posee un epicono reducido, estrecho y fusiforme en el ápice; posee también un hipocono mucho más extenso, amplio y redondeado en el antápice a diferencia del epicono. Presenta un núcleo de tamaño considerable (con respecto al tamaño de la célula) alojado en el hipocono. Posee vacuolas así como dos flagelos insertados en el epicono, cerca del ápice.



Fig.80. *P. pelagica* en ML preservada con Lugol.

**Distribución mundial:** Costera y oceánica. Aguas templadas a cálidas. Ampliamente distribuida: Atlántico Norte; Australia; Islas Británicas\*; Japón; Mediterráneo; México.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

**Especie:** *Pronoctiluca spinifera* (Lohmann 1920) Schiller 1933

**Sinónimo:** *Protodinifer tentaculata* Kofoid et Swezy 1921

**Referencias:** Schiller 1933 pp. 270 Fig. 259a-d, Taylor 1976 Plate 37, Fig. 429.

Célula solitaria, de forma ahusada, de 15-30  $\mu\text{m}$  de longitud y 10-15  $\mu\text{m}$  de amplitud; posee un epicono reducido, estrecho y redondeado en el ápice. El hipocono es fusiforme y más largo que ancho, con una espina en el antápice. Presenta un núcleo de tamaño considerable alojado en el hipocono. Posee vacuolas en la región anterior de la célula así como dos flagelos y un tentáculo insertados en dicha región, cercana al ápice.



Fig. 81. *P. spinifera* en ML (vivo).

**Distribución mundial:** Aguas templadas y cálidas. España; México.

**Distribución local:** Manzanillo, Colima\* (PTM).

### Riqueza específica

Se identificaron 45 especies integradas en 11 géneros: *Karenia* (11 especies), *Gyrodinium* (10), *Gymnodinium* (8), *Karlodinium* (4), *Amphidinium* (3), *Cochlodinium* (2), *Polykrikos* (2), *Pronoctiluca* (2), *Akashiwo* (1), *Noctiluca* (1) y *Takayama* (1). La tabla 1 muestra cada zona del área de estudio y las especies observadas en cada una de ellas. La zona 5 que corresponde a la Bahía de Manzanillo muestra la riqueza más alta con 23 especies, le sigue la zona oceánica del Pacífico tropical colindante con el Golfo de Tehuantepec (zona 6) con 21 especies. En contraste, la zona con la riqueza más baja es la Bahía de La Paz y sur del Golfo de California (zona 4) con tres especies; seguida del SAV (zona 2) con 5 especies. Los valores intermedios se obtuvieron en Magallanes, Tabasco (zona 3) y Tampico, Tamaulipas (zona 1) con 7 y 6 especies respectivamente.

Tabla 1. Riqueza y distribución de especies de dinoflagelados atecados de las seis zonas del área de estudio. El asterisco (\*) indica que la especie señalada es un nuevo registro para México.

Especies	Zonas						Distribución
	Z-1	Z-2	Z-3	Z-4	Z-5	Z-6	
<i>Akashiwo sanguinea</i>	X	X	X		X	X	Cosmopolita
<i>Amphidinium</i> cf. <i>flagellans</i> *						X	Templada
<i>Amphidinium globosum</i>						X	Subtropical
<i>Amphidinium</i> sp.1						X	Desconocida
<i>Cochlodinium polykrikoides</i>					X	X	Cosmopolita
<i>Cochlodinium pulchellum</i> *						X	Templada
<i>Gymnodinium catenatum</i>				X	X		Cosmopolita
<i>Gymnodinium coeruleum</i>					X	X	Tropical
<i>Gymnodinium gracile</i>				X			Templada
<i>Gymnodinium instriatum</i>				X	X		Cosmopolita
<i>Gymnodinium rhomboides</i>						X	Templada
<i>Gymnodinium</i> sp.1						X	Desconocida
<i>Gymnodinium</i> sp.2					X	X	Desconocida
<i>Gymnodinium</i> sp.3						X	Desconocida
<i>Gyrodinium citrinum</i> *	X	X					Templada
<i>Gyrodinium</i> cf. <i>cochlea</i> *						X	Templada
<i>Gyrodinium falcatum</i>						X	Templada
<i>Gyrodinium fusiforme</i>	X	X	X				Templada
<i>Gyrodinium glaebum</i> *						X	Templada
<i>Gyrodinium metum</i> *						X	Templada
<i>Gyrodinium spirale</i>	X	X	X		X		Cosmopolita
<i>Gyrodinium uncatenum</i> *					X		Templada
<i>Gyrodinium varians</i> *	X						Polar
<i>Gyrodinium</i> sp.1					X		Desconocida
<i>Karenia bicuneiformis</i> *					X		Subtropical

<i>Karenia brevis</i>			X				Tropical
<i>Karenia concordia</i> *					X		Templada
<i>Karenia mikimotoi</i>			X		X	X	Cosmopolita
<i>Karenia aff. papilionacea</i> *	X				X		Templada
<i>Karenia selliformis</i> *					X		Templada
<i>Karenia sp.1</i>					X		Desconocida
<i>Karenia sp.2</i> *			X				Tropical
<i>Karenia sp.3</i>					X		Desconocida
<i>Karenia sp.4</i>			X				Desconocida
<i>Karenia sp.5</i>						X	Desconocida
<i>Karlodinium ballantinum</i> *						X	Subtropical
<i>Karlodinium cf. corrugatum</i> *						X	Polar
<i>Karlodinium cf. veneficum</i> *					X		Templada
<i>Karlodinium sp.1</i>						X	Desconocida
<i>Noctiluca scintillans</i>	X	X			X		Cosmopolita
<i>Polykrikos hartmanii</i>					X		Templada
<i>Polykrikos cf. schwartzii</i>			X		X		Cosmopolita
<i>Pronoctiluca pelagica</i>					X		Templada
<i>Pronoctiluca spinifera</i>					X		Subtropical
<i>Takayama cf. pulchella</i> *					X	X	Subtropical

Dicha tabla muestra que el género con el mayor número de especies identificadas es *Karenia*, con la especie *Karenia mikimotoi* como la más común registrada en las zonas 3, 5 y 6; seguido del género *Gyrodinium*, con las especies *Gyrodinium fusiforme* y *G. spirale* como las más comunes, observadas en las zonas 1, 2, 3 y 5. Por otra parte, las especies *Gyrodinium citrinum*, *G. fusiforme*, *G. varians*, *Karenia brevis* y *Karenia sp. 2*, se presentaron únicamente en las localidades del Golfo de México. De igual forma, las especies *Amphidinium cf. flagellans*, *A. globosum*, *Cochlodinium polykrikoides*, *C. pulchellum*, *Gymnodinium catenatum*, *G. coeruleum*, *G. instriatum*, *G. rhomboides*, *Gyrodinium cochlea*, *G. falcatum*, *G. glaeum*, *G. metum*, *G. uncatenum*, *Karenia bicuneiformis*, *K. concordia*, *K. selliformis*, *Karlodinium ballantinum*, *K. corrugatum*, *K. veneficum*, *Polykrikos hartmanii*, *Pronoctiluca pelagica*, *P. spinifera* y *Takayama cf. pulchella* se presentaron solamente en las localidades del Pacífico mexicano (Tabla 1).

La revisión global de la distribución de las especies observadas muestra que la mayor parte de ellas se distribuyen en la zona templada (38%), seguida de especies de distribución desconocida o de nuevas especies (27%), cosmopolitas (18%), subtropicales (11%) y por último las especies que se han registrado tanto en la zona polar como en la tropical (4% cada una) Fig. 3.

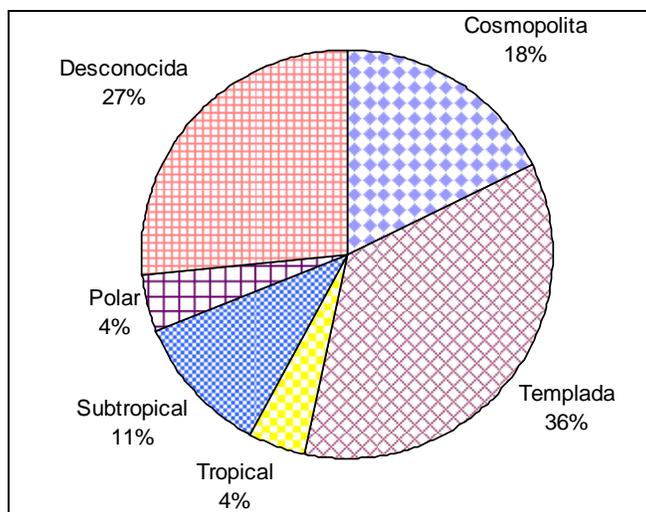


Fig. 3 Distribución global de las especies identificadas en el área de estudio.

### *Riqueza y distribución de especies del Golfo de México*

Se identificaron 12 especies en las tres zonas del área de estudio que corresponden al Golfo de México; de ellas *Gyrodinium citrinum*, *G. varians* y *Karenia* sp. 2 son nuevos registros para México. Por otra parte, en la zona 1 que corresponde al sur de Tamaulipas se presentaron siete especies: *Akashiwo sanguinea*, *G. citrinum*, *G. fusiforme*, *G. spirale*, *G. varians*, *Karenia* aff. *papilionacea* y *Noctiluca scintillans* (Tabla 1). Las especies presentes en esta zona presentan una distribución heterogénea; de ellas 14% han sido registradas en la zona polar, 25% de distribución templada y 43% cosmopolita.

En la zona 2 correspondiente al Sistema Arrecifal Veracruzano se presentaron cinco especies: *Akashiwo sanguinea*, *Gyrodinium citrinum*, *G. fusiforme*, *G. spirale* y *Noctiluca scintillans*. La distribución de dichas especies corresponde a cosmopolita 50%, templada 33% y tropical 17%.

En la zona 3 que corresponde a la localidad de Magallanes, Tabasco se encontraron ocho especies: *Akashiwo sanguinea*, *Gyrodinium fusiforme*, *G. spirale*, *Karenia brevis*, *K. mikimotoi*, *Karenia* sp. 2, *Karenia* sp. 4 y *Polykrikos* cf. *schwartzii*. En general, el 50% de dichas especies presenta distribución cosmopolita, 25% son de distribución tropical, en tanto que las especies de distribución templada y desconocida comprenden el 13% (cada una).

## *Riqueza y distribución de especies del Pacífico mexicano*

De las 45 especies mencionadas con anterioridad, se identificaron 33 especies en las diferentes localidades del Pacífico mexicano; 13 de ellas, *Amphidinium* cf. *flagellans*, *Cochlodinium pulchellum*, *Gyrodinium* cf. *cochlea*, *G. glaebum*, *G. metum*, *G. uncatenum*, *Karenia bicuneiformis*, *K. concordia*, *K. selliformis*, *Karlodinium ballantinum*, *Karlodinium* cf. *corrugatum*, *Karlodinium* cf. *veneficum* y *Takayama* cf. *pulchella* son nuevos registros para el Pacífico mexicano.

Por otra parte, en la zona 4 correspondiente a la Bahía de La Paz y sur del Golfo de California se presentaron tres especies del género *Gymnodinium*: *G. catenatum*, *G. gracile* y *G. instriatum*. El 67% de estas especies presentan distribución cosmopolita y un 33% presenta distribución templada (Tabla 1).

En la zona 5, correspondiente a la Bahía de Manzanillo se presentaron 22 especies: *Akashiwo sanguinea*, *Cochlodinium polykrikoides*, *Gymnodinium catenatum*, *G. coeruleum*, *G. instriatum*, *Gymnodinium* sp. 2, *Gyrodinium spirale*, *G. uncatenum*, *Gyrodinium* sp. 1, *Karenia bicuneiformis*, *K. concordia*, *K. mikimotoi*, *K. selliformis*, *Karenia* sp. 1, *Karenia* sp. 3, *Karlodinium* cf. *veneficum*, *Noctiluca scintillans*, *Polykrikos hartmanii*, *P. schwartzii*, *Pronoctiluca pelagica*, *P. spinifera* y *Takayama* cf. *pulchella*. El 36% de estas especies presentan distribución cosmopolita, 23% templada, 18% desconocida y el 5% distribución polar y tropical.

En la zona 6, que corresponde a la zona oceánica del Pacífico tropical mexicano se presentaron 21 especies: *Akashiwo sanguinea*, *Amphidinium* cf. *flagellans*, *A. globosum*, *Amphidinium* sp. 1, *Cochlodinium polykrikoides*, *C. pulchellum*, *Gymnodinium coeruleum*, *Gymnodinium* sp. 1, *Gymnodinium* sp. 2, *Gymnodinium* sp. 3, *Gyrodinium* cf. *cochlea*, *G. falcatum*, *G. glaebum*, *G. metum*, *Karenia mikimotoi*, *Karenia* sp. 5, *Karlodinium ballantinum*, *Karlodinium* cf. *corrugatum*, *Karlodinium* cf. *veneficum* y *Takayama* cf. *pulchella*. El 33% de estas especies presentan distribución templada, 29% desconocida, 14% presentan distribución cosmopolita y subtropical y 5% presentan distribución polar y tropical (Tabla 1).

## ***Proliferaciones Algales***

Durante la realización de este estudio se observaron proliferaciones algales conocidas coloquialmente como **mareas rojas** tanto en el Golfo de México como en el Pacífico mexicano; en algunos de ellos los dinoflagelados atecados fueron responsables de dichos eventos.

En el Golfo de México, en octubre del 2007 se presentó una marea roja en Magallanes, Tabasco, que estuvo ocasionada por *Karenia brevis*. En dicho evento estuvieron presentes otras especies de dinoflagelados atecados como *Akashiwo sanguinea*, *K. mikimotoi*, *Karenia* sp. 2, *Gyrodinium spirale* y algunos dinoflagelados tecados.

En el Pacífico mexicano se presentaron varios eventos de marea roja durante marzo-abril del 2008 y 2009 en la Bahía de Manzanillo, Colima. En el caso de Manzanillo las especies presentes en la marea roja del mes de abril del 2008 fue *Gyrodinium instriatum* y *Karenia* sp. 1, además de otras especies de diatomeas y dinoflagelados (tecados y atecados) de los cuales el grupo de interés estuvo compuesto por *Akashiwo sanguinea*, *Cochlodinium polykrikoides*, *Gymnodinium catenatum*, *Gyrodinium spirale*, *Karenia bicuneiformis*, *K. mikimotoi*, *K. selliformis*, *Oxyrrhis marina*, *Polykrikos hartmanii* y *Polykrikos* cf. *schwartzii*

Los eventos ocurridos en marzo de 2009 también se caracterizaron por ser multiespecíficos, con similar presencia de dinoflagelados atecados entre los que se pudieron reconocer *Gymnodinium catenatum*, *G. coeruleum*, *Karenia* sp. 1, *Karlodinium veneficum*, *Polykrikos schwartzii*, *Noctiluca scintillans*, *Pronoctiluca pelagica* y *P. spinifera*.

## DISCUSIÓN

### *Morfología y Taxonomía*

Recientemente, diversos autores coinciden en el empleo de un conjunto de caracteres morfológicos para la identificación de dinoflagelados atecados a nivel específico; entre éstos sobresalen: la forma, la talla, el posible aplanamiento o torsión de la célula, estructuras superficiales (canales apicales, estrías, poros ventrales), la forma y ubicación relativa del núcleo, así como la presencia, localización forma y color de los cloroplastos (Daugbjerg *et al.* 2000; Larsen 2002; Jørgensen *et al.* 2004).

Las especies encontradas en este estudio que pertenecen a *Amphidinium* varían en talla y forma; la mayoría son alargadas (Fig. 7), elípticas (Fig. 10) o subesféricas (Fig. 8). Larsen (2002) sostiene que la característica principal de los miembros de este género es el epicono reducido o con forma de gorrito. La separación tradicional del género basada en este carácter desde Claparède & Lachmann (1858), ha sido modificada hasta considerar que “el epicono abarca un tercio o menos de la longitud total de la célula” (Steidinger & Tangen 1997; Jørgensen *et al.* 2004). Aunque en algunas especies, el epicono y el hipocono son casi iguales en tamaño (Daugbjerg *et al.* 2000). Básicamente, las especies *Amphidinium flagellans* y *A. globosum* (P. 25 y 26) comparten esta característica; esta última, muestra un cuerpo celular más esférico sin ningún tipo de ornamentación y en el primer caso, muestra una forma más alargada, un antápice más agudo y estrías gruesas en el hipocono (Fig. 7); esta última característica difiere del ejemplar descrito por Schiller (1933) que ilustra en la figura 283a-b. Esta diferencia puede explicarse en parte al método de estudio. Schiller (1933) describió *A. flagellans* con material preservado y observado de manera ordinaria; en el caso de *A. flagellans* de este estudio, el material ha sido tratado para su observación en MEB y es posible que las estrías (aún gruesas) hayan escapado a la escasa magnificación de los microscopios monoculares de antaño. Además, dicho autor menciona un rango de tallas muy amplio que aparentemente dependía

de la estacionalidad (20-75  $\mu\text{m}$ ), por tanto, la variabilidad morfológica es una característica inherente a muchos organismos que se puede explicar con el establecimiento de cultivos.

Por otra parte, la especie *Akashiwo sanguinea* (Figs. 4-6) ha sido registrada tanto en el Golfo de México, como en el Pacífico mexicano como su **basiónimo** *Gymnodinium sanguineum* y más recientemente con su nueva asignación genérica. Esta especie es de distribución muy amplia y varios autores coinciden en denominarlo cosmopolita (Steidinger & Tangen 1997; Daugbjerg *et al.* 2000). Una de las principales características de dicha especie es su forma ligeramente pentagonal, los lóbulos del hipocono y la **cresta ventral** que se observa en el extremo derecho del *cingulum* (Fig. 5). La variabilidad morfológica en esta especie es considerable (Lámina 1), autores como Hirasaka (1922) y Martin (1929) muestran diferencias en los lóbulos del hipocono y en la disposición de los cloroplastos. Steidinger & Tangen (1997) mencionan que en el caso de la pigmentación, ésta varía de células altamente pigmentadas a algunas células de escasa coloración; los mismos autores sostienen que el hipocono puede estar redondeado, truncado ó bilobulado prominentemente (Lámina 1a-d). Una estructura superficial de este género es el canal apical espiral relativamente largo que alcanza la parte dorsal de la célula (Lámina 1c); Daugbjerg *et al.* (2000) lo señalan como una característica morfológica significativa a nivel genérico que no se repite en otros dinoflagelados atecados.

Las observaciones señaladas con anterioridad aplican tanto a poblaciones naturales como a cultivos; aunque en la naturaleza tal **polimorfismo** es raramente visto exceptuando proliferaciones densas (Steidinger & Tangen 1997).

Por otra parte, las especies del género *Cochlodinium* se diferencian en la forma y el contorno, la talla, la rotación del *cingulum* (número de vueltas), la presencia de estrías y la presencia/ausencia de cloroplastos y manchas oculares (Steidinger & Tangen 1997). En este estudio se encontraron dos especies pertenecientes a dicho género: *Cochlodinium polykrikoides* y *C. pulchellum* (Figs. 11 y 14); ambas especies exhiben una variabilidad morfológica interesante. En *Cochlodinium*

*pulchellum*, la diferencia con el ejemplar descrito por Lebour (1917) es la talla; en tal caso se mencionan de 30-40  $\mu\text{m}$ , en tanto que en el presente estudio *C. pulchellum* fue observado alrededor de 25  $\mu\text{m}$ . Schiller (1933) ilustra en la figura 564a-b un ejemplar formando cadenas de dos individuos así como un quiste **hialino**. Es posible que los individuos que forman cadenas tengan una talla menor con respecto a las células solitarias. De cualquier forma la torsión de la célula y el número de rotaciones del *cingulum* es igual al descrito por Lebour (1917) y por Kofoid & Swezy (1921).

Por otra parte *Cochlodinium polykrikoides* muestra una variación morfológica trascendente; las células individuales son elipsoides mientras que las células encadenadas están comprimidas (como en el caso de otros Gymnodiniales). La formación de cadenas implica que las células terminales son morfológicamente distintas de las intercalares (Larsen 2002; Matsuoka *et al.* 2008); dichas cadenas consisten regularmente de dos a ocho células y excepcionalmente 16 (Margalef 1961; Matsuoka *et al.* 2008). La talla es similar a la publicada por Matsuoka *et al.* (2008) y menor de 50  $\mu\text{m}$  de la descripción original de Margalef (1961), con respecto a las observadas en el presente estudio (alrededor de 30  $\mu\text{m}$ ). *C. catenatum* (no encontrada en este estudio) es una especie que comparte varias características con *C. polykrikoides*, entre las que destacan color y forma de cloroplastos, presencia de cuerpo pigmentado en la parte dorsal de la célula, posición del núcleo y formación de cadenas del mismo tamaño; las tallas son ligeramente distintas (*C. catenatum* es de 3-6  $\mu\text{m}$  menor que *C. polykrikoides*) y el número de rotaciones del *cingulum* también es menor (1.5 vs. 1.9). Por lo tanto es posible que se trate de especies sinónimas (Matsuoka *et al.* 2008). De igual forma, *Cochlodinium fulvescens* presenta características similares a *C. polykrikoides*, que pueden generar conflictos de identificación entre estas dos especies; en *C. fulvescens* la talla es ligeramente mayor que en *C. polykrikoides*, en esta última especie la longitud del *cingulum* alcanza 1.8 rotaciones en tanto que en *C. fulvescens* rota dos vueltas completas (Matsuoka *et al.* 2008). En ese sentido, la diferencia substancial entre ambas especies se basa en la morfología de los cloroplastos: en *C. fulvescens* son de forma granular en tanto que en *C.*

*polykrikoides* tienen forma de raíz. Por otra parte, *C. fulvescens* ha sido registrada en el Pacífico mexicano por Morquecho-Escamilla & Alonso-Rodríguez (2008) y dichos autores señalan la posición intermedia del sulcus entre el cingulum semicircular en la parte dorsal de la célula como una característica importante.

En el caso del género *Gymnodinium*, el *cingulum* es ecuatorial, pero los extremos no lo son, o están ligeramente desplazados (Larsen 2002); el desplazamiento del *cingulum* ha sido tradicionalmente un carácter importante para distinguir a los miembros de este género, considerando menos de 1/5 LT (Kofoid & Swezy 1921; Steidinger & Tangen 1997). Sin embargo, esta característica es variable y no es aceptable para la asignación genérica (Bolch *et al.* 1999) debido a que en este estudio se apreció que el desplazamiento del *cingulum* difiere en individuos de diferentes estadios y estas observaciones concuerdan con las realizadas en condiciones de cultivo por Larsen (2002). *Gymnodinium catenatum* (Fig. 15), *G. coeruleum* [= *Balechina coerulea*] (Fig. 18), *G. gracile* (Fig. 21) y *G. rhomboides* (Fig. 25) tienen un desplazamiento del *cingulum* inferior a 1/5 LT, a diferencia de *Gymnodinium instriatum* (Fig. 23) quién posee un desplazamiento muy superior a 1/5 LT. Adicionalmente, los miembros del género *Gymnodinium* poseen un canal apical en forma de herradura (Figs. 24 y 29), en sentido inverso a las manecillas del reloj; aunque este carácter no siempre es visible en microscopia de luz, las observaciones en MEB pueden revelar detalles del ápice, donde se sitúa el canal apical (Fig. 29).

La formación de cadenas es un hecho ampliamente documentado en *Gymnodinium catenatum* y desconocido en *G. coeruleum*. Esta última especie fue observada formando cadenas de ocho células, sin que existan registros previos de formación de cadenas en esta especie. En el caso de *G. catenatum*, esta especie forma cadenas de múltiplos de dos, las cuales llegan a alcanzar hasta 64 células (Steidinger & Tangen 1997; Larsen 2002) (Lámina 2-f). La formación de cadenas cortas (Lámina 2-a, b) provoca que pueda ser confundido por personas inexpertas con dinoflagelados tecados como *Alexandrium* (Hallegraeff 1991; Taylor *et al.* 1995) ó con otros dinoflagelados atecados como *Gyrodinium impudicum* (no

observado en este estudio), el cual podría asemejarse superficialmente a *G. catenatum*, por la similitud de los canales apicales y la tendencia a formar cadenas; sin embargo, en el caso de *G. impudicum* el canal apical tiene forma de lazo en lugar del típico canal apical en forma de herradura de *Gymnodinium*; además, difieren en talla, forma y en la producción de toxinas (Fraga *et al.* 1995).

Algunas especies dentro del género *Gymnodinium* poseen estriaciones superficiales. *Gymnodinium coeruleum* (Fig. 18), *G. gracile* (Fig. 21) y *G. rhomboides* (Fig. 25) presentan estrías finas, más relacionadas con los *Gyrodinium*. En todos los casos anteriores fueron características que se tomaron en cuenta desde sus descripciones originales y que no fueron asignados al género *Gyrodinium* debido al desplazamiento cingular inferior a 1/5 LT y a la presencia del canal apical en forma de herradura. En ese sentido Daugbjerg *et al.* (2000) sostienen que la morfología del canal apical es un carácter significativo para la separación de *Gymnodinium* de otros Gymnodiniales.

En el género *Gyrodinium*, la posición del *cingulum* es también ecuatorial, pero los extremos, en este caso, están desplazados al menos 1/5 de la longitud celular (Kofoid & Swezy 1921). Daugbjerg *et al.* (2000) redefinieron el género *Gyrodinium* basándose en criterios morfológicos y moleculares, considerando un canal apical elíptico y ornamentaciones superficiales (estrías longitudinales) para *Gyrodinium*, en tanto que *Gymnodinium* fue caracterizado por poseer un canal apical en forma de herradura con dirección contraria a las manecillas del reloj (Daugbjerg *et al.* 2000). Basándose en el trabajo antes citado y en el de Takayama (1985), resulta evidente que *Gyrodinium* se distingue fácilmente en MEB debido a que el carácter principal de *Gyrodinium* no es el desplazamiento del *cingulum*, sino la morfología del canal apical (Daugbjerg *et al.* 2000; Larsen 2002); esta estructura elíptica esta situada alrededor del ápice, perpendicular al eje longitudinal de la célula (Fig. 29). El motivo para no considerar el desplazamiento cingular como una característica diagnóstica es que varios dinoflagelados **gymnodinioides** poseen un *cingulum* con la misma proporción de desplazamiento. Además, en algunas células de cultivos clonales, las terminaciones del *cingulum* pueden estar separadas por un

poco menos de  $1/5$  LT; mientras que en otras, las terminaciones del *cingulum* pueden estar separadas por un poco mas de  $1/5$  LT (Daugbjerg *et al.* 2000) y esto se debe a que el desplazamiento cingular depende en gran medida de la edad y tamaño de la célula (Larsen 2002).

Las especies *Gyrodinium cochlea* (Fig. 32), *G. fusiforme* (Fig. 34) y *G. spirale* (Fig. 37) poseen un desplazamiento cingular que excede  $1/5$  LT, además de estrías longitudinales finas. Por otra parte, *G. citrinum* (Fig. 31) y *G. varians* (Fig. 40) carecen de estriaciones, pero presentan un desplazamiento cingular mayor de  $1/5$  LT, que en conjunto con la forma de sus células, corresponden a lo que “tradicionalmente” se reconoce como parte de *Gyrodinium*.

En contraste, las especies *G. glaebum* (Fig. 35) y *G. metum* (Fig. 36), carecen tanto de estrías longitudinales como del canal apical elíptico. Ambas especies (fotografiadas en MEB) fueron descritas previamente por Hulburt (1957) quién sólo destaca el desplazamiento cingular y un *sulcus* ligeramente sigmoideo para ambas especies; en adición, el mismo autor describe la morfología de los epiconos de ambas especies pero no menciona la presencia de alguna estructura superficial apical. En cambio describe detalles muy específicos de la morfología de las cámaras flagelares de ambas especies, por lo que resulta controvertible que no haya observado tales características en ML considerando sus descripciones tan detalladas en algunos aspectos (véase Hulburt 1957 p. 211).

Por tanto y considerando los caracteres propuestos por Daugbjerg *et al.* (2000) es posible afirmar que estas dos especies no pertenecen al género *Gyrodinium*, basándonos en la carencia tanto del canal apical elíptico como de estriaciones longitudinales; ó bien, es necesario replantear el desplazamiento del *cingulum* como carácter diagnóstico para aclarar el estatus taxonómico de algunas especies de dicho género. En consecuencia, se debe profundizar en la revisión del género *Gyrodinium*.

Por otra parte, el género *Karenia* fue establecido para incluir a las especies de gymnodinioides con un canal apical recto y con derivados de la fucoxantina como

pigmentos fotosintéticos accesorios (Daugbjerg *et al.* 2000). Comprende la muy conocida especie tóxica *K. brevis* (Davis) Hansen & Moestrup y 11 especies más, de las cuales ocho de ellas están señaladas como potencialmente tóxicas por Moestrup *et al.* (2004). Las características que se toman en cuenta para la identificación de los miembros de este género son: la forma, la talla, coloración, número y disposición de los cloroplastos, la posición del núcleo, el desplazamiento cingular y la intrusión del *sulcus* en el epicono (Steidinger *et al.* 2008). Cabe señalar que a partir del año 2000, se realizaron estudios morfológicos y moleculares a nivel global para la identificación de las especies de *Karenia*, por lo que existe numerosa información relacionada con la morfología de los miembros de dicho género.

Las células de *Karenia* encontradas en este estudio están aplanadas dorsoventralmente y algunas poseen también un proceso apical o una cresta, al mismo tiempo del característico canal apical recto (Figs. 47 y 53; Lámina 5b). La forma de las células de *Karenia* es una característica variable, al igual que el número de cloroplastos. La talla es una característica importante, no obstante, Maier-Brown *et al.* (2006) y Steidinger *et al.* (2008) sostienen que esta característica puede ser variable tanto en células cultivadas como en poblaciones naturales. Las observaciones realizadas en este estudio y las llevadas a cabo por (Steidinger *com pers.* 2009) indicarían que la forma y ubicación relativa del núcleo son las únicas características conservativas a nivel específico dentro de los miembros de *Karenia*

Otra característica importante dentro de este género es el aplanamiento dorsoventral; éste es más perceptible en la especie *Karenia bicuneiformis* (Fig. 44); en tanto que en *K. brevis* (Fig. 47) y *K. mikimotoi* (Fig. 52) el aplanamiento es moderado y en *Karenia* sp. 1 (Fig. 57), en las que el aplanamiento dorsoventral es ligero (Lámina 4 y 5). En las descripciones originales de *K. bicuneiformis* y *K. bidigitata* se ilustran ejemplares muy similares a los observados en este estudio; en ambos casos el intenso aplanamiento es evidente en las figuras 16 y 17 ilustradas por Botes *et al.* (2003) y en la figura 5a-d por Haywood *et al.* (2004). Por

el contrario, en especies como *K. brevisulcata*, *K. concordia* (Fig. 72) y *K. mikimotoi*, el aplanamiento se presenta en menor grado (Anexo V).

En algunas circunstancias el número y disposición de los cloroplastos puede ser un carácter de gran valor taxonómico, como ocurre con *Karenia asterichroma* (no observada en este estudio), cuyo particular arreglo de los cloroplastos en forma de estrella ha sido evidenciado por de Salas (2004a); sin embargo, los únicos ejemplares que presentaron cloroplastos con una morfología característica correspondieron a *Karenia* sp.1 (Figs. 57 y 58), cuyos cloroplastos presentaron forma multilobulada (Lámina 4d), morfológicamente similares a los ilustrados en las figuras 4 y 5 de la descripción original de *K. umbella* realizada por de Salas (2004b).

*Karenia brevis* (Fig. 47) es la especie tipo del género *Karenia* y fue descrita inicialmente por Davis (1948). Las células de *K. brevis* son altamente variables morfológicamente; en ese sentido Steidinger *et al.* (2008) sostienen que “sus características específicas ayudan a diferenciarla de sus familiares cercanos” (Steidinger *et al.* 2008); tales características están relacionadas con la morfología de la carina apical y la intrusión del *sulcus* en el epicono (Haywood *et al.* 2004). Por otra parte, *K. concordia* (Fig. 50) comparte características morfológicas tanto con *K. brevis* como con *K. mikimotoi*, pero la forma del epicono de *K. concordia* es mucho más aguda, terminando en una cresta apical; además, el desplazamiento cingular observado en *K. concordia* (Fig. 51) tiene una proporción similar al ilustrado en la figura 9 de la descripción original de *K. concordia*, realizada por Chang & Ryan (2004); concuerda además, la forma de natación característica de rotación lenta, a diferencia del estilo de “hoja cayendo” de la mayoría de los miembros de *Karenia* (Steidinger *et al.* 2008).

En ese sentido, *Karenia mikimotoi* (Fig. 52) es la especie más antigua del género *Karenia*, fue originalmente descrita por Oda (1935) en Japón y ha sido registrada en casi todo el mundo. Su distribución puede que actualmente represente especies de similar parecido (Steidinger *et al.* 2008). La morfología del epicono de

*Karenia mikimotoi* (Fig. 53) se asemeja a otros miembros de *Karenia* (como *K. asterichroma* y *K. digitata*, no observadas en este estudio) pero difiere con respecto a estas últimas en talla, forma y posición del núcleo, así como la excavación e intrusión del *sulcus* (ver Tabla IV). Diversos autores (p. ej. Taylor 1985; Partensky *et al.* 1988; Fukuyo *et al.* 1990; Hallegraeff 1991) coincidían en la similitud morfológica entre *K. mikimotoi* y *Gyrodinium aureolum*. Sin embargo, Hansen *et al.* (2000) realizaron un estudio detallado sobre este tema y concluyeron que todos los aislamientos de *G. aureolum* o de *Gymnodinium nagasakiense* europeos eran conespecíficos con las cepas japonesas de *G. mikimotoi* y que *Gyrodinium aureolum* Hulburt es una especie distinta que ha sido transferida al género *Gymnodinium*.

En el caso de *Karenia selliformis* (Figs. 55 y 56), muestra un hipocono ligeramente mayor que el epicono, el lóbulo derecho del hipocono ligeramente mayor que el izquierdo además del núcleo localizado horizontalmente en el hipocono (Fig. 55). Estas observaciones también fueron realizadas en la descripción original de *K. selliformis* efectuada por Haywood *et al.* (2004); en ella señalan el núcleo reniforme posicionado en el hipocono como una de las características distintivas de dicha especie. Steidinger *et al.* (2008) señalan la delineación distintiva del hipocono, además de la posición y forma del núcleo como características diagnósticas de dicha especie. Éstas características distinguen esta especie de otras como *K. mikimotoi*, la cual presenta un núcleo localizado verticalmente en el lado izquierdo de la región intercingular (Steidinger *et al.* 2008).

Exceptuando a *Karenia mikimotoi* y *K. brevis*, la mayoría de los miembros del género *Karenia* han sido descritos recientemente y es por este motivo que existe una gran cantidad de información disponible para este género.

El género *Karlodinium* agrupa los dinoflagelados atecados que poseen un canal apical corto, un poro ventral y derivados de la fucoxantina como principal pigmento fotosintético accesorio (Daugbjerg *et al.* 2000; de Salas 2003; Bergholtz *et al.* 2005). El género se caracteriza sobre todo por rasgos de ultraestructura (Larsen

2002). Las células de *Karlodinium* observadas en este estudio fueron de tamaño pequeño (menores de 15  $\mu\text{m}$ ); los ejemplares de *K. ballatinum*, recientemente caracterizado por de Salas *et al.* (2008) y por Siano *et al.* (2009) muestran un canal apical recto, ligeramente oblicuo y la ausencia de poro ventral; en ese sentido, *Karlodinium* sp.1 (Fig. 71) carece de poro ventral y debido a dicha característica mencionada en Siano *et al.* (2009) también podría pertenecer a la especie *K. ballatinum*, como ocurre con los ejemplares observados en ML, los cuales muestran más de ocho cloroplastos (Fig. 64). En el caso de *Karlodinium* cf. *corrugatum*, la diferencia principal con la especie descrita por de Salas (2008) es el área de distribución, ya que esta especie fue descrita con material aislado del Antártico y del sur de Australia, además de la posición del núcleo en el ejemplar ilustrado (Fig. 67) que difiere de la descripción original realizada por de Salas *et al.* (2008); de acuerdo con los mismos autores, esta especie se considera hermana de *K. ballatinum* y el clado que conforman está relacionado con *K. veneficum*, motivo por el que no resultaría imposible que *Karlodinium* cf. *corrugatum* pueda distribuirse en latitudes bajas.

Por otra parte, las imágenes de MET de *K. veneficum* (Fig. 68) muestran claramente cuatro cloroplastos (dos en el epicono y dos en el hipocono) además de un pirenoide (Figs. 68 y 69). Bergholtz *et al.* (2005) y Siano *et al.* (2009) mencionan el número de cloroplastos (cuatro) como una característica diagnóstica; aunque de algún modo, *K. veneficum* puede parecerse a *Gymnodinium stuariale* y a *Protodinium simplex* (no observados en este estudio) por el número y disposición de cloroplastos; sin embargo, la presencia de pirenoides lenticulares revela que se trata de *K. veneficum*, además, Garcés *et al.* (2006) sostienen que el número de cloroplastos es un carácter importante para distinguir *K. veneficum* en ML de otras especies congénéricas. La razón por la que algunos ejemplares del género *Karlodinium* permanecen sin confirmación, es la falta de imágenes claras en MEB que muestren detalles del poro ventral además de los patrones corticales del anfiesma, que de acuerdo con Larsen (2002), debe mostrar agrupaciones de estructuras con forma de enchufe, con una configuración hexagonal.

Uno de los aspectos más interesantes de *Noctiluca scintillans*, es su particular morfología; los ejemplares de *N. scintillans* (Fig. 77) carecen de *cingulum* y de *sulcus*. Sólo poseen un “diente” y un tentáculo estriado que están alojados dentro de un canal ventral (Fig. 78) que se localiza en la región posterior de la célula, además de su forma de balón y su nutrición heterotrófica (Taylor 1976). Otra característica interesante es que la mayoría de los ejemplares de *N. scintillans* poseen vacuolas digestivas en las que generalmente contienen alimento (Steidinger & Tangen 1997). En el caso de los ejemplares de *N. scintillans* de la Bahía de Manzanillo (Fig. 77), contenían cadenas cortas de *Gymnodinium catenatum*; Alonso-Rodríguez *et al.* (2005) realizaron las mismas observaciones y al respecto mencionan que el pastoreo puede ser un aspecto importante para la regulación de algunos organismos generadores de PAN.

De la misma forma, las células de *Pronoctiluca* poseen una morfología característica que resulta única dentro de los dinoflagelados: carecen de *cingulum* y poseen un tentáculo anterior que es flexible y carente de citoplasma (Kofoid & Swezy 1921; Steidinger & Tangen 1997). *P. pelagica* y *P. spinifera* (Figs. 80 y 81) carecen de una regionalización celular propiamente dicha, ya que no existe una estructura que delimite la célula en epicono e hipocono. Por tanto, autores como Kofoid & Swezy (1921) y Fensome *et al.* (1993), cuestionan su estatus taxonómico dentro de los dinoflagelados. Al respecto, Gómez (2005) menciona que “la consideración como dinoflagelado requiere investigaciones posteriores debido a la ausencia de un núcleo dinocarionte”. A diferencia de *Noctiluca*, que se ha demostrado que sus gametos gymnodinioides poseen el núcleo característico de los dinoflagelados.

Por otra parte, la característica más distintiva del género *Polykrikos* es la formación de pseudo-colonias multinucleadas, que están compuestas de un determinado número de células (zooides) que son morfológicamente similares al dinoflagelado individual en vista externa (Hoppenrath & Leander 2007).

En el caso de la especie *Polykrikos hartmanii* (Fig. 74), la presencia de cloroplastos y la morfología de los quistes fueron los principales caracteres que se tomaron en cuenta para la separación de *Polykrikos* y su asignación al género *Pheopolykrikos* por parte de Chatton (1933) y posteriormente enmendado por Matsuoka & Fukuyo (1986). Sin embargo, el trabajo reciente de Hoppenrath *et al.* (2010) reestablece el estatus taxonómico de esta especie dentro del género *Polykrikos*, debido a que *P. hartmanii* posee todas las características de ultraestructura que caracterizan al género *Polykrikos*. En cuanto a la especie *P. schwartzii* (Fig. 76) es fácilmente distinguible de otras especies de *Polykrikos*, ya que carece de crestas en el hipocono a diferencia de *P. kofoidii* (no observado en este estudio) y de *P. lebourae* (no observado en este estudio), la cual posee pseudocolonias de ocho zooides y dos núcleos y carece de bordes visibles entre los zooides (Herdman 1923; Hoppenrath 2000).

Por otra parte, el género *Takayama* fue propuesto por de Salas (2003) para agrupar a las especies de dinoflagelados atecados que poseen canales apicales de forma sigmoidea y que contienen derivados de la fucoxantina como el principal pigmento fotosintético accesorio, por lo que está relacionado de manera cercana a los géneros *Karenia* y *Karlodinium*. Aunque el canal apical sigmoideo no fue apreciado, *Takayama cf. pulchella* presenta afinidades al género *Takayama* con respecto a otros gymnodinioides. Los derivados de la fucoxantina mencionados por de Salas (2003) provocan que la pigmentación de las células sea de color verdoso; dicha coloración difiere de los géneros *Akashiwo* y *Gymnodinium*, quienes poseen peridinina como pigmento fotosintético accesorio y cuyas pigmentaciones presentan colores distintos al verde. De acuerdo con varios autores, la talla, la forma, la posición del núcleo, los cloroplastos numerosos dispuestos periféricamente y de forma alargada son característicos de *T. pulchella* (Hallegraeff 1991; Steidinger & Tangen 1997; Steidinger *et al.* 1998).

En términos generales, las características que fueron de mayor utilidad para la identificación de los dinoflagelados atecados dentro de este estudio fueron: la forma, talla, aplanamiento dorsoventral, torsión de la célula, presencia, color,

forma y número de cloroplastos, excavación y desplazamiento del *cingulum*, excavación del *sulcus*, estructuras superficiales (canales, poros, intrusiones y estriaciones superficiales), forma, posición y eventualmente número de núcleos., presencia/ausencia de pirenoides, estigmas, manchas y otras estructuras internas como púsculas, vacuolas o vesículas. La mayoría de estas características se observan en el microscopio de luz, sobre todo cuando los ejemplares se observan vivos; Takayama (1985) y Larsen (2002) mencionan la mayoría de dichas estructuras como caracteres diagnósticos y sostienen que tales características se estropean bajo la observación prolongada en el microscopio de luz (aún utilizando material vivo ó preservado).

Asimismo, en el presente estudio hubo una gran cantidad de organismos que debido a su estado, no pudieron ser reconocidos y que de alguna manera provoca que los resultados del mismo no sean representativos de todo el grupo; en ese sentido Larsen (2002) menciona que la taxonomía de los dinoflagelados atecados es anticuada e inadecuada y que muchas especies están “pobremente” descritas – con base en algunas observaciones en microscopio de luz- y sostiene que muchas de ellas probablemente nunca podrán ser identificadas o validadas.

De igual forma, varios ejemplares de los géneros *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Karenia* y *Karlodinium*, no pudieron ser identificados plenamente, esto pudo deberse a que no se contó con todos los elementos para poder realizar la identificación a nivel específico, como son: ejemplares suficientes para observar en microscopia electrónica de barrido, deterioro de la célula viva tras la observación prolongada bajo el microscopio o al deterioro de algunos ejemplares a causa de los preservadores. Los casos más particulares son *Karenia* sp. 3 (Fig. 60) que se trató de un ejemplar único y que presentó forma bilobulada, cloroplastos verdes y una carina con un canal apical recto, siendo estos últimos rasgos característicos del género *Karenia*; desafortunadamente y aunque dichas características no se presentan en ninguna otra especie de dicho género (Anexo V); la escasez de individuos es una limitante para su posible asignación específica. De la misma forma, *Karenia* sp. 2 (Fig. 59), tiene una forma parecida a

*Karenia brevis*, pero con una carina apical muy prominente; dicha forma se presenta “comúnmente” en el Golfo de México y de acuerdo con Steidinger *et al.* (2008) es posible que sea un morfotipo de *K. brevis*. Maier-Brown *et al.* (2006) la describen como *Karenia* sp. “Mexican hat” (con forma de sombrero mexicano) pero de acuerdo con Steidinger *et al.* (2008) se carece de cultivos, estudios moleculares, análisis de pigmentos y de toxinas para poder establecer una posible nueva especie de ese morfotipo que ocasiona proliferaciones en las costas de Florida y que de la misma forma, dichos ejemplares fueron encontrados en el presente estudio ocasionando –junto con *K. brevis*- una proliferación algal en Tabasco, México en el 2006.

Caso contrario ocurre con los especímenes de *Karenia* sp. 1 (Fig. 57), que fueron caracterizados en ML y MEB. Cabe señalar que dichos ejemplares mostraron caracteres intermedios entre *K. longicanalis* y *K. umbella* (no encontradas en este estudio), aunque en ambos casos la talla no coincidió: los ejemplares de la proliferación algal de Manzanillo del 2008 oscilaron entre 18 y 21 $\mu$ m de longitud, en tanto que *K. umbella* y *K. longicanalis* miden entre 29-42 $\mu$ m y 17-35 $\mu$ m de largo, respectivamente (Yang *et al.* 2001; de Salas *et al.* 2004), por otra parte, *K. umbella* posee ocho surcos radiales en el epicono que se aprecian tanto en ML como en MEB, en tanto que en la descripción original de *K. longicanalis* no se mencionan dichas estriaciones superficiales en el epicono: esto puede deberse a que Yang *et al.* (2001) utilizaron acetato de lugol al 1% como preservador y esta sustancia provoca cambios en la forma y volumen de la célula (Menden-Dehuer *et al.* 2001), por otra parte los ejemplares de *Karenia* sp. 1 (Lámina 5c-d) mostraron dos surcos longitudinales en el epicono y este carácter no es apreciable en otros miembros del género *Karenia* (Anexo V), de cualquier forma, tanto *K. longicanalis*, como *K. umbella* fueron descritas a partir de material colectado durante proliferaciones algales y en el caso de *K. umbella*, asociado con mortalidad de peces en granjas acuícolas (de Salas *et al.* 2004). De la misma forma, los ejemplares de *Karenia* sp. 1 también se colectaron durante una proliferación en la Bahía de Manzanillo en el 2008.

Por lo tanto y de acuerdo a la morfología de estos ejemplares que presentan casi todas las características y afinidades que definen al género *Karenia* y tomando en cuenta las diferencias morfológicas que existen con otras especies de dicho género, es evidente que se trata de una nueva especie no descrita hasta ahora y que se sumaría a la lista de especies pertenecientes a este género que ocasiona proliferaciones algales en gran parte del mundo.

### ***Riqueza y distribución de especies***

La revisión global de las especies registradas muestra que alrededor del 38% de éstas se distribuye únicamente en la zona templada. Esta proporción puede parecer alta si se considera que la mayoría de las localidades dentro del área de estudio (83%) se encuentran en la zona tropical (Fig. 2); esto resulta cuestionable ya que muchas de estas especies han sido registradas en la zona templada porque en estos sitios, especialmente en Norteamérica y Europa, se encuentran la mayoría de los especialistas en taxonomía de microalgas, y por este motivo estas especies no habían sido registradas con anterioridad en latitudes bajas. Por otra parte, es también un hecho que en los países de la zona tropical se han realizado pocos estudios relacionados con florística de dinoflagelados y que la mayoría de los que se han realizado son relativamente recientes, en cambio, en sitios como el Mediterráneo o el Atlántico norte existen listados florísticos que datan del siglo XIX (p. ej. Stein 1878) o de principios del siglo XX (p. ej. Schiller 1929; 1933).

Otra proporción (27%) de las especies registradas presenta distribución desconocida; dicho número es considerablemente elevado y se debe a que muchos de los presentes registros son realizados por primera vez en el presente trabajo, y algunos otros registros son especies descritas que han sido escasamente registradas o de las que no se cuenta con información relativa a su distribución y que de alguna manera se vincula con la falta de estudios de la diversidad de los dinoflagelados atecados.

Las especies cosmopolitas comprendieron el 18% del total de los registros para este estudio; esta proporción no es despreciable e indicaría que se trata de una

**zona de transición** que permite la permanencia de diferentes especies (Esqueda-Lara 2008). Esto difiere de las especies que se distribuyen en la zona tropical, que comprendieron el 4% del total de las registradas en este estudio. Esta baja proporción está relacionada con la falta de estudios dirigidos hacia los dinoflagelados atecados en dicha zona. Autores como Hernández-Becerril (1987), Meave del Castillo & Hernández-Becerril (1998) y Esqueda-Lara (2008) señalan una mayor presencia de especies de dinoflagelados (tecados) considerados tropicales para la zona del Pacífico tropical mexicano y para el Golfo de Tehuantepec; de igual forma en el Golfo de México Licea *et al.* (2004) registra una mayor proporción de dinoflagelados tecados considerados tropicales, pero registra la presencia de al menos dos especies de dinoflagelados atecados que se distribuyen únicamente en la zona templada.

En términos generales, la mayor riqueza se presentó en las localidades del Pacífico mexicano (Tabla 1) y esto puede deberse a que hubo un mayor número de localidades donde se recolectó material, además que parte del mismo se recolectó en épocas distintas; esto se relaciona a su vez con las proliferaciones algales que se presentan recurrentemente en la Bahía de Manzanillo (sitio con la mayor riqueza de especies registradas en el presente estudio). La riqueza de especies de dinoflagelados atecados y la distribución de las mismas pueden estar subestimadas si consideramos el número de taxones encontrados en este estudio (45) con respecto a los que se han registrado en la bibliografía con anterioridad (75). La principal diferencia entre estas cifras radica en la cantidad de tiempo y la cantidad de muestras que potencialmente habría tomado a un gran número de autores para brindar registros, ahora históricos, para nuestro país.

### ***Proliferaciones Algales***

Las proliferaciones algales nocivas (PAN) cubren una serie de eventos heterogéneos que comparten dos características: están causadas por microalgas y tienen un impacto negativo en las actividades humanas (Zingone & Enevoldsen

2000). En México, se han registrado varios casos con consecuencias desafortunadas como intoxicaciones y decesos (Hernández-Becerril *et al.* 2007).

Entre los dinoflagelados atecados, los casos más serios se refieren a *Gymnodinium catenatum* y *Karenia brevis*, debido a sus extensas proliferaciones y a que sintetizan toxinas que afectan a los organismos que entran en contacto con ellas (Hallegraeff & Fraga 1998; Steidinger *et al.* 1998; Negri *et al.* 2001); ambas especies fueron encontradas en este estudio en localidades en las que se recolectó material durante eventos de PAN en Magallanes, Tabasco (2006) así como en Manzanillo, Colima (2007-2008-2009), respectivamente.

Asimismo, con este estudio se detectaron especies formadoras de PAN que no habían sido señaladas para México: *Karenia bicuneiformis*, *K. concordia*, *K. selliformis*, *Karlodinium* cf. *veneficum* y *Takayama* cf. *pulchella*, las cuales solamente se presentaron en proliferaciones en el Pacífico mexicano. Exceptuando a *Takayama* cf. *pulchella*, dichas especies se consideran potencialmente tóxicas y se encuentran en la lista de referencia de microalgas tóxicas de la COI (Moestrup *et al.* 2004)

Por otra parte, otras especies formadoras de PAN encontradas en este estudio han sido registradas en México con anterioridad por diversos autores, entre éstas, las proliferaciones de *Gymnodinium catenatum* y *G. instriatum* son frecuentes en el Pacífico mexicano, particularmente en Golfo de California (Gárate-Lizárraga *et al.* 2001) durante invierno-primavera y asociados a eventos de surgencias (López-Cortés *et al.* 2006; Gárate-Lizárraga *et al.* 2009). Asimismo, Morales-Blake *et al.* (2001) registraron proliferaciones de *Cochlodinium polykrikoides* en la Bahía de Manzanillo desde 1999, y señalan que desde 2000 se observó un incremento notable en las PAN de dicha especie en el área, debido principalmente a anomalías negativas de temperatura producidas por el “Fenómeno de la Niña”, de acuerdo con Vargas-Montero (2008), en Costa Rica se presentan eventos de PAN producidos por *Cochlodinium polykrikoides* que llegan a ser muy extensos tanto espacial como temporalmente, similares a los ocurridos en la Bahía de Manzanillo

y parte del Pacífico central mexicano. Hernández-Becerril *et al.* (2007) menciona a *Akashiwo sanguinea* como parte de la composición de especies típica de las PAN del Pacífico central mexicano y a *Karenia brevis* en los eventos de PAN del sur del Golfo de México.

El único registro en México de eventos de PAN multiespecíficos similares a los que ocurren anualmente en Manzanillo está dado por Gárate-Lizárraga *et al.* (2008; 2009) quienes mencionan que dicho fenómeno ocurrido en la Bahía de La Paz estuvo causado por *Gyrodinium instriatum*, *Katodinium glaucum* y 45 especies de microalgas, entre las que sobresalen los dinoflagelados atecados heterótrofos. Históricamente las mareas rojas se han considerado monoespecíficas y debido a ello, los episodios recurrentes de la Bahía de Manzanillo pueden considerarse anómalos; son multiespecíficos al igual que el ocurrido en Bahía de La Paz, pero son extensos espacio-temporalmente (Morales-Blake *et al.* 2001).

Las condiciones ambientales en las que las PAN ocurren son diversas; algunos autores señalan que dichos eventos se asocian a condiciones de surgencias (López-Cortés *et al.* 2006; Gárate-lizárraga *et al.* 2009) otros señalan que dichos eventos pueden deberse a procesos de transporte de microalgas por corrientes marinas (Cortés-Altamirano *et al.* 2006) e incluso, algunos autores sostienen que hay especies invasivas, mediadas por actividades antropogénicas como las aguas de lastre (Hallegraeff 1993; Hallegraeff & Bolch 1991).

Algunas de las especies observadas en este estudio y que se encontraron formando parte o siendo responsables de PAN en el Pacífico mexicano son productoras de quistes temporales o permanentes durante su ciclo de vida, motivo por lo que se puede predecir que generarán otros eventos de PAN en el corto o mediano plazo.

Históricamente las mareas rojas se han considerado monoespecíficas y debido a ello, los episodios recurrentes de la Bahía de Manzanillo pueden considerarse anómalos; son multiespecíficos al igual que el ocurrido en Bahía de La Paz, pero de acuerdo con Morales-Blake *et al.* (2001), son extensos espacio-temporalmente.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Se determinaron 45 especies de dinoflagelados atecados caracterizadas a través de microscopía de luz, electrónica de barrido y transmisión. Sin embargo existen especies que no pudieron ser determinadas.

Es posible realizar la identificación de los dinoflagelados atecados bajo distintos métodos de estudio dirigidos y que se emplean de manera complementaria; la identificación de los ejemplares es complicada debido a la fragilidad de los organismos y a que los caracteres empleados para la identificación son altamente variables porque dependen del estado fisiológico de la célula y el empleo de los métodos de estudio requiere personal calificado y equipo sofisticado.

Algunos de los criterios para la asignación genérica son altamente arbitrarios, pues los caracteres empleados para tal fin, dependen de la edad y tamaño de la célula; en el caso de los géneros *Gymnodinium-Gyrodinium*, el desplazamiento del *cingulum* es un carácter importante, pero al mismo tiempo variable, aún en condiciones de cultivo. Por tanto, se recomienda la revisión y posible enmendación del género *Gyrodinium*.

Debido al escaso conocimiento vinculado a los dinoflagelados atecados y a la falta de estudios de los mismos, es posible que existan ejemplares que no podrán ser identificados, aún contando con herramientas avanzadas de microscopía porque se carece de estudios taxonómicos relacionados con los dinoflagelados atecados a nivel mundial.

Al analizar estos resultados en su conjunto, se afirma la existencia de una biodiversidad poco conocida y subestimada en términos de variabilidad morfológica (nivel intraespecífico), riqueza de especies (nivel específico) y posiblemente a nivel regional, si se considera el número total de especies registradas históricamente en nuestro país (75), con respecto a los registrados e ilustradas en este trabajo (45).

## RECOMENDACIONES

Considerando la fragilidad de la mayoría de los dinoflagelados atecados y con la finalidad de obtener una mayor representatividad de los mismos, se sugiere coleccionar las muestras con botellas a profundidades determinadas en la columna de agua. Es posible emplear redes de diferente luz de malla para recolectar o concentrar material, sin embargo, en este caso deberá realizarse en la superficie y sólo de forma pasiva (sin arrastre).

La observación de ejemplares vivos es altamente recomendable; si la movilidad de los ejemplares es impedimento para su observación detallada, es posible utilizar sulfato hidratado de Cromo III (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA). En caso contrario, es recomendable utilizar glutaraldehído al 1-2% como fijador ya que preserva óptimamente las membranas celulares y conserva la coloración original de los cloroplastos.

Asimismo, se sugiere la caracterización morfológica de especies poco conocidas realizando pruebas de fijación en células vivas con distintos preservadores, con la finalidad de reconocerlas cuando se analizan muestras fijas.

Es imprescindible continuar el estudio de ciclos de vida (a través de cultivos) en la medida en que se pueda conocer la variación morfológica de los individuos y así evitar errores de identificación. Se recomienda también, en trabajos futuros, incluir las fases quísticas para conocer el ciclo de vida de las especies que las posean. Además, a través del estudio de los quistes, determinar, proponer o excluir la introducción de especies alóctonas.

## ANEXOS

### ANEXO I: Localidades de muestreo.

Región	Referencia	Latitud N	Longitud O	Clave	Fechas
Tampico Tamps.	Madero	22°16'12"	97°45'59"	S1	Enero 2008
"	Madero	22°16'12"	97°45'59"	M1	"
"	Miramar	22°17'02"	97°40'01"	S2	"
"	Miramar	22°17'02"	97°40'01"	M2	"
"	Altamira	22°18'06"	97°46'35"	S3	"
"	Altamira	22°18'06"	97°46'35"	M3	"
SAV, Ver.	Isla Verde	19°11'55"	96°04'11"	S4	Febrero 2008
"	Isla Verde	19°11'55"	96°04'11"	M5	"
"	Sacrificios	19°10'27"	96°05'38"	S6	"
"	Sacrificios	19°10'27"	96°05'38"	M6	"
"	Pájaros	19°13'25"	96°05'51"	S7	"
"	Pájaros	19°13'25"	96°05'51"	M7	"
Magallanes, Tab.	Alacrán	N/D	N/D	S8	Octubre 2006
	Alacrán	N/D	N/D	S9	"
	Magallanes	N/D	N/D	S10	"
	N/D	N/D	N/D	S11	"
Costera del PTM	Ixtapa	N/D	N/D	S12	Marzo 2008
"	Ixtapa	N/D	N/D	M12	"
"	Lázaro Cárdenas	N/D	N/D	S13	"
"	Lázaro Cárdenas	N/D	N/D	S14	"
"	Lázaro Cárdenas	N/D	N/D	S15	"
"	Manzanillo	N/D	N/D	S16	Abril 2008
"	Manzanillo	N/D	N/D	M16	"
"	Manzanillo	N/D	N/D	S17	"
"	Manzanillo	N/D	N/D	M16	"
"	Manzanillo	N/D	N/D	S17	Abril 2009
"	Manzanillo	N/D	N/D	M17	"
"	Manzanillo	N/D	N/D	S18	"
"	Manzanillo	N/D	N/D	M18	"
Oceánica del PTM.	Cabo Corrientes	20°6'46"	105°50'28"	S19	Febrero- Marzo 2008
"	"	20°6'46"	105°50'28"	M19	"

“““	“““	21°13'06”	105°59'00”	S20	“““
“““	“““	21°13'06”	105°59'00”	M20	“““
“““	P. Ángel	15°34'03”	90°05'53”	S21	“““
“““	“““	15°34'03”	90°05'53”	M21	“““
“““		N/D	N/D	S22	“““
“““		N/D	N/D	M22	“““
“““	Chautengo	16°31'03”	99°19'55”	S23	“““
“““	“““	16°31'03”	99°19'55”	M23	“““
“““	Maldonado Gro-Oax	16°10'00”	98°44'58”	S24	“““
“““	“““	16°10'00”	98°44'58”	M24	“““
“““	Pinotepa, Nal.	15°56'58”	98°10'56”	S25	“““
“““	“““	15°56'58”	98°10'56”	M25	“““
“““	Bahía de Banderas	15°49'08”	97°01'03”	S26	“““
“““	“““	15°49'08”	97°01'03”	M26	“““
“““	San Blas	21°24'45”	105°44'35”	S27	“““
“““	“““	21°24'45”	105°44'35”	M27	“““
“““	San Blas	21°07'43”	105°38'31”	S28	“““
“““	“““	21°07'43”	105°38'31”	M28	“““
GDC	Mazatlán	23°07'14”	106°49'08”	S29	Septiembre 2008
GDC		23°07'14”	106°49'08”	M29	“““
PTM	Ixtapa	N/D	N/D	S30	“““
GDC	Ba. Paz	24°28'41”	110°26'05”	S31	“““
“““	“““	24°28'41”	110°26'05”	M31	“““
“““	“““	24°28'18”	110°29'18”	S32	“““
“““	“““	24°23'19”	110°14'14”	S33	“““
“““	“““	24°23'24”	110°33'53”	S34	“““
“““	“““	24°23'24”	110°33'53”	M34	“““
“““	“““	24°23'27”	110°29'25”	M35	“““
“““	“““	24°23'29”	110°25'48”	M36	“““
“““	“““	24°23'19”	110°22'53”	M37	“““
“““	“““	24°28'11”	110°37'12”	S38	“““
“““	“““	24°28'11”	110°37'12”	M38	“““
“““	“““	24°33'02”	110°37'07”	S39	“““
“““	“““	24°33'09”	110°33'00”	S40	“““
“““	“““	24°33'09”	110°33'00”	M40	“““
“““	“““	24°33'07”	110°29'27”	S41	“““
“““	“““	24°33'07”	110°29'27”	M41	“““
“““	“““	24°33'01”	110°25'49”	S42	“““

**ANEXO II:** Dinoflagelados atecados potencialmente tóxicos, de acuerdo con Fraga & Moestrup 2004.

Las especies marcadas con \* fueron encontradas en este estudio

Especie	Prolifera	Agente Tóxico	Efecto	Referencia
<i>Amphidinium carterae</i>	¿?	Hemolisinas	Ictiotóxica. Rotura de la membrana celular de eritrocitos de peces	Yatsumoto <i>et al.</i> 1987
<i>Amphidinium operculatum</i>	¿?	Compuestos hemolíticos	Ictiotóxica y antimicótico	Yatsumoto <i>et al.</i> 1987
<i>Amphidinium operculatum</i> var. <i>gibbosum</i>	¿?	Macrólidos (caribenolido I)	Propiedades anticancerígenas	Bauer <i>et al.</i> 1995
* <i>Cochlodinium polykrikoides</i>	Si	Sustancias reactivas del oxígeno y compuestos hemolíticos	Ictiotóxica. Provoca grandes mortandades de peces en cultivo	Kim <i>et al.</i> 1999; Dorantes-Aranda <i>et al.</i> 2009
* <i>Gymnodinium catenatum</i>	Si	Saxitoxinas y compuestos análogos.	Provoca el síndrome paraítico por consumo de mariscos (PSP)	Taylor <i>et al.</i> 1995
<i>Gyrodinium corsicum</i> *	Si	Desconocida	Mortandades de peces	Garcés <i>et al.</i> 1999
* <i>Karenia bicuneiformis</i>	Si	Brevetoxinas B1 y B2. (Detectadas con prueba ELISA)	Puede provocar el síndrome neurotóxico por consumo de mariscos (NSP)	Haywood <i>et al.</i> 2004
* <i>Karenia brevis</i>	Si	Brevetoxinas y compuestos análogos	Provoca NSP e irritación respiratoria	Landsberg <i>et al.</i> 2007
<i>Karenia brevisulcata</i>	Si	Desconocida	Mortandades de fauna y flora. Irritación respiratoria, de ojos y piel en humanos	Chang 1999; Chang <i>et al.</i> 2001
* <i>Karenia concordia</i>	Si	Desconocida	Irritación respiratoria en humanos. NSP ¿?	Chang & Ryan 2004
<i>Karenia cristata</i>	No ¿?	Brevetoxinas B1 y B2 (ELISA)	Irritación respiratoria, ojos y piel. Mortandades de fauna	Horstman <i>et al.</i> 1991; Haywood <i>et al.</i> 2004
* <i>Karenia mikimotoi</i>	Si	Brevetoxinas, Gymnodiminas y hemolisinas	NSP y mortandades de peces, crustáceos y moluscos	Gentien & Arzul 1990;
* <i>Karenia papilionacea</i>	No ¿?	Brevetoxinas B1 y B2 (ELISA)	Puede provocar NSP	Haywood <i>et al.</i> 2004
* <i>Karenia selliformis</i>	No ¿?	Brevetoxinas B1 y B2 (ELISA)	Puede provocar NSP	Haywood <i>et al.</i> 2004
<i>Karenia umbella</i>	No ¿?	Desconocida/ No descrita	Mortandades de peces	de Salas <i>et al.</i> 2004
<i>Karlodinium micrum</i>	Si	Desconocida	Mortandades de peces	Deeds <i>et al.</i> 2002
* <i>Karlodinium veneficum</i>	Si	Karlotoxinas KmTx1 y KmTx2	Mortandades de peces, crustáceos y moluscos	Deeds <i>et al.</i> 2002
<i>Takayama cladochroma</i>	Si	Desconocida	Mortandades de peces e invertebrados	Onoue & Nozawa 1989

### Anexo III: Listado de especies de dinoflagelados atecados encontrados en este estudio

Orden Gymnodiniales (Apstein) Lemmermann 1910

Familia *Gymnodiniaceae* Lankester 1885

Género **Akashiwo** G. Hansen et Moestrup 2000

*Akashiwo sanguinea* (Hirasaka 1922) G. Hansen et Moestrup 2000 (= *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka 1922; *Gymnodinium splendens* Lebour 1925; *Gymnodinium nelsonii*, Martin 1929)

Género **Amphidinium** Claparède et Lachmann 1858

*Amphidinium flagellans* Schiller 1928  
*Amphidinium globosum* Schröder 1911

Género **Cochlodinium** Schütt 1895

*Cochlodinium polykrikoides* Margalef 1961  
*Cochlodinium pulchellum* Lebour 1917

Género **Gymnodinium** Stein 1878 emend. G. Hansen et Moestrup 2000

*Gymnodinium catenatum* Graham 1943  
*Gymnodinium coeruleum* Dogiel 1906  
[= *Balechina coerulea* (Dogiel) Taylor 1976]  
*Gymnodinium gracile* Bergh 1881 (= *Gymnodinium abbreviatum* Kofoid et Swezy 1921)  
*Gymnodinium instriatum* Freudenthal et Lee 1963  
*Gymnodinium rhomboides* Kofoid et Swezy 1921

Género **Gyrodinium** Kofoid et Swezy 1921 emend. G. Hansen et Moestrup 2000

*Gyrodinium citrinum* Kofoid 1931  
*Gyrodinium* cf. *cochlea* Lebour 1925  
*Gyrodinium falcatum* Kofoid et Swezy 1921 (= *Pseudodinium vaubanii* Sournia 1972)  
*Gyrodinium fusiforme* Kofoid et Swezy 1921  
*Gyrodinium glaebum* Hulburt 1957  
*Gyrodinium metum* Hulburt 1957  
*Gyrodinium spirale* Kofoid et Swezy 1921  
*Gyrodinium* cf. *uncatenum* Hulburt 1957.  
*Gyrodinium varians* (Wulff) Schiller 1933 (= *Spirodinium varians* Wulff 1916)

Familia *Kareniaceae* Bergholtz et al. 2005

Género ***Karenia*** G. Hansen et Moestrup 2000

*Karenia bicuneiformis* Botes, Sym et Pitcher 2003

(=*Karenia bidigitata* Haywood et Steidinger 2004)

*Karenia brevis* (Davis) G. Hansen et Moestrup 2000

*Karenia concordia* Chang et Ryan 2004

*Karenia mikimotoi* (Miyake et Kominami ex Oda) G. Hansen et Moestrup 2000

*Karenia* cf. *papilionacea* Haywood et Steidinger 2004

*Karenia selliformis* Haywood, Steidinger et MacKenzie 2004

Género ***Karlodinium*** J. Larsen 2000

*Karlodinium ballatinum* de Salas 2008

*Karlodinium* cf. *corrugatum* de Salas 2008

*Karlodinium* cf. *veneficum* (Ballantine 1956) J. Larsen 2000

Género ***Takayama*** de Salas, Bolch, Botes et Hallegraeff 2003

*Takayama* cf. *pulchella* (Larsen) de Salas, Bolch et Hallegraeff 2003

Familia *Polykrikaceae* Kofoid et Swezy 1921

Género ***Polykrikos*** Bütschli 1873

*Polykrikos hartmanii* Zimmermann 1930

*Polykrikos schwartzii* Bütschli 1873

Orden Noctilucales Haeckel 1894

Familia *Noctilucaceae* Saville-Kent 1881

Género ***Noctiluca*** Suriray ex Lamarck 1816

*Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid 1920

Familia *Protodiniferaceae* Kofoid et Swezy 1921

Género ***Pronoctiluca*** Fabre-Domergue 1889

*Pronoctiluca pelagica* Fabre-Domergue 1889

(=*Rhynchomonas marina* Lohmann 1902; *Pelagorhynchus marinus* Pavillard 1917)

*Pronoctiluca spinifera* (Lohmann) Schiller 1933 (= *Protodinifer tentaculata* Kofoid et Swezy 1921)

#### Anexo IV: Láminas fotográficas y esquemáticas

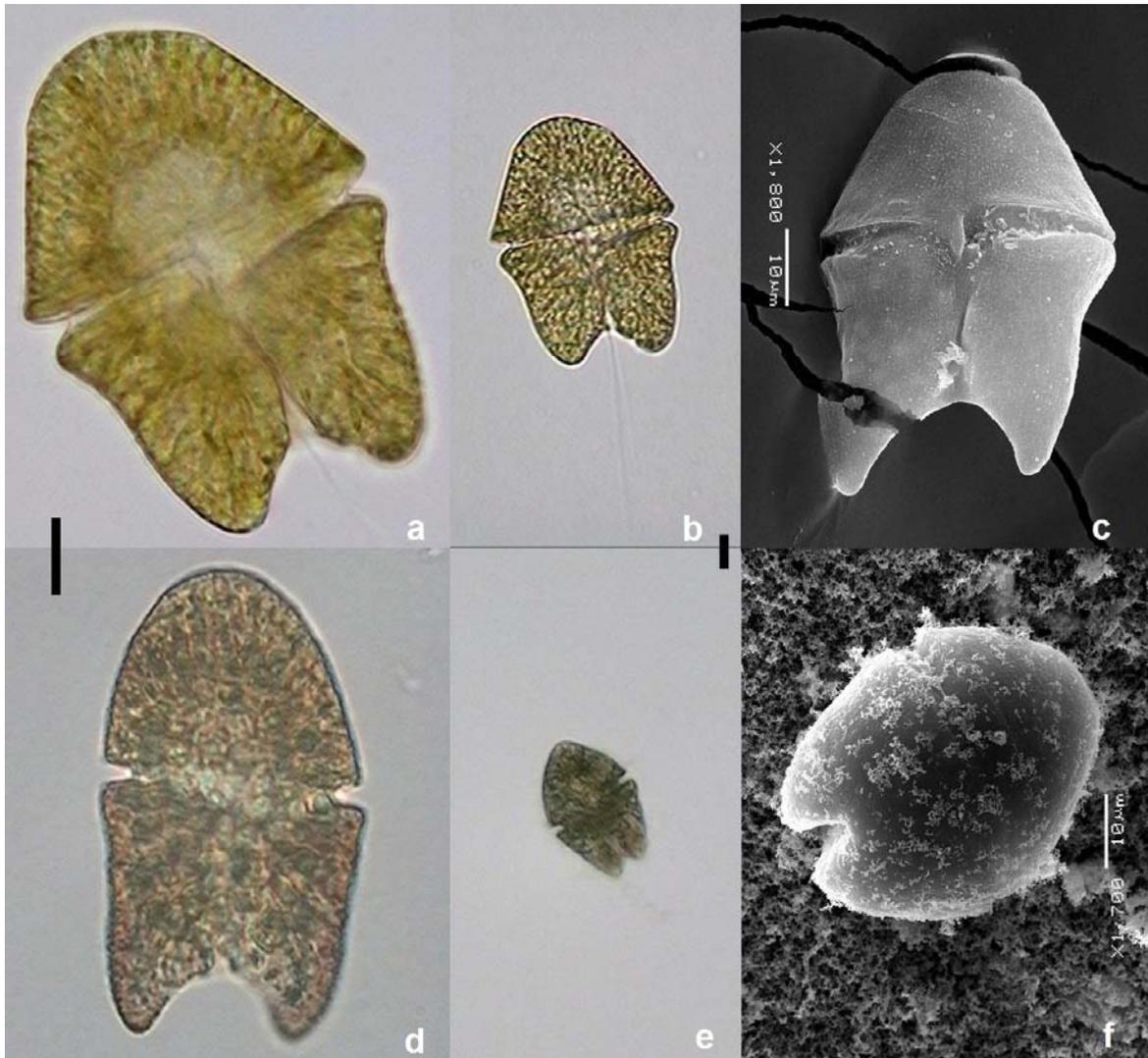


Lámina 1. Variabilidad morfológica del género *Akashiwo*. Su único representante *A. sanguinea* presenta distinta pigmentación (a,b). Los lóbulos del hipocono pueden tener diferente extensión (a-f). El aplanamiento es ventral (c). El material preservado con lugol no pierde la forma (b,e). El canal apical espiral es visible en MEB (c,f), nótese la cresta ventral en la unión de los extremos del *cingulum*. Ecalas 10  $\mu\text{m}$ .



Lámina 2. Variabilidad morfológica en células vivas de *Gymnodinium catenatum* (a-e). Células individuales alargadas con pigmentación marrón (a,b). Cadena de dos células ligeramente comprimidas con pigmentación dorada-marrón (c,d). Cadena de cuatro células (e). Fragmento de cadena de 64 células (f). Ecalas 10  $\mu\text{m}$ .



Lámina 3. Formación de cadenas de *Gymnodinium catenatum*. Cadena de 64 células vivas (a). Cadena de 12 células preservadas con glutaraldehído (b). Fragmento de cadena de 16 células preservadas con lugol (c). Ecalas 10  $\mu\text{m}$ .

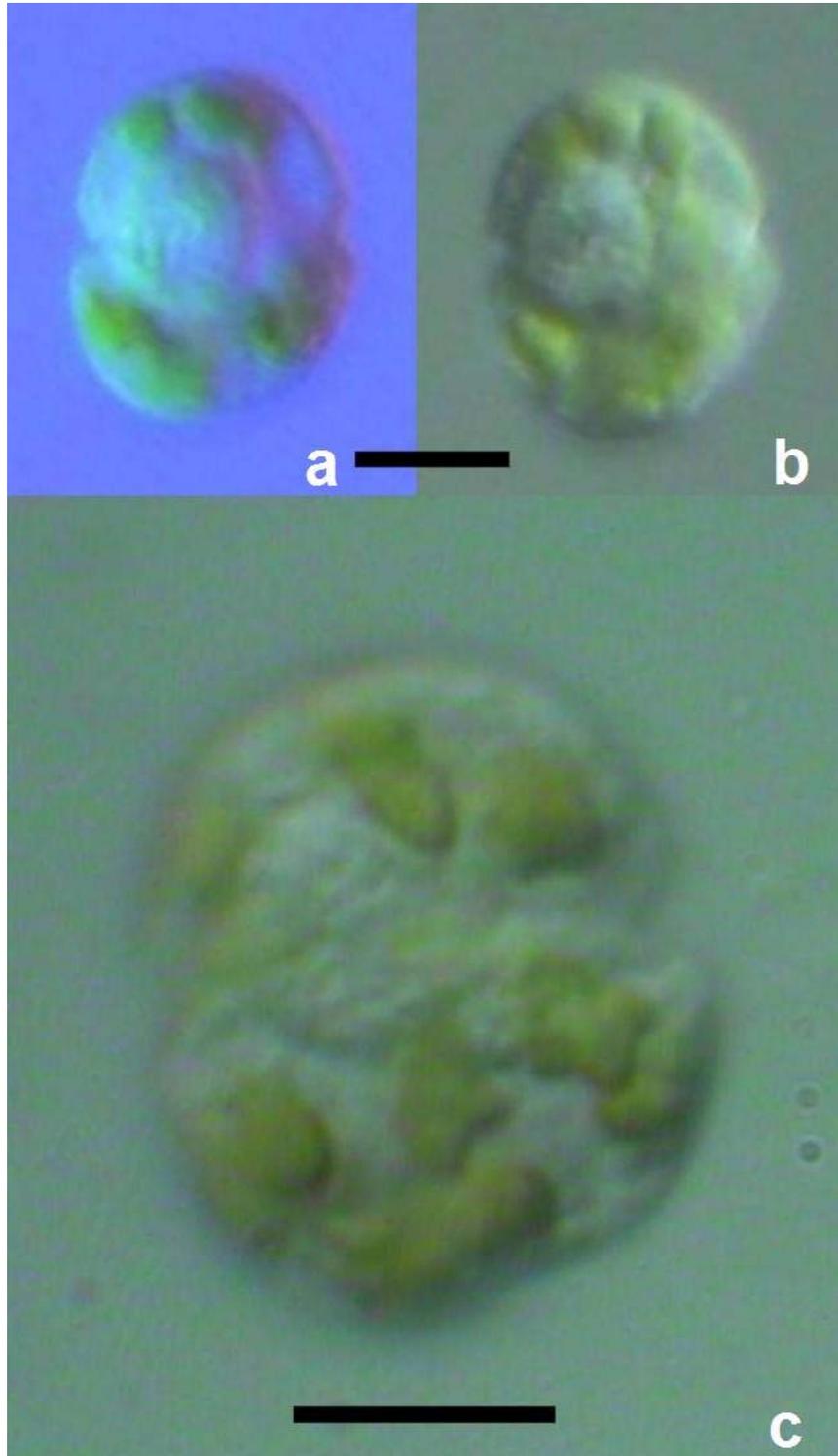


Lámina 4. Células vivas de *Karenia* sp. 1 bajo contraste diferencial. Los ejemplares muestran la forma y posición del núcleo, número y coloración de cloroplastos (a,b). Mismo ejemplar a 100 aumentos mostrando los cloroplastos de forma multilobulada.

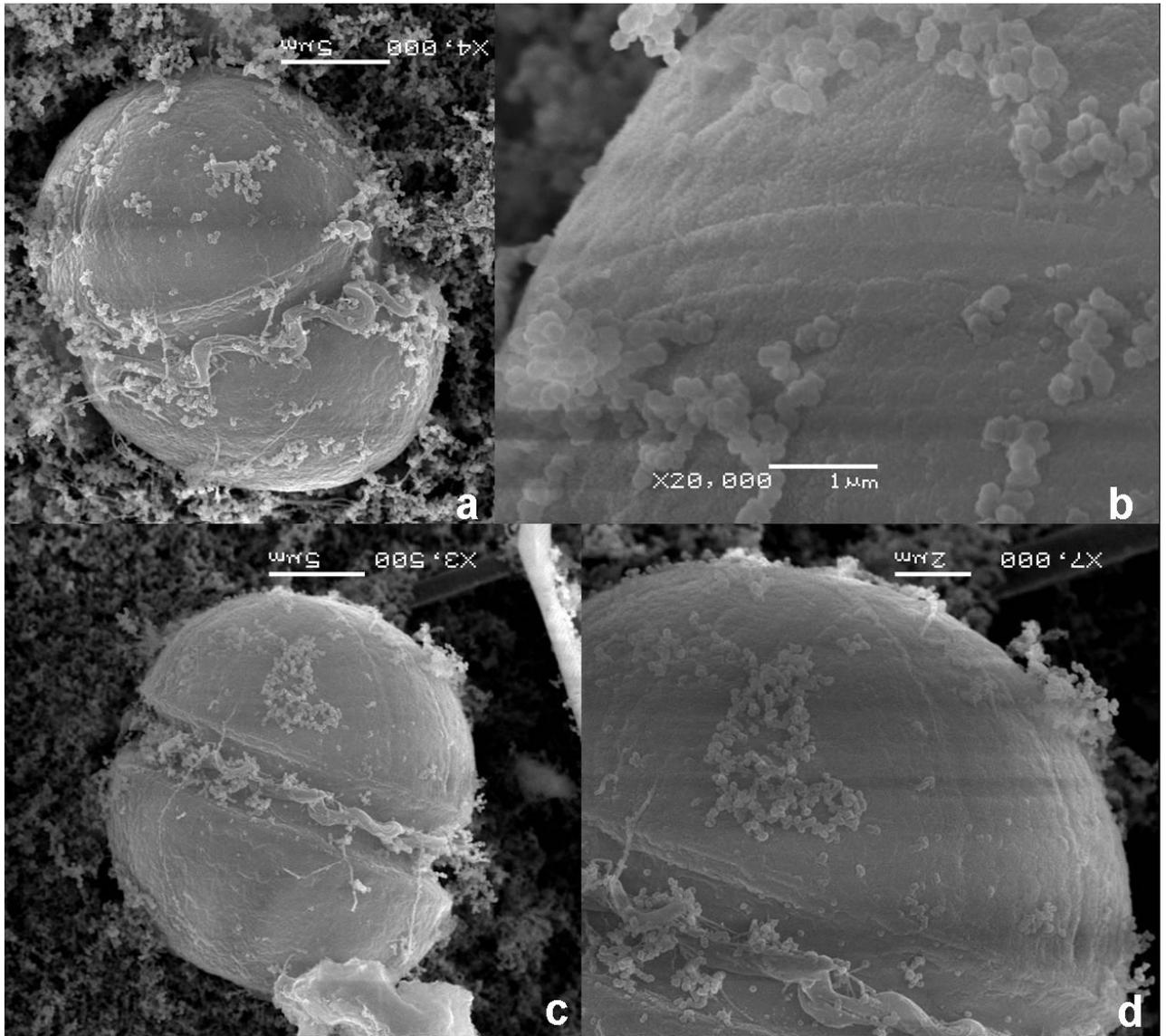


Lámina 5. Detalles en MEB del epicono de *Karenia* sp. 1. Vista lateral del ejemplar completo donde se observa el canal apical recto y las estrías del epicono (a). Acercamiento del epicono mostrando a detalle el canal apical recto, ligeramente excavado (b). Vista lateral mostrando dos surcos paralelos en el epicono (c). Mismo ejemplar en mayor magnificación (d).

## Anexo V. Características morfológicas del género *Karenia*

Características Morfológicas del Genero <i>Karenia</i>													
Especie	Forma del Núcleo	Localización	Excavación del hipocono	Canal apical ventral (largo del epicono, $\mu\text{m}$ )	Canal apical dorsal (largo del epicono, $\mu\text{m}$ )	Intrusión sulcal (en el epicono)	Tamaño celular rango y promedio (en $\mu\text{m} \pm \text{SD}$ )			Compresión dorsoventral	Proceso Apical (Carina/Cresta)	Cloroplastos	
							Largo	Ancho	Grosor			Forma	Número/Color
<i>K. asterichroma</i>	Esférico	Epicono central	Ligera a moderada	+ 0.50	Se extiende a la mitad del epicono ~ 0.50	Amplio, extendiéndose como hendidura truncada	30-40 (34.7 $\pm$ 2.8)	32-42 (32.5 $\pm$ 3.9)	17-25 (21.6 $\pm$ 2.3)	Moderada	Ausente/Ausente	Alargados, radiando del núcleo en forma de estrella	10-20/ ND
<i>K. bicuneiformis</i>	Ovalado	Hipocono izquierdo	Muy pronunciada	0.50	“corto”	Abierta, extendiéndose hacia el ápice	36.25 (33.8 - 38.62)	33.83 (31.3-36.36)	5	Pronunciada	Ausente/Ausente	Variable, con forma de disco al preservarse	Varios/ Verde-amarillo
<i>K. bidigitata</i>	Ovalado	Hipocono central	Moderada	0.25-0.50	Ausente	Abierta, extendiéndose a la derecha del apice	16-35 (29 $\pm$ 0.7)	18-40 (26 $\pm$ 0.8)	3-10	Pronunciada	Ausente/Ausente	Variable, reniforme a redondo, periféricos	Numerosos/ Verde-amarillo
<i>K. brevis</i>	Esférico	Hipocono izquierdo	Ligera o leve	“largo”	“corto”	Abierta,	23-34 (27.4 $\pm$ 0.4)	26-36 (30.2 $\pm$ 0.4)	10-15	Moderada	Bulbosa/Ausente	Periféricos	10-20/ Verde-amarillo
<i>K. brevisulcata</i>	Elíptico	Hipocono central	Leve	0.33-0.50	0.25-0.33	Cerrada con una desviación a la derecha	13-25	10-25	9-11	Leve	Ausente/Ausente	Alargados	2-varios/ Verde-amarillos
<i>K. concordia</i>	Esférico	Hipocono izquierdo (a veces central o en el epicono)	Leve	“muy largo”	“corto”	Cerrada con forma de cuña	15-33	14-32	7-12	Moderada	Ausente/ Presente	Alargados/ En epicono e hipocono	2-16/ Pardo-amarillo

Especie	Forma del Núcleo	Localización	Excavación del hipocono	Canal apical ventral (largo, $\mu\text{m}$ )	Canal apical dorsal (largo, $\mu\text{m}$ )	Intrusión sulcal (en el epicono)	Tamaño celular rango y promedio (en $\mu\text{m} \pm \text{SD}$ )			Compresión dorsoventral	Proceso Apical (Carina/Cresta)	Cloroplastos	
												Forma	Número/Color
<i>K. cristata</i>	Esférico	Hipocono central, se extiende hacia el epicono	Pronunciada	“largo”	“corto”	Presente (Abierta)	25.7 (24.05-27.35)	24.29 (21.79-26.79)	10	Moderada	Ausente/ Presente	Variable	Numerosos/ Verde amarillo
<i>K. digitata</i>	Esférico	Subcentral	Leve	0.50-0.66	0.33-0.50	Cerrado con forma de dedo	10-26.3 (21.5 $\pm$ 0.4)	10-22.5 (18.2 $\pm$ 0.4)	Poco plana	Leve	Ausente/ Ausente	Irregular (Sin forma)	10-20/ de verde-amarillo a amarillo-café
<i>K. longicanalis</i>	Esférico	Central	Leve	0.66-1.00	0.66	Ausente	17.5-35 (25.9 $\pm$ 0.8)	10-26.3 (21.1 $\pm$ 0.6)	Poco plana	Leve	Ausente/ Ausente	Redondos	Hasta 30/ Verde-amarillos
<i>K. mikimotoi</i>	Ovalado a reniforme	Hipocono izquierdo	Leve	0.50-0.66	0.25-0.33	Cerrado a levemente abierto con una desviación a la derecha	20-30 (24.8 $\pm$ 0.4)	16-30 (20.9 $\pm$ 0.3)	10-15	Moderada	Ausente/ Ausente	Irregular/ Periféricos	10-20/ Verde-amarillo
<i>K. papilionacea</i>	Esférico	Hipocono izquierdo	Pronunciada	0.25-0.33	0.25-0.33	Abierta, extendiéndose a la derecha del ápice	18-32 (24.7 $\pm$ 0.5)	18-43 (32.4 $\pm$ 0.9)	10-15	Moderada	Puntiagu da/Ausente	Pocos y grandes a muchos pequeños/ Periféricos	Variable/ Verde-amarillo
<i>K. selliformis</i>	Esférico	Hipocono central	Moderada	0.33-0.66	0.25-0.33	Abierta y estrecha, extendiéndose a la derecha del ápice	20-27 (23.6 $\pm$ 0.2)	18-24 (18.5 $\pm$ 0.3)	5-10	Pronunciada	Ausente/ Ausente	Reniformes/ Periféricos	Numerosos/ Verdes a Verde-amarillo
<i>K. umbella</i>	Esférico a elíptico	Central	Pronunciada	+ 0.50	Se extiende a la mitad del epicono ~ 0.50	Corta con forma de dedo en ángulo de 45°	29-42 (35.8 $\pm$ 3 .37)	21-32 (26.6 $\pm$ 2.9)	Poco plana 16-25	Leve	Ausente/ Ausente	Planos multilobulados/ Periféricos	20/ ND

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abbott, B.C. & Ballantine, D. 1957. The toxin of *Gymnodinium veneficum* Ballantine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 36: 169-89.
- Álvarez-Sánchez, L.B., Wyatt, L.B. & Stevenson, M.R. 1978. Circulación y masa de agua en la región de Boca del Golfo de California en la primavera de 1970. *Ciencias Marinas* 5 (1): 57-69.
- Alonso-Rodríguez, R., Ochoa, J.L. & Alcocer, M.U. 2005. Grazing of heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* (Mcartney) Kofoid on *Gymnodinium catenatum* Graham. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 47 (1): 6-10
- Anderson, D. M., Hoagland, P., Karou, Y. & White, A. 2000. *Estimated annual economic impacts from Harmful Algal Blooms in the United States*. Woods Hole: Woods Hole Oceanographic Institution. Technical Report WHOI-93-02. [http://www.whoi.edu/redtide/pertinentinfo/Economics\\_report.pdf](http://www.whoi.edu/redtide/pertinentinfo/Economics_report.pdf)
- Andersen, P. & Throndsen, J. 2003. Estimating cell numbers, *In*: Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M. & Cembella, A.D. (Eds.). *Manual on Harmful Marine Microalgae. Monographs on Oceanographic Methodology*. UNESCO, París. pp. 99-129.
- Balech, E. 1980. On thecal morphology of dinoflagellates with species emphasis on cingular and sulcal plates. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México 7: 55-64.
- Bauer, I., Maranda, L., Young, K.A., Shimizu, Y., Fairchild, C., Cornell, L., MacBeth, J. & Huang, S. 1995. Isolation and structure of caribenolide I, a highly potent antitumor macrolide from a culture free-swimming Caribbean dinoflagellate, *Amphidinium* sp. s1-36-5. *Journal of Organic Chemistry* 60: 1084-1086.
- Bergholtz, T., Daugbjerg, N. & Moestrup, Ø. 2005. On the identity of *Karlodinium veneficum* and description of *Karlodinium armiger* sp. nov. (Dinophyceae), based

on light and electron microscopy, nuclear-encoded LSU rDNA, and pigment composition. *Journal of Phycology* 42: 170-193.

Bhimachar, B.S. & George, P.C. 1950. Abrupt set-backs in the fisheries of the Malabar and Kanara coasts and 'red water' phenomenon as their probable cause. *Proceedings of the Indian Academy of Science* 31: 339-350.

Biecheler, B. 1952. Recherches sur les Péridiniens. *Bulletin Biologique de France et de Belgique* 34:1-149.

Bjørnsen, P.K. & Nielsen, T.G. 1991. Decimeter scale heterogeneity in the plankton during a pycnocline bloom of *Gyrodinium aureolum*. *Marine Ecology Progressive Series*. 73: 263-267.

Bolch, C.J.S., Negri, A.P. & Hallegraeff, G.M. 1999. *Gymnodinium microreticulatum* sp. nov. (Dinophyceae): a naked microreticulate cyst-producing dinoflagellate, distinct from *Gymnodinium catenatum* and *Gymnodinium nolleri*. *Phycologia*. 38 (4): 301-313.

Botes, L., Price, B., Waldron, M. & Pitcher G.C. 2002. A simple and rapid scanning electron microscope preparative technique for delicate "Gymnodinioid" Dinoflagellates. *Microscopy Research And Technique*. 59:128-130

Botes, L., Sym, S.D. & Pitcher, G.C. 2003a. *Karenia cristata* sp. nov. and *Karenia bicuneiformis* sp. nov. (Dinophysiales: Dinophyceae): two new *Karenia* species from the South African Coast. *Phycologia* 42 (6): 563-571

Botes, L., Smith, A.j. & Cook, P.A. 2003b. The potential threat of algal blooms to the abalone (*Haliotis midae*) mariculture industry situated around the South African coast. *Harmful Algae* 2 (4): 247–259.

Brand, L.E. & Compton, A. 2007. Long-term increase in *Karenia brevis* abundance along the Southwest Florida coast. *Harmful Algae* 6: 232–252

Brown, M.A.F., Dortch, Q., Van Dolah, F.M., Leighfield, T.A., Morrison, W., Thessen, A.E., Steidinger, K., Richardson, B., Moncreiff, C.A. & Pennock, J.R. 2006. Effect of salinity on the distribution, growth, and toxicity of *Karenia* spp. *Harmful Algae* 5: 199-212.

Cano-Pérez F.A. 1991. Golfo de California: Oceanografía Física *in*: De la Lanza E.G. (Comp.) *Oceanografía de Mares Mexicanos*. AGT Editor, S.A. México, pp. 453-495.

Cardwell, R.D. 1978. Oyster larvae mortality in south Puget Sound. *Proceedings in Natural Shellfisheries Association* 68: 88-89.

Casper, E.T., Patterson, S.S., Bhanushali, P., Farmer, A., Smith, M., Fries D.P., Paul, J.H. 2007. A handheld NASBA analyzer for the field detection and quantification of *Karenia brevis*. *Harmful Algae* 6: 112–118

Claparède, E. and Lachmann, J. (1859). Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. 2. *Mèmoires Institute Nationale Gèneve*. 6: 261-482.

Coats, D.W., Tyler, M.A. & Anderson, D.M. 1984. Sexual processes in the life cycle of *Gyrodinium uncatenum* (*Dinophyceae*): a morphocinetic overview. *Journal of Phycology* 20: 351-36.

Cortés-Altamirano R. (Ed.). 1998. *Las mareas rojas*. 1ra Ed. AGT Editor S.A. México, D.F. 161 p.

Cortés-Altamirano, R., Lavín, M., Sierra-Beltrán, A. & Cortés-Lara, M.C. 2006. Una hipótesis sobre el transporte de microalgas invasoras desde el Pacífico oeste tropical hasta el Golfo de California por las corrientes marinas. *Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa* 18: 19-26

Chang F.H. 1995. The first records of *Gymnodinium* sp. nov (cf. *breve*) (*Dinophyceae*) and other harmful phytoplankton species in the early 1993 blooms

in New Zealand. In: Lassus, P., Arzul, G., Erard, E., Gentien P. & Marcaillou C. (Eds.). *Harmful Marine Algal Blooms*. Lavoisier Intercept Ltd. Andover, pp 27-32.

Chang, F.H. 1999. *Gymnodinium brevisulcatum* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new species isolated from the 1998 summer toxic bloom in Wellington Harbour, New Zealand. *Phycologia* 38 (5):377-384.

Chang, F.H., Chiswell, S.M. & Uddstrom, M.J. 2001. Occurrence and distribution of *Karenia brevisulcata* (Dinophyceae) during the 1998 summer toxic outbreaks on the central east coast of New Zealand. *Phycologia* 40: 215-222.

Chang, F.H. & Ryan, K.G. 2004. *Karenia Concordia* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new nonthecate dinoflagellate isolated New Zealand northeast during the 2002 harmful algal bloom events. *Phycologia* 43 (5): 552-562.

Chang, F.H., Uddstrom, M.J., Pinkerton, M.H. & Richardson, K.M. 2008. Characterising the 2002 toxic *Karenia concordia* (Dinophyceae) outbreak and its development using satellite imagery on the north-eastern coast of New Zealand. *Harmful Algae* 7: 532-544

Chatton, E. 1933. *Pheopolykrikos beauchampii* nov. gen. nov. sp., dinoflagellate polydinide autothophe, dans l'étang de Thau. *Bulletin de la Societe Zoologique de France* 58: 251-254.

Darley W.M. 1987. *Algal Biology: a physiological approach*. Ed. Limusa, México D.F. 236 p.

Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J. & Moestrup, Ø. 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmored dinoflagellates. *Phycologia*, 39 (4): 302-317.

Dawes, J. D. 1991. *Botánica marina*. 1ra Ed. Ed. Limusa, México D.F. 673 p.

Dechraoui, M. Y., Naar, J., Pauillac, S. & Legrand, A. M. 1999. Ciguatoxins and brevetoxins, neurotoxic polyether compounds active on sodium channels. *Toxicon* 37: 125-143.

Deeds, J. R., Terlizzi, D. E., Adolf, J. E., Stoecker, D. K. & Place, A. R. 2002. Toxic activity from cultures of *Karlodinium micrum* (= *Gyrodinium galatheanum*) (Dinophyceae)—a dinoflagellate associated with fish mortalities in an estuarine aquaculture facility. *Harmful Algae* 1: 169-89

de la Lanza, G.E. 1991. *Oceanografía de los Mares Mexicanos*. AGT Editor, México. 569 p.

de Salas, M.F., Bolch, C., Botes, L., Nash, G., Wright, S.W. & Hallegraeff, G.M. 2003. *Takayama* gen. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new genus of unarmored dinoflagellates with sigmoid apical grooves, including the description of two new species *Journal of Phycology* 39: 1233-1246.

de Salas, M.F., Bolch, C.J.F. & Hallegraeff, G.M. 2004a. *Karenia asterichroma* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new dinoflagellate species associated with finfish aquaculture mortalities in Tasmania, Australia. *Phycologia* 43 (5): 624-631.

de Salas, M.F., Bolch, C.J.F. & Hallegraeff, G.M. 2004b. *Karenia umbella* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new potentially ichthyotoxic dinoflagellate species from Tasmania, Australia. *Phycologia* 43 (2): 166-175.

de Salas, M.F., Laza-Martínez, A. & Hallegraeff, G.M. 2008. Novel unarmored dinoflagellates from the toxigenic family *Kareniaceae* (Gymnodiniales): five new species of *Karlodinium* and one new *Takayama* from the Australian sector of the southern ocean. *Journal of Phycology* 44: 241-257 pp.

Dodge, D. J. 1982. *Marine Dinoflagellates of the British Islands*. Her majesty's stationery office, London. 303 p.

Dodson, A.N. & Thomas, W.H. *Reverse filtration*. In: Sournia, A. (Ed.) *Phytoplankton Manual*. Museum National d'Histoire Naturelle. París, Francia. 104-107 pp.

Dorantes-Aranda, J.J., García de la Parra, L.M., Alonso-Rodriguez, R., & Morquecho, E.L. 2009. Hemolytic activity and fatty acids composition in the ichthyotoxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* isolated from Bahía de La Paz, Gulf of California. *Marine Pollution Bulletin* 58 (10): 1401–1405.

Esqueda-Lara, K. 2008. *Riqueza de especies de dinoflagelados de red en dos regiones del Pacífico Tropical Mexicano*. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología Marina), Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM, México D.F. 238 p.

Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 19-38.

Fensome, R.A., Taylor, F.J.R., Norris, G., Sarjeant, W.A.S., Wharton, D.J. & Williams, G.I. 1993. *A classification of living and fossil dinoflagellates*. Micropaleontology Special Publication No. 7, Sheridan Press, Hanover. 351 p.

Filonov, A.E., Tereschenko, I.E. y Monzón, C.O. 2003. Hydrographic monitoring of El Niño 97-98 off the coast of southwest Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 307-312

Fraga, S., Bravo, I., Delgado, M., Franco, J.M. & Zapata, M. 1995. *Gyrodinium impudicum* sp. nov. (Dinophyceae), a non toxic, chain forming, red tide dinoflagellate. *Phycologia* 34 (6): 514-521.

Fraga, S. & Moestrup, Ø. 2004. *Dinoflagellates Order Gymnodiniales*. In: Ø. Moestrup (Ed.). IOC Taxonomic Reference List of Toxic Algae Intergovernmental Commission of UNESCO.

Fukuyo, Y., Takano, H., Chihara, M. & Matsuoka, K. (Eds.). 1990. *Red tide organisms in Japan. An Illustrated Taxonomic Guide*. Uchida Rokakuho Co. Ltd. Tokyo, 407 p.

Fukuyo, Y., Kodama, M., Ogata, T., Ishimaru, T., Matsuoka, M., Okaichi, T., Maala, A.M. & Ordoñez, J.A. 1993. Occurrence of *Gymnodinium catenatum* in Manila Bay, the Philippines. In: Smayda, T.J. & Shimizu, Y. (Eds.). *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier. Amsterdam, pp. 875-880.

Gárate-Lizárraga, I. 1991. Análisis de una marea roja causada por *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehrenberg, en Bahía Concepción, Baja California Sur en febrero de 1989. *Revista de Investigación Científica*. 2 (1): 35-43.

Gárate-Lizárraga, I., Bustillos-Guzmán, J.J., Alonso-Rodríguez, R. & Luckas, B. 2000. Comparative paralytic shellfish toxin profiles in two marine bivalves during outbreaks of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in the Gulf of California. *Marine Pollution Bulletin* 48: 378-402.

Gárate-Lizárraga, I., Hernández-Orozco, M.L., Band-Schmidt, C.J., Serrano-Casillas, G. 2001. Red tides along the coasts of Baja California Sur, Mexico (1984 to 2001). *Oceánides* 16 (2): 127-134.

Gárate-Lizárraga, I., Bustillos-Guzmán, J.J. & Alonso-Rodríguez, R. 2002. Distribution of *Gymnodinium catenatum* Graham, in coastal waters of Mexico. *Harmful Algae News* 23: 1-2.

Gárate-Lizárraga, I., López-Cortés, D.J., Bustillos-Guzmán, J.J. & Hernández-Sandoval, F. 2004. Blooms of *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniaceae) in the Gulf of California, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 52 (1): 51-58.

Gárate-Lizárraga, Band-Schmidt, C.J. & Grayeb-del Álamo, T. 2008. *Myrionecta*, *Gyrodinium* and *Katodinium* bloom in the Gulf of California. *Harmful Algae News: An IOC Newsletter on toxic algae and algal blooms* 37: 6-7.

Gárate-Lizárraga, Band-Schmidt, C.J., Aguirre-Bahena, F. & Grayeb-del Álamo, T. 2009. A multi-species microalgae bloom in Bahía de La Paz, Gulf of California, México (June 2008). *CICIMAR Océánides* 24(1):15-29

Garcés, E., Delgado, M., Masó, M. & Camp, J. 1999. *In situ* growth rate and distribution of the ichthyotoxic dinoflagellate *Gyrodinium corsicum* Paulmier in an estuarine embayment (Alfacs Bay, NW Mediterranean Sea). *Journal of Plankton Research* 21: 1977-1991.

Garces, E., Fernandez, M., Penna, A., Van Lenning, K., Gutierrez, A., Camp, J. & Zapata, M. 2006. Characterization of NW mediterranean *Karlodinium* spp. (Dinophyceae) strains using morphological, molecular, chemical and physiological methodologies. *Journal of Phycology* 42: 1096-1112.

Garfield, P.C., Packard, T.T., Friederich, O.E. & Codispoti, L.A. 1983. A subsurface particle maximum layer and microbial activity in the secondary nitrite maximum of North-Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Marine Research*. 41: 747-768.

Gentien, P. & Arzul, G. 1990. Exotoxin production by *Gyrodinium* cf. *aureolum* (Dinophyceae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 70: 571-581.

Gentien, P. 1998. Bloom dynamics and ecophysiology of the *Gymnodinium mikimotoi* species complex. In: Anderson, D.M., A.D. Cembella & G.M. Hallegraeff (Eds.). *Physiological ecology of harmful algal blooms*. NATO ASI Series, vol. G 41. Springer Verlag. Berlin, pp. 155-173.

Gómez, J. & Vélez, H. 1982. Variaciones estacionales de temperatura y salinidad en la region costera de la corriente de California. *Ciencias Marinas* 8 (2): 167-176.

Gómez, F. 2005. A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans. *Acta Botanica Croatica*. 64 (1): 129-212.

Gómez, F. 2007. Gymnodinioid dinoflagellates (Gymnodiniales, Dinophyceae) in the Open Pacific Ocean. *Algae* 22 (4): 273-286.

Graham, H.W. 1943. *Gymnodinium catenatum*, a new dinoflagellate from the Gulf of California. *American Microscopical Society Transactions* 62 (3): 259-261.

Guillard, R.R.L. & Keller, M.D. 1984. Culturing dinoflagellates. In: Spector, D.L. (Ed.). *Dinoflagellates*. Academic Press, London. pp. 391-442.

Guzmán. 2004. *Mortalidad de larvas y camarón en cultivo en Sinaloa, México, asociado a mareas rojas de Gymnodinium catenatum*. XIII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología y VI Reunión Internacional de Planctología. Nuevo Vallarta, Nayarit, México. pp. 54-55.

Hallegraeff, G.M. 1991. *Aquaculturists Guide to Harmful Australian Microalgae*. Fishing Industry Training Board of Tasmania/CSIRO Division of Fisheries, Hobart. 111 p.

Hallegraeff, G.M. & Bolch, C.J. 1991. Transport of toxic dinoflagellate cysts via ships' ballast water. *Marine Pollution Bulletin*. 22: 27-30.

Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32 (1): 79-99

Hallegraeff, G.M. & Fraga, S. 1998. Bloom dynamics of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*, with emphasis on Tasmanian and Spanish coastal waters. In: Anderson, D.M., Cembella, A.D. & Hallegraeff, G.M. (Eds.). *Physiological ecology of harmful algal blooms, NATO ASI Series, vol. G 41*. Springer-Verlag. Berlin, pp. 59-80.

Halstead, B.W. 1978. *Poisonous and Venomous Marine Animals of the World*. Darwin Press, Princeton.

Hansen, G. & Larsen, J. 1992. Dinoflagellater i danske farvande. *In*: Thomsen, H.A. (Ed.). *Plankton i de indre danske farvande*. Havforskning fra Miljøstyrelsen. Miljøministeriet Miljøstyrelsen.

Hansen, G. 1995. Analysis of the thecal plate pattern in the dinoflagellate *Heterocapsa rotundata* (Lohmann) comb. nov. (*Katodinium rotundatum* (Lohmann) Loeblich). *Phycologia* 34:166-170.

Hansen, G., Daugbjerg, N. & Henriksen, P. 2000. Comparative study of *Gymnodinium mikimotoi* and *Gymnodinium aureolum* comb. nov. (= *Gyrodinium aureolum*) based on morphology, pigment composition, and molecular data. *Journal of Phycology* 36: 394-410.

Hansen, G., Botes, L. & De Salas, M.F. 2007. Ultrastructure and large subunit rDNA sequences of *Lepidodinium viride* reveal a close relationship to *Lepidodinium chlorophorum* comb. nov. (= *Gymnodinium chlorophorum*). *Phycological Research* 55: 25-41.

Haywood, A.J., Steidinger, K.A., & Truby, E.W. 2004. Comparative morphology and molecular phylogenetic analysis of three new species of the genus *Karenia* (Dinophyceae) from New Zealand. *Journal of Phycology* 40: 165-179

Herdman, C. 1922. Notes on dinoflagellates and other organisms causing discolouration of the sand at Port Erin II. *Proceedings of the Transactions of the Liverpool Biological Society* 36:15-30.

Hernández-Becerril, D.U. 1988. Especies de fitoplancton tropical del Pacífico Mexicano. Dinoflagelados y cianobacterias. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 30 (2): 187-196.

Hernández-Becerril D. U. 2003. La diversidad del fitoplancton marino de México: un acercamiento actual. *In*: Barreiro, M.T., Meave, M.E., Signoret, M. & Figueroa,

M.G. *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología (SOMPAC), UAM y ECOSUR. México, DF., pp. 1-17. 284.

Hernández-Becerril, D.U., Meave, M.E. & Flores-Granados, C. 2003. Dinoflagelados del orden Dinophysiales en las costas Mexicanas. *In*: Barreiro, M.T., Meave, M.E., M.G. Signoret, M. & Figueroa, M.G. *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología (SOMPAC), UAM y ECOSUR. México, DF., pp. 19-42.

Hernandez-Becerril, D.U., Alonso-Rodriguez, R., Alvarez-Gongora, C., Baron-Campis, S.A., Ceballos-Corona, G., Herrera, Silveira, J. Meave del Castillo, M.E., Juarez-Ruiz, N., Merino-Virgilio, F., Morales-Blake, A.R., Ochoa, J.L., Orellana-Cepeda, E., Ramirez-Camarena, C. & Rodríguez-Amador, R. (2007). Toxic and harmful marine phytoplankton and microalgae (HABs) in Mexican Coasts. *Journal of Environmental Science and Health Part A.*, 42: 1349-1363.

Hirasaka, K. 1922. On a case of discolored sea-water. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 10: 161-164.

Hoagland, P., Anderson D.M., Karou, Y. & White A.W. 2002. The economic effects of harmful algal blooms in the United States: estimates, assessment issues, and information needs. *Estuaries* 25: 677-695.

Hoppenrath, M. 2000. *Taxonomische und ökologische Untersuchungen von flagellant mariner sande, dissertation*. University of Hamburg, Germany. 311p.

Hoppenrath, M. & Leander, B.S. 2007. Character evolution in polykrikoid dinoflagellates. *Journal of Phycology* 43: 366-377.

Hoppenrath, M. 2008. *Orientation of a motile dinoflagellate cell*. Forschungsinstitut Senckenberg, German Centre for Marine Biodiversity Research, Wilhelmshaven, Germany. Disponible en: [http://tolweb.org/articles/?article\\_id=4756](http://tolweb.org/articles/?article_id=4756)

Hoppenrath, M., Yubukia, N., Bachvaroffb, T. R. & Leander, B. S. 2010. Re-classification of *Pheopolykrikos hartmannii* as *Polykrikos* (Dinophyceae) based

partly on the ultrastructure of complex extrusomes. *European Journal of Protistology* 46: 29-37.

Horstman D.A., McGibbon S., Pitcher G.C., Caldee D., Hutchings L. & Williams P. 1991. Red tides in False Bay, 1959-1989, with particular reference to recent blooms of *Gymnodinium* sp. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 47: 611-627.

Hulburt, E.M. 1957. The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biological Bulletin* 112 (2): 196-219

Hulburt, H.E. & Thompson, J.D. 1980. A numerical study of Loop Current intrusions and eddy shedding. *Journal of Physical Oceanography*. 10: 1611-51.

Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC). 2004. *IOC taxonomic reference list of toxic algae*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. Disponible en: [www.bi.ku.dk/ioc](http://www.bi.ku.dk/ioc) (13 Septiembre 2009).

Jørgensen, M.F., Murray, S. & Daugbjerg, N. 2004. *Amphidinium* revisited I. Redefinition of *Amphidinium* (Dinophyceae) based on cladistic and molecular phylogenetic analyses. *Journal of Phycology*. 40: 351-365.

Kim, H. G. 1998. *Cochlodinium polykrikoides* blooms in Korean coastal waters and their mitigation. In: Reguera, B., Blanco, J., Fernández, M. L. & Wyatt T. (Eds). *Harmful Algae*. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. Santiago de Compostela, pp. 227-228.

Kim, D., Oda, T., Muramatsu, T., Kim, D., Matsuyama, Y., & Honjo, T. 2002. Possible factors responsible for the toxicity of *Cochlodinium polykrikoides*, a red tide phytoplankton. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C: Toxicology & Pharmacology*. 132 (4): 415-423.

Kim, C.J., Kim, H.G., Kim, C.H., & Oh, H.M. 2007. Life cycle of the ichthyotoxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in Korean coastal waters. *Harmful Algae* 6:104-111

Kofoed, C.A. 1909. On *Peridinium steinii* Jørgensen, with a note on nomenclature of the skeleton of *Peridinidae*. *Archiv für Protistenkunde* 16: 25-47.

Kofoed, C.A. 1911. On the skeletal morphology of *Gonyaulax catenata*. *University of California Publications in Zoology* 8: 287-294.

Kofoed, C.A. & Swezy, O. 1921. *The free living unarmored dinoflagellata: Memoirs of the University of California Volume 5*. University of California Press, Berkeley, California. 563p.

Kubanek, J., Snell, T.W. & Pirkle, C. 2007. Chemical defense of the red tide dinoflagellate *Karenia brevis* against rotifer grazing. *Limnology and Oceanography*, 52 (3): 1026-1035.

Kusek, K.M., Vargo, G., Steidinger, K., 1999. *Gymnodinium breve* in the field in the lab and in the newspaper: a scientific and journalistic analysis of Florida red tides. *Contribution in Marine Science*. 34: 1-229.

Landsberg, J.H. 2002. The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Reviews in Fisheries Science* 102: 113-390.

Larsen, J. & Sournia, A. 1991. The diversity of heterotrophic dinoflagellates. In: Patterson D.J. & Larsen, J. (Eds). *The biology of free-living heterotrophic flagellates*. Systematic Association, Special Volume 45. Clarendon Press, Oxford, pp. 313-332.

Larsen, J. 1994. Unarmored dinoflagellates from Australian waters I. The genus *Gymnodinium* (Gymnodiniales, Dinophyceae). *Phycologia* 33: 24-33.

Larsen, J. 2002. Dinoflagelados atecados potencialmente toxígenos en el cono sur americano. *In: Sar, E.A., Ferrario, M.E. & Reguera, B. (Eds.). Floraciones algales nocivas en el cono sur americano.* Instituto Español de Oceanografía. Vigo. pp. 147-154.

Lebour, M.V. 1917. The microplankton of Plymouth Sound from the region beyond the breakwater. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 11: 132-182.

Lebour, M.V. 1925. The dinoflagellates of the Northern Seas: I-VII. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom* 1: 1-250.

Levinton J. S. 1995. *Marine Biology: Function, Biodiversity and Ecology.* Oxford. pp

Licea-Durán, S., Moreno-Ruiz, J.L., Santoyo-Reyes, H. & Figueroa G. 1995. *Dinoflagelados del Golfo de California.* Universidad Autónoma de Baja California Sur, SEPFOMES, PROMARCO. México, D.F. 165 p.

Licea, S., Zamudio, M.E., Luna, R., Soto, J. 2004. Free living dinoflagellates in the southern Gulf of México: Report of data (1979-2002). *Phycological Research* 52 (4): 419-428.

López-Cortés, D.J., Bustillos-Guzmán, J.J. & Gárate-Lizárraga, I. 2006. Unusual mortality of Krill (Crustacea: Euphausiacea) in Bahía de La Paz, Gulf of California *Pacific Science* 60 (2): 235-242.

Mackenzie, L., Rhodes, L., Till, D., Chang, E. H., Kasper, H., Haywood, A., Kapa, J. & Waker, B. 1995. A *Gymnodinium* sp. bloom and the contamination shellfish with lipid soluble toxins in New Zealand, Jan-April 1993. *In: Lassus, P., Arzul, G., Erard, E., Gentien, P. & Marcaillou, C. (Eds.). Harmful Marine algal blooms.* Lavoisier Intercept Ltd. Andover, pp 795-800.

Magaña, H. & Villareal, T. 2006. The effect of environmental factors on the growth rate of *Karenia brevis* (Davis) G. Hansen and Moestrup. *Harmful Algae* 5: 192-198.

Maier, A.F., Dortch, Q., Van-Dolah, F.M., Leighfield, T.A., Morrison, W., Thessen, A.E. & Steidinger, K. 2006. Effect of salinity on the distribution, growth, and toxicity of *Karenia* spp. *Harmful Algae* 5: 199-212.

Margalef, R. 1961. Hidrografía y fitoplancton de un área marina de la costa meridional de Puerto Rico. *Investigación Pesquera*. 18: 33-96.

Martin, G.W. 1929. Dinoflagellates from marine and brackish waters of New Jersey. *University of Iowa Studies in Natural History* 12: 1-32.

Matsuoka, K. & Fukuyo, Y. 1986. Cyst and motile morphology of colonial dinoflagellate *Pheopolykrikos hartmanii* (Zimmermann) comb. nov. *Journal of Plankton Research* 8: 811-818.

Matsuoka, K. & Iwataki, M. 2004. Present status in study on a harmful algal unarmored *Cochlodinium polykrikoides* Margalef. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*. 51: 38-45.

Matsuoka, K., Iwataki, M. & Kawanami, H. 2008. Morphology and taxonomy of chain-forming species of the genus *Cochlodinium* (Dinophyceae). *Harmful Algae* 7: 261-270.

Meave del Castillo, M. E. & Hernández-Becerril, D. U. 1998. Fitoplancton. In: Tapia-García, M. (Ed.). *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*. Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F. pp. 59-74.

Mee, L. D., M. Espinosa M. & G. Díaz. 1986. Paralytic shellfish poisoning with a *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific coast of Mexico. *Marine Environmental Research* 19: 77-92.

Menden-Deuer, S., Lessard, E.J. & Satterberg, J. 2001. Effect of preservation on dinoflagellate and diatom cell volume and consequences for carbon biomass predictions. *Marine Ecology Progress Series* 222: 41-50.

Meneard, H.W. & Smith, S.M. 1966. Hypsometry of ocean basins provinces. *Journal Geophysical Research* 71 (18): 4305-4325.

Moestrup, Ø. 1994. Economic aspects: 'blooms', nuisance species, and toxins. *In: Green J.C., Leadbeater B.S.C. (Eds.). The haptophyte algae Volume 51.* Clarendon Press, Oxford. pp. 265-85.

Moestrup, Ø., Codd, G.A., Elbrächter, M., Faust, M.A., Fraga, S., Fukuyo, Y., Cronberg, G., Halim, Y., Taylor, F.J.R. & Zingone, A. 2004. IOC taxonomic reference list of toxic algae. *Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*. Disponible en: [www.bi.ku.dk/ioc](http://www.bi.ku.dk/ioc) (12 Noviembre 2009)

Moestrup, Ø., Bergholtz, T. & Daugbjerg, N. 2005. On the identity of *Karlodinium veneficum* and description of *Karlodinium armiger* sp. nov. (Dinophyceae), based on light and electron microscopy, nuclear-encoded LSU rDNA, and pigment composition. *Journal of Phycology* 42: 170-193.

Moestrup, Ø. & Daugbjerg, N. 2007. On dinoflagellate phylogeny and classification. *In: Brodies, J. & Lewis, J. (Eds.). Unraveling the algae, the past, present, and future of algal systematics.* CRC Press, New York. pp. 215-230.

Monreal-Gómez, M.A., & Salas de León, D.A. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. *In: Lavin, M.F. (Ed.). Contribuciones a la oceanografía física en México, Monografía N° 3.* Unión Geofísica Mexicana, Ensenada, México. pp. 183-199.

Morales-Blake, A., D. Hernández Becerril & C. Cavazos-Guerra. 2000. Registros de Mareas Rojas en las bahías de Manzanillo Colima, México. *In: Ríos-Jara, E., Juárez-Carrillo, E., Pérez-Peña, M., López-Uriarte, E., Robles Jarero, E.G., Hernández Becerril, D.U. & Silva-Briano, M. (Eds.). Estudios sobre plancton en México y el Caribe.* Sociedad Mexicana de Planctología y Universidad de Guadalajara. pp. 81-82.

Morales-Blake, A., Cavazos-Guerra, C. & Hernández-Becerril D.U. 2001. Unusual HABs in Manzanillo Bay, Colima, México. *Harmful Algae News*, An IOC Newsletter on toxic algae and algal blooms 22: 6.

Morquecho-Escamilla, L. & Alonso-Rodríguez, R. First record of *Cochlodinium fulvescens* in Mexican Pacific. *Harmful Algae News*, An IOC Newsletter on toxic algae and algal blooms 37: 5.

Naar, J.P., Flewelling, L.J., Lenzia, A., Abbott, J.P., Granholmb, A., Jacocksa, H.M., Gannon, D., Henry M., Pierce, R., Badena, D.G., Wolny, J. & Landsberg J.H. 2007. Brevetoxins, like ciguatoxins, are potent ichthyotoxic neurotoxins that accumulate in fish. *Toxicon* 50: 707-723.

Negri, A.P., Bolch, C.J.S., Blackburn, S.I., Dickman, M., Llewellyn, L.E. & Mendez, S. 2001. Paralytic shellfish toxins in *Gymnodinium catenatum* strains from six countries. *In*: Hallegraeff, G.M., Blackburn, S.I., Bolch, C.J. & Lewis, R.I. (Eds.). *Harmful algal blooms 2000*. Intergovernmental Oceanographic Commission of Unesco, Paris. pp. 210-213.

National Fisheries Research and Development Institute (FRDI). 2004. *Harmful Algal Blooms in Korean Coastal Waters from 2002–2003*. National Fisheries Research and Development Institute, Korea.

Nowlin, W.D. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. *In*: Capurro, L.R.A. & Reid J.L. (Eds.). *Contributions on the physical oceanography of the Gulf of México*. University of Texas Press, Austin. pp. 3-52.

Ochoa, J. L., Hernandez-Becerril, D. U., Luch-Cota, S., Arredondo-Vega, B. O., Nuñez-Vázquez, E., Heredia-Tapia, A., Perez-Linares, J. & Alonso-Rodriguez, R. Marine biotoxins and harmful algal blooms in Mexico's Pacific littoral. *In*: F.J.R. "Max" Taylor & Trainer, V. L (Eds.). *Harmful algal blooms in the PICES region of the North Pacific*. Secretariat/Publisher, PICES SCIENTIFIC REPORT No 23. North Pacific Marine Science Organization, Sidney, B.C., Canada, pp. 119-128.

Oda, M. 1935. *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami n. Sp. (MS) no akashiwo to ryusando no koka (The red tide of *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami n. sp. and the influence of copper sulfate on the red tide). *Dobutsugaku Zasshi, Zoological Society of Hapan* 47: 31-48.

Okolodkov, Y.B. & Dodge, J.D. 1997. Morphology of some rare and unusual dinoflagellates from the north-eastern Atlantic. *Nova Hedwigia* 54: 353-365.

Okolodkov, Y.B. & Gárate-Lizárraga, I. 2006. *An annotated checklist of dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. Acta Botanica Mexicana* 74: 1-154.

Onoue, T. & Nozawa, K. 1989. Separation of toxins from harmful red tides occurring along the coast of Kagoshima Prefecture. In: Okaichi, T., Anderson, D. M. & Nemoto, T. (Eds.). *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Elsevier. New York, pp. 371-374.

Partensky, F., Vaulot, D., Couté, A. & Sournia, A. 1988. Morphological and nuclear analysis of the bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium* cf. *aureolum* and *Gymnodinium nagasakiense*. *Journal of Phycology* 24: 408-415.

Pérez-Cruz, B., Bustillos-Guzmán, J. & Palomares-García, R. 2005. *Tasa de acumulación y depuración de toxinas paralíticas producidas por Gymnodinium catenatum (Graham 1943) en la almeja chocolata Megapitaria squalida (Sowerby, 1835)*. X Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés, A.C. y IV Simposium Internacional sobre el Mar de Cortés. Mazatlán, Sinaloa.

Ramírez-Camarena, C., Cortés-Altamirano, R. & Muñoz-Cabrera, L. 1999. Red tide caused by the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* off Mazatlán Bay, Sinaloa, México in 1997. *Revista de Biología Tropical* 47 (1): 77-80.

Reguero, M. y García-Cubas, A. 1989. Moluscos de la plataforma continental de Nayarit: sistemática y ecología (cuatro cruceros oceanográficos). *Anales del instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 16: 33-58.

Reynolds C.S. 2006. *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.

Roden, G.I. & Groves, G.W. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *Journal of Marine Research* 18:10-35

Rosales-Hoz M.T., Carranza-Edwards, A., Arias-Reynada A. & Santiago-Pérez S. 1992. Distribución de metales en sedimentos recientes del sureste del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*,

Schiller, J. 1933. Dinoflagellatae (Peridineae). In: Rabenhorst, L. (Ed.). *Kryptogamen flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz: Zehnter Band Flagellatae*. Akademische Verlags-gesellschaft, Leipzig. 590 p.

Schiller, J. 1933. Dinoflagellatae (Peridineae). In: Rabenhorst, L. (Ed.). *Kryptogamen flora of Deutschland, Österreich und der Schweiz* 10(3). II Teil. Akademische Verlags-gesellschaft. Leipzig. 590 p.

Siano, R., Wiebe H., Kooistra, C. F., Montresor, M. & Zingone, A. 2009. Unarmoured and thin-walled dinoflagellates from the gulf of naples, with the description of *Woloszynskia cincta* sp. nov. (Dinophyceae, Suessiales). *Phycologia* 48: (1) 44-65.

Sournia, A. 1995. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into biodiversity. In: Lassus, P., Arzul, G., Erard, E., Gentien, P. & Marcaillou, C. (Eds). *Harmful marine algal blooms*. Lavoisier, Intercept Ltd, Paris. pp. 103-12.

Spector, D.L. (Ed.). 1984. *Dinoflagellates*. Academic Press, Orlando. 545 pp.

Steidinger, K. A., Truby, E. W., & Dawes, C. J. 1978. Ultrastructure of the red tide dinoflagellate *Gymnodinium breve*. I. General description. *Journal of Phycology* 14: 72-79.

Steidinger, K. A., Babcock, C., Mahmoudi, B., Tomas, C., & Truby, E. W. 1989. Conservative taxonomic characters in toxic dinoflagellate species identification. *In*: Okaichi, T., Anderson, D. M. & Nemoto, T. (Eds.) *Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology*. Elsevier Science Publishing Company, New York, NY, USA pp. 285-288.

Steidinger, K. A. 1993. Some taxonomic and biologic aspects of toxic Dinoflagellates. *In*: Falconer I. R. (Ed.). *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press. London, pp. 1-28.

Steidinger, K. A., Landsberg J. H., Truby E.W. & Blakesley, B. A. 1996. The use of SEM in identifying small "Gymnodinioid" Dinoflagellates. *Nova Hedwigia* 112: 415-422.

Steidinger, K.A. & Tangen, K. 1996. Dinoflagellates. *In*: Tomas, C.R. (Ed.) *Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates*. Academic Press, San Diego 568 p.

Steidinger, K.A. & Tangen, K. 1997. Dinoflagellates. *In*: Tomas, C.R. (Ed.) *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego. pp. 387-584.

Steidinger, K. A., Landsberg, J. H., Truby, E. W. & Roberts, B. S. 1998a. First report of *Gymnodinium pulchellum* (Dinophyceae) in North America and associated fish kills in the Indian River, Florida. *Journal of Phycology* 34: 431-437.

Steidinger, K.A., Vargo, G.A., Tester, P.A. & Tomas, C.R. 1998b. Bloom dynamics and physiology of *Gymnodinium breve* with emphasis on the Gulf of Mexico. *In*: Anderson, D.M., Cembella, A.D. & Hallegraeff, G.M. (Eds.). *Physiological ecology of harmful algal blooms, NATO ASI Series, vol. G 41*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 133-153.

Steidinger, K., Wolny, J.L. & Haywood, A.J. 2008. Identification of Kareniaceae (Dinophyceae) in the Gulf of Mexico. *Nova Hedwigia* 133: 269-284.

Stein F.R. von 1878. *Der Organismus der Infusionsthier nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet*. III. Abteilung 1. Hälfte Engelmann, Leipzig, 154 pp.

Takayama, H. 1985. Apical grooves of unarmoured dinoflagellates. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*. 32: 129-140.

Takayama, H. & Matsuoka, K. 1991. A reassessment of the specific characters of *Gymnodinium mikimotoi* Miyake et Kominami ex Oda and *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi. *Bulletin of the Plankton Society of Japan*. 38: 53-68.

Tamayo, J.L. 1970. *Geografía Moderna de México*. Ed. Trillas, S.A. México. 390 p.

Tápanes, J.J. & González-Coya, F. 1989. Hidrometeorología del Golfo de México y Banco de Campeche. *Geofísica Internacional* 19 (4): 335-354.

Taylor, F.J.R. 1976. *Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the RV <<Anton Bruun>>*. Bibliotheca Botanica, Stuttgart. 234p.

Taylor, F.J.R. 1985. The taxonomy and relationship of red tide flagellates. *In*: Anderson, D.M., White, A.W. & Baden, D.G. (Eds.). *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, New York. pp. 11-26-

Taylor, F.J.R. (Ed.). 1987. *The biology of dinoflagellates*. Blackwell, Oxford. 705 p.

Taylor, F.J.R., Y. Fukuyo & Larsen, J. 1995. Taxonomy of harmful dinoflagellates. *In*: Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M. & Cembella, A.D. (Eds.), *Manual on Harmful Marine Microalgae, IOC Manuals and Guides No. 33*. UNESCO, Paris. pp. 283-317.

- Taylor, F.J.R., Fukuyo, Y., Larsen, J. & Hallegraeff, G.M. 2004. Taxonomy of harmful dinoflagellates. *In*: Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M., Cembella, A.D. (Eds.). *Manual on harmful marine microalgae, Monographs on oceanographic methodology 11*. Unesco, Paris. pp. 389-432.
- Truby, E.W. 1997. Preparation of single-celled marine dinoflagellates for electron microscopy. *Microscopy Research And Technique* 36: 337-340.
- Turrubiates-Morales, J.R. 1994. *Registro de Gymnodinium sanguineum Hirasaka 1922, en la marea roja observada en bahía Tortugas, B.C.S., durante abril-agosto de 1991*. Memorias IX Simposio Internacional de Biología Marina. La Paz, Baja California Sur, México. pp. 81-85.
- Vargas-Montero, M., Freer-Bustamante, E., Guzmán, J.C. & Vargas, J.C. 2008. Florecimientos de dinoflagelados nocivos en la costa Pacífica de Costa Rica. *Hidrobiológica* 18 (1): 15-23
- Woelke, C.E. 1961. Pacific oyster *Crassostrea gigas* mortalities with notes on common oyster predators in Washington waters. *Proceedings in Natural Shellfisheries Association* 51: 53-66.
- Wynne, T.T., Stumpf R.B., Tomlinson M.C. Ransibrahmanakul, A. & Villareal, T. A. 2005. Detecting *Karenia brevis* blooms and algal resuspension in the western Gulf of Mexico with satellite ocean color imagery. *Harmful Algae* 4: 992-1003.
- Wyrski, K. 1965. Corrientes superficiales del Océano Pacífico Tropical. *Comisión Interamericana del Atún Tropical* 9: 271-293.
- Yang, Z.B., Takayama, H., Matsuoka, K., & Hodgkiss, I.J. 2000. *Karenia digitata* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new harmful algal bloom species from the coastal waters of west Japan and Hong Kong. *Phycologia* 39 (6): 463-470.

Yang, Z.B., I.J. Hodgkiss & G. Hansen. 2001. *Karenia longicanalis* sp. nov. (Dinophyceae): a New Bloom-Forming Species Isolated from Hong Kong, May 1998. *Botanica Marina* 44 (1): 67-74.

Yatsumoto T., Seino, N., Murakami, Y. & Murata, M. 1987. Toxins produced by benthic dinoflagellates. *Biological Bulletin* 172: 128-131.

Zingone, A. & Enevoldsen, H.O. 2000. The diversity of harmful algal blooms: a challenge for science and management. *Ocean & Coastal Management* 43: 725-748.

## GLOSARIO

**Acrobases:** en los dinoflagelados atecados. Extensión delgada del *sulcus* en la porción anterior de la célula, la cuál alcanza el ápice. Canal apical

**aff.:** abreviatura que indica afinidad a un taxón cuando no se tiene la total seguridad.

**Aguas de lastre:** agua de mar utilizada para mejorar la estabilidad de las embarcaciones, ya que, sin el peso de la carga, su centro de gravedad queda por encima de la línea de flotación y esto provoca que escoren. Cálculos actuales estiman en más de 13.000 millones de litros el agua lastre que transporta anualmente la flota mercante en todo el mundo, arrastrando consigo piedras, sedimentos y unas 4.000 especies animales y vegetales. Se considera que este trasiego se ha convertido en el mayor vector para la transferencia marina de organismos.

**Alvéolos:** vesículas aplanadas ubicadas debajo de la membrana celular en los dinoflagelados, si se cubren con celulosa forman parte de la armadura o teca de los dinoflagelados tecados.

**Anfiesma:** término empleado por Schütt (1895) para la cubierta de la célula de los dinoflagelados. Conjunto de cuatro a cinco membranas que rodea la típica célula motil de los dinoflagelados.

**Antápice:** terminación posterior de la célula.

**Ápice:** terminación anterior de la célula.

**Armado, armadura:** célula que contiene placas rígidas o semirígidas (de celulosa) dentro de las vesículas de la anfiesma. A menudo las placas son gruesas y ornamentadas con reticulaciones.

**Atecado:** desnudo, dinoflagelado que carece de placas de celulosa debido a que dentro de las vesículas del anfiesma posee una sustancia amorfa (no celulosa) o bien, dichas vesículas se encuentran vacías.

**Basiónimo:** término con el que se designa la base o referente cuando hay un cambio nomenclatural en el nombre de una especie.

**Bicónica:** forma compuesta por dos conos unidos en su base.

**Bilobulada:** forma con dos partes onduladas.

**Canal apical:** acrobases. estructura superficial compuesta de múltiples vesículas apicales localizado en la parte anterior de muchos dinoflagelados atecados o desnudos.

**Canal longitudinal:** ver *sulcus*.

**Canal transverso:** ver *cingulum*

**Carina:** proceso apical. protuberancia en el ápice de algunos dinoflagelados del género *Karenia*.

**cf.:** abreviatura que se aplica a una especie <<en contexto de>> o <<comparable a>> o <<similar a>>.

**Cingular:** que se refiere al *cingulum* o cíngulo.

**Cingulum:** (cíngulo) en dinoflagelados, canal deprimido que rodea a la célula, puede rodearlo varias veces a lo que se llama torsión del *cingulum*. Surco transversal ubicado entre la epiteca o epicono y la hipoteca o hipocono.

**Conespecífico:** se considera que dos o más individuos, poblaciones o taxones son conespecíficos si pertenecen a la misma especie.

**Cosmopolita:** común en todos o la mayoría de los sitios similares en su tipo alrededor del mundo.

**Cresta ventral:** en los dinoflagelados con flagelación dinoconte, una cresta identificable en el lado derecho de la intrusión sulcal en el epicono.

**Cuerno:** extensión del citoplasma cubierto por placas.

**Desnudo:** atecado, dinoflagelado que carece de placas de celulosa debido a que dentro de las vesículas del anfrisma posee una sustancia amorfa (no celulosa) o bien, estas se encuentran vacías.

**Desplazado, desplazamiento:** en el *cingulum*. Término empleado para describir un *cingulum* en el cual las dos terminaciones no se encuentran en el mismo nivel.

**Dinokaryon, dinocarion:** núcleo característico de los dinoflagelados de vida libre, se encuentra condensado observando los cromosomas en bandas.

**Dinoquiste:** forma de resistencia dentro del ciclo vital de los dinoflagelados, resultado probablemente de una fusión de gametos.

**Dinoxantina:** pigmento carotenoide del tipo de las xantofilas, característico de los dinoflagelados.

**Dislocación:** en los dinoflagelados que poseen flagelación dinocente es la ubicación relativa del cingulum cuando éste no es ecuatorial. El cingulum puede ubicarse en la porción anterior o posterior de la célula.

**DT:** diámetro total.

**Emend.:** corrección de una descripción, respetando el estatus del taxón.

**Epicono:** episoma, en los dinoflagelados atecados es la parte anterior o superior de la célula, ubicado por encima del *cingulum*.

**Episoma:** epiteca, epicono. Porción anterior o superior de un dinoflagelado típico de vida libre.

**Epiteca:** episoma, en los dinoflagelados tecados es la porción anterior o superior de la célula, ubicada por encima del *cingulum*.

**Epitracto:** nombre usado por los paleontólogos para nombrar la porción anterior de un quiste.

**Espinas:** protuberancias sólidas que generalmente terminan en una punta afilada.

**Estigma:** organelo sensible a la luz, compuesto de pequeñas gotas de lípidos y compuestos carotenoides que les permiten detectar la dirección de la luz.

**Estrías:** estriaciones superficiales. Ornamentación superficial con apariencia de líneas longitudinales o bordes. En especies tecadas pueden estar interrumpidas.

**Eufótica, zona:** zona iluminada del océano. Generalmente va de la superficie hasta donde la luz penetra 1%.

**Eutrofización:** sobre-enriquecimiento de un cuerpo de agua con nutrientes alóctonos que trae como resultado un crecimiento excesivo de algunos organismos y por efecto directo o indirecto de los mismos el agotamiento de la concentración de oxígeno.

**Fascicular:** ornamentación dispuesta en secciones.

**Flagelo:** undulipodio, apéndice móvil con forma de látigo que brinda propiedades de movimiento a muchos organismos unicelulares y en algunas células de organismos multicelulares. Posee una estructura característica: forma cilíndrica, diámetro uniforme en toda su longitud, con una terminación redondeada,

semiesférica. Su núcleo es un cilindro de nueve dobletes de microtúbulos que rodean otros dos centrales. A esta estructura se le denomina **Axonema**.

**Flagelo longitudinal:** ver *sulcus*.

**Flagelo transverso:** ver *cingulum*.

**Florística:** estudio de la composición de especies vegetales, o relativo a las especies vegetales de una comunidad.

**Fucoxantina:** pigmento xantofila de color castaño.

**Fusiforme:** en forma alargada, redondeada de un lado y puntiaguda del otro.

**Gymnodinioide:** dinoflagelado desnudo con un *cingulum* ecuatorial y los dos flagelos característicos. Pueden ser gametos o estadios móviles de algunos géneros de dinoflagelados.

**HAB:** abreviatura de los vocablos anglosajones *Harmful Algal Bloom*, las interpretaciones al español son FAN y PAN.

**Hialino, Hialina:** sustancia translúcida. Estructura de silicato sólido transparente.

**Hipocono:** en los dinoflagelados atecados, la porción posterior de la célula, localizada por debajo del *cingulum*.

**Hipoteca:** parte inferior de la célula localizada abajo del *cingulum*.

**Hipotracto:** porción posterior de un quiste.

**Hipoxia:** estado de deficiencia de oxígeno.

**Lanceolada:** en forma de punta o de lanza.

**Lenticular:** forma semejante a la lenteja.

**Lobulada:** forma con una parte redondeada y saliente.

**LT:** longitud total.

**Marea roja:** fenómenos bio-ópticos que implican un umbral de biomasa vegetal que provoca la extinción de la luz.

**Mixótrofo, Mixotrófico:** organismo fotosintético que tiene la capacidad de utilizar compuestos orgánicos.

**NSP:** abreviatura de envenenamiento neurotóxico por consumo de mariscos. Proviene de los vocablos anglosajones *Neurotoxic Shellfish Poisoning*.

**Oblonga:** en forma más larga que ancha.

**Ocelo:** órgano receptor de estímulos luminosos.

**PAN:** abreviatura de Proliferaciones Algales Nocivas, sinónimo de (**FAN**) Florecimientos Algales Nocivos, ambas palabras son una interpretación de los vocablos ingleses *Harmful Algal Bloom* (**HAB**).

**Peridinina:** carotenoide de color amarillo, característico de los dinoflagelados.

**Pirenoide:** corpúsculo proteico, incoloro y refringente observado en los cloroplastos.

**Pleomorfismo:** término que define la aparición de dos o más formas estructurales de un organismo durante su ciclo de vida.

**Polimorfismo:** relativo a múltiples formas. Una especie polimórfica es aquella que se caracteriza por la presencia de diferentes formas.

**Poro:** abertura o canal en la anfroncha de los dinoflagelados, pueden realizar funciones de ingestión o extrusión de materiales u organelos con mecanismos de defensa o alimentación, incluso producción de mucus.

**Poro apical:** estructura distintiva encontrada en muchos géneros de dinoflagelados, a menudo tienen una forma particular. Consiste en una placa límite y una placa, y el poro puede estar elevado o transformado en un cuerno.

**Poro flagelar:** depresión en la superficie de la célula a través de la cual emerge el flagelo.

**Poro ventral:** poro presente en la superficie ventral de la mayoría de las especies del género *Karlodinium* J. Larsen

**Proceso:** espinas u otras proyecciones, a menudo muy elaboradas, encontrados en los quistes de los dinoflagelados.

**PSP:** envenenamiento paralizante por consumo de mariscos, proviene los vocablos ingleses *Paralytic Shellfish Poisoning*.

**Púsula:** vacuola grande, no pulsátil. Estructura única de los dinoflagelados, usualmente asociada con los poros flagelares. Puede parecer como una estructura en forma de saco rosado. Probablemente involucrada en la osmoregulación.

**Quiste:** en dinoflagelados estado de resistencia o latencia en la historia de vida de un dinoflagelado, probablemente siempre formado a partir de la fusión de los gametos. La pared del quiste a menudo posee más de una capa y puede estar ornamentada con espinas u otros procesos.

**Series kofoidianas:** arreglo de las placas en la superficie de los dinoflagelados tecados. Sistema básico de nomenclatura que consiste en un número de series de placas: apicales, precingulares, cingulares, sulcales, postcingulares y antapicales; designadas ‘,’’, c, s, ‘’’’, ‘’’’, respectivamente. Las placas intercalares (c.f.) también pueden estar presentes.

**Sulcus:** surco perpendicular al *cingulum*, se observa solo en vista ventral. Canal vertical que se extiende al episoma y al hiposoma, el cual guía el flagelo longitudinal, en algunas especies tecadas llega a invadir la epiteca como una placa sulcal y en especies desnudas puede estar asociada al canal apical.

**Tabulación:** arreglo de las placas de la superficie de los dinoflagelados tecados.

**Taxón:** grupo de organismos emparentados que pertenecen a cualquier jerarquía (familia, género, especie).

**Teca:** complejo de membranas múltiples con vesículas que contienen celulosa.

**Tecado:** relativo a la teca, que posee placas de celulosa en las vesículas de la anfiesma.

**Tentáculo:** apéndice prensil encontrado en algunos dinoflagelados de gran talla.

**Transdiámetro:** porción del diámetro que se observa solo en una vista, ventral o dorsal, correspondiendo a la mitad del diámetro.

**var.:** abreviatura que indica una variedad dentro de una misma especie.

**Vesículas tecaes:** vesículas poligonales que comprimidas unas contra otras constituyen capas de la membrana en los dinoflagelados.

**Zona de transición:** área geográfica en la que existe un efecto diferencial en la dispersión de la biota; en dicha región se presentan diferencias taxonómicas que dependen de la antigüedad y la historia de dicha área.