



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL  
NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

**ESTUDIO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE  
DINOFLAGELADOS EN BAHÍA CONCEPCIÓN,  
GOLFO DE CALIFORNIA: RELACIÓN ENTRE  
LAS FASES QUÍSTICA Y VEGETATIVA**

**T E S I S**

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos  
Naturales  
(Orientación en Biología Marina)

p r e s e n t a

**Lourdes Morquecho Escamilla**

La Paz, B. C. S., abril de 2004.

## ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 12 del Mes de febrero del 2004, se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., para revisar la Tesis de Grado titulada:

**"Estudio de la dinámica poblacional de dinoflagelados en Bahía Concepción, Golfo de California: relación entre las fases quística y vegetativa"**

Presentada por la alumna:


**MARIA DE LOURDES MORQUECHO ESCAMILLA**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN **BIOLOGIA MARINA**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISION REVISORA

  
Dr. Carlos M. Lechuga Devéze  
DIRECTOR DE TESIS

  
Dr. Sergio Hernández Trujillo  
CO-TUTOR

  
Dr. Yuri Okolodkov  
CO-TUTOR

  
Dr. Sergio Aguilera  
CO-TUTOR

  
Dr. Enrique Martínez-Hernández  
CO-TUTOR

  
DRA. THELMA ROSA CASTELLANOS CERVANTES  
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

## CONFORMACIÓN DE COMITÉS

### **Esta tesis fue dirigida por:**

Dr. Carlos H. Lechuga Devéze

Centro de Investigaciones Biológicas del  
Noroeste, S. C. (CIBNOR)

### **El comité tutorial y revisor de tesis:**

Dr. Sergio Aguiñiga García

Centro de Interdisciplinario de Ciencias  
del Mar (CICIMAR-IPN)

Dr. Sergio Hernández Trujillo

Centro de Interdisciplinario de Ciencias  
del Mar (CICIMAR-IPN)

Dr. Carlos H. Lechuga Devéze

Centro de Investigaciones Biológicas del  
Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Enrique Martínez Hernández

Universidad Autónoma de México  
(UNAM)

Dr. Yuri Okolodkov

Universidad del Mar (UMAR)

### **El comité sinodal:**

Dr. Sergio Aguiñiga García

Centro de Interdisciplinario de Ciencias  
del Mar (CICIMAR-IPN)

Dr. Sergio Hernández Trujillo

Centro de Interdisciplinario de Ciencias  
del Mar (CICIMAR-IPN)

Dr. Carlos H. Lechuga Devéze

Centro de Investigaciones Biológicas del  
Noroeste, S. C. (CIBNOR)

Dr. Enrique Martínez Hernández

Universidad Autónoma de México  
(UNAM)

Dr. Yuri Okolodkov

Universidad del Mar (UMAR)

Dr. Alfonso Maeda Martínez (suplente)

Centro de Investigaciones Biológicas del  
Noroeste, S. C. (CIBNOR)

## RESUMEN

La dinámica poblacional de dinoflagelados meroplanctónicos fue estudiada en Bahía Concepción, B.C.S., de 1999 al 2001. Se realizó un seguimiento y análisis de la distribución de quistes de dinoflagelados en sedimentos Holocénicos, su abundancia y composición taxonómica; así como de la relación existente entre factores hidrológicos y la presencia de dinoflagelados meroplanctónicos y los periodos de producción de sus quistes. La composición de los quistes en los sedimentos, estuvo integrada por Peridiniales calcáreos, Peridiniales orgánicos y Gymnodiniales; identificándose a nivel de especie un total de 25 morfotipos. Los quistes vacíos constituyeron el 75-90% con la dominancia de los Peridiniales calcáreos (30-70%) y Gonyaulacales (13-44%), representados principalmente por *Scrippsiella trochoidea* y *Lingulodinium polyedrum*. También es de particular importancia el hallazgo del quiste del dinoflagelado tóxico *Gymnodinium catenatum* y los primeros registros para el Golfo de California de *Alexandrium margalefii*, *Protoperidinium americanum*, *P. denticulatum* y *P. latissimum*, lo que permite ampliar su rango de distribución hacia zonas sub-tropicales del Pacífico Mexicano, particularmente el área del Golfo de California. En el primer centímetro de sedimento, la abundancia varió entre 173 y 9,933 quistes g<sup>-1</sup> (peso húmedo) y se observó que ésta se incrementa hacia el interior de la bahía. El patrón de distribución y abundancia de los quistes sugiere que la bahía actúa como una trampa y que su composición refleja una comunidad que se desarrolla localmente. A través de ensayos de germinación fue posible establecer la relación quiste-teca de: *Alexandrium margalefii* y *Protoperidinium denticulatum*; así como el establecimiento de los cultivos de *A. margalefii*, *Gonyaulax digitale*, *Gonyaulax spinifera*, *Gymnodinium catenatum*, *Lingulodinium polyedrum*, *Protoceratium* sp., *Protoperidinium denticulatum* y *Scrippsiella trochoidea*. La producción *in situ* de quistes de dinoflagelados fue registrada por primera vez en México. El estadio de reposo del dinoflagelado tóxico *G. catenatum* y del potencialmente tóxico *Alexandrium pseudogonyaulax*, así como de otras especies formadoras de marea roja fueron encontrados en trampas. La composición de los quistes recién formados fue comparable a la del estadio móvil en la columna de agua. La tasa de incorporación de quistes fue comparable a la reportada en diferentes ambientes costeros del mundo. Mientras que la variación estacional de la abundancia de los principales dinoflagelados meroplanctónicos y su relación con las tasas de incorporación de quistes, coincide con los periodos transitorios de la columna de agua (turbulencia-estratificación y estratificación-turbulencia), que se desarrollan a principios de primavera y el otoño. De acuerdo al análisis de factores, las variables fisicoquímicas que correlacionan con la presencia de las principales especies meroplanctónicas, son en orden de importancia: temperatura, fosfatos, oxígeno disuelto, silicatos, nitritos y nitratos. En Bahía Concepción los quistes Gonyaulacales y de *S. trochoidea* se desarrollan durante la declinación de los florecimientos, como una estrategia para contrarrestar condiciones adversas y para asegurar un inóculo viable una vez que se reanuden condiciones óptimas para su desarrollo. En contraste en *G. catenatum*, a través de germinaciones recurrentes, el estadio móvil se mantiene por periodos prolongados.

Palabras clave: dinámica poblacional, dinoflagelados, estratificación, eutroficación, germinación, Golfo de California, producción de quistes, quistes, trampas de quistes.

## ABSTRACT

The population dynamics of meroplanktonic dinoflagellates, with a special emphasis on their resting cysts, was studied in Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico, in 1999-2001. Monitoring and analysis of dinoflagellate cyst distribution in Holocene sediments, their abundance and taxonomic composition, seasonality of dinoflagellates and cyst production periods related to hydrological factors were considered. Cyst composition in sediments included the calcareous and organic Peridinales, Gonyaulacales, and Gymnodinales, with 25 morphotypes identified at species level. Empty thecae constituted 75-90% of cyst assemblages dominated by the calcareous Peridinales (30-70%) and Gonyaulacales (13-44%), represented mainly by *Scrippsiella trochoidea* and *Lingulodinium polyedrum*. Of particular note is the occurrence of cysts of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*, as well as the first records of *Alexandrium margalefii*, *Protoperidinium americanum*, *P. denticulatum* and *P. latissimum* in the Gulf of California. These occurrences extend their geographic distribution to the subtropical Mexican Pacific, mainly in the Gulf of California. In the uppermost centimeter of sediment, counts varied from 173 to 9,933 cysts g<sup>-1</sup> of wet weight, and increased in abundance in the inner area of the bay. Cyst abundance and distribution patterns suggest that the bay acts as a cyst trap, and that cyst assemblages reflect the local community of meroplanktonic dinoflagellates. With cyst germination assays, it was possible to register *Alexandrium margalefii* and *Protoperidinium denticulatum* for the first time in the Gulf of California and to establish cultures of *Alexandrium margalefii*, *Gonyaulax digitale*, *G. spinifera*, *Gymnodinium catenatum*, *Lingulodinium polyedrum*, *Protoceratium* sp., *Protoperidinium denticulatum*, and *Scrippsiella trochoidea*. *In situ* production of dinoflagellate cysts was recorded for the first time in Mexico. The resting stages of toxic *Gymnodinium catenatum* and potentially toxic *Alexandrium pseudogonyaulax*, as well as other red tide-forming dinoflagellates, were collected in cyst traps. Cyst assemblages were linked with the composition of vegetative stages in the water column. Production yields were found to be comparable with those in other areas worldwide. Seasonal abundance of major meroplanktonic dinoflagellates and relationships with yields of newly-formed cysts coincides with transitional periods (from mixed to stratified and from stratified to mixed water column) that occur in early spring and early fall, respectively. From factor analysis, the physico-chemical variables that correlate with the presence of the major meroplanktonic species are, in descending order of importance: temperature, phosphates, dissolved oxygen, silicates, nitrites, and nitrates. In Bahía Concepción, the Gonyaulacales and *Scrippsiella trochoidea* cysts are present during declines in algae blooms as a mechanism to counteract adverse conditions and to secure an inoculum for blooming when favorable conditions return. In contrast, *G. catenatum* cysts maintain the motile stage over prolonged periods with recurrent germination.

Keywords: cyst, cyst deposition, cyst traps, dinoflagellate, eutrophication, germination, Gulf of California, population dynamics, stratification.

*La perseverancia no tiene nada que ver con la insistencia. Un guerrero siempre retorna a la lucha. Pero no por obstinación, si no porque nota el cambio en el tiempo.*

MANUAL DEL GUERRERO DE LA LUZ

*Dedico este trabajo a Baja California Sur,  
tierra sorprendente que me acogió hace 20  
años, permitiéndome prosperar en todos los  
sentidos.*

## **RECONOCIMIENTOS**

Al Dr. Mario Martínez G., Director General del CIBNOR, por darme la oportunidad de participar en el programa de superación académica.

A todos los miembros del Programa de Posgrado del CIBNOR y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme facilidades logísticas y financieras (beca 144391) para realizar mi doctorado.

Este trabajo de investigación se realizó con el financiamiento de los proyectos GEA-8, GEA-11, AYCG-8, AYCG-11, PC3.3 y R33598-B.

A la confianza que me otorgó mi director de tesis, el Dr. Carlos H. Lechuga D.

A los doctores Sergio Aguiñiga G., Sergio Hernández T., Enrique Martínez H. y Yuri Okolodkov, por acceder a participar en mi comité tutorial. El seguimiento, análisis y aportaciones al trabajo que realicé, me dejan una enseñanza invaluable.

Al Dr. Enrique Martínez H., quién me recibió en el Instituto de Geología (Lab. de Palinología) de la UNAM, para la realizar una estancia de entrenamiento técnico sobre métodos palinológicos. También me proporcionó material bibliográfico que fue y será de gran utilidad.

Al Dr. Yuri Okolodkov por compartir su gran experiencia como taxónomo, interés de colaboración, confianza y amistad.

A las MC. Diana Góngora G. y Amada Reyes S. por su amistad y confianza al colaborar conmigo en la realización de algunos muestreos, ensayos de germinación de quistes y diversas actividades curatoriales de la CODIMAR. Su experiencia y apoyo han sido invaluable.

A cMC. Francisco Hernández S., cMC. Iban Murillo M. y Felipe Zapata V. por apoyarme con el trabajo de campo y laboratorio.



A la Dra. Rosalba Alonso R. y al Instituto de Limnología de la UNAM (unidad académica de Mazatlán) por compartir su acervo bibliográfico. Rosalba, agradezco tu confianza, amistad y sentido permanente de colaboración.

A la Dra. Christine Band S. por la identificación taxonómica de *Alexandrium margalefii* y realizar microfotografías con SEM, durante su estancia en WHOI.

Al MC. Ángel Carrillo G. por su excelente trabajo en el diseño de los diagramas metodológicos.

A las instancias académicas, técnicas, administrativas y de servicios del CIBNOR que de una u otra manera apoyaron y facilitaron la realización de este trabajo.

A mis compañeros y amigos de *PL* y *Master* por escucharme y apoyarme a auto-reconocerme y ver y comunicar la vida de un modo diferente.

A Isaac y Evangelina por ser mis padres y darme todo lo mejor. Mis logros han sido y serán gracias a su ejemplo.

A mis hermanos y sobrinos por su confianza y ayudarme a crecer.

A Ángel por compartir su vida conmigo y respaldarme siempre.

A René y José Ramón por su gran amistad.

## **PREFACIO**

### **La presente tesis integra los siguientes artículos**

1. Morquecho, L. y C. H. Lechuga-Devéze. 2003. Dinoflagellate cysts in Recent sediments from Bahía Concepción, Gulf of California. *Bot. Mar.* 46: 132-141.

2. Morquecho, L. y C. H. Lechuga-Devéze. Seasonal occurrence of dinoflagellates and cyst production related to environmental variables in Bahía Concepción, Gulf of California (Mexico). Sometida a **Botanica Marina**.

3. Morquecho, L., D. Góngora-González, A. Reyes-Salinas y Y. Okolodkov. Cyst theca relationships of marine dinoflagellates isolated from Bahía Concepción, Gulf of California. **En preparación** (no se incluye en la sección de anexos).

4. Morquecho, L. y Y. Okolodkov. First record of *Protoperidinium denticulatum* in Mexico. **Nota en preparación** (no se incluye en la sección de anexos).

## CONTENIDO

	Pág.
Introducción	1
Hipótesis	6
Objetivos	6
Materiales y Métodos	
Colecta de sedimento marino y método de limpieza y concentración de quistes	8
Ensayos de germinación de quistes	9
Medición de variables físicas y determinación de nutrientes	11
Análisis de la fracción microfitoplanctónica y colecta de quistes con trampa	11
Resultados	
Composición de quistes en sedimentos Holocénicos	15
Patrón de abundancia y distribución de quistes en sedimentos Holocénicos	15
Relación quiste-teca a partir de ensayos de germinación	20
Variación estacional de las condiciones hidrológicas	31
Variación estacional del microfitoplancton	33
Variación estacional y composición de los dinoflagelados meroplanctónicos	35
Variación estacional de la producción de quistes de dinoflagelados	37
Análisis de correlación entre dinoflagelados meroplanctónicos y variables fisicoquímicas.	42
Discusión	
Composición taxonómica, patrón de abundancia y distribución de quistes en sedimentos Holocénicos	45
Relación quiste-teca de dinoflagelados meroplanctónicos	48
Variación estacional de dinoflagelados meroplanctónicos, periodos de producción de quistes y su relación con las variables hidrológicas	51
Conclusiones	61
Recomendaciones y perspectivas	64
Referencias	65

## RELACIÓN DE FIGURAS

	Pág.
<b>Figura 1</b> Área de estudio	5
<b>Figura 2</b> Estaciones de colecta de sedimento marino	9
<b>Figura 3</b> Método de limpieza y concentración de quistes de dinoflagelados	10
<b>Figura 4</b> Estaciones de muestreo de variables fisicoquímicas, microfitoplancton y quistes recién formados	12
<b>Figura 5</b> Detalle del diseño de las trampas de dinoquistes y sistema de flotación y lastre	14
<b>Figura 6</b> Abundancia total y porcentaje de la composición de los grupos de quistes	19
<b>Figura 7</b> Similitud entre estaciones de acuerdo a la composición y abundancia de quistes en sedimento	19
<b>Figura 8</b> A) Variación de la temperatura atmosférica y periodo de lluvias, B) Variación estacional de los valores promedio de temperatura, oxígeno disuelto, y nutrientes	31
<b>Figura 9</b> Variación mensual de la temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes en la columna de agua	32
<b>Figura 10</b> Variación mensual de los principales grupos microfitoplanctónicos en las estaciones 1 (□) y 2 (□) localizadas en la cuenca central de la bahía	34
<b>Figura 11</b> Variación en la abundancia de las principales especies de dinoflagelados meroplanctónicos y periodos de producción de sus quistes, en las estaciones 1 (●, □) y 2(o, □) localizadas en la cuenca central de la bahía	43
<b>Figura 12</b> Análisis de Factores. Posición de las principales especies de dinoflagelados meroplanctónicos (Aa= <i>Alexandrium affine</i> , Ap= <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i> , Gc= <i>Gymnodinium catenatum</i> , Lp= <i>Lingulodinium polyedrum</i> , Ps= <i>Pyrophacus steinii</i> y St= <i>Scrippsiella trichoidea</i> ) y variables fisicoquímicas (OD= oxígeno disuelto, T= temperatura y nutrientes) en relación al espacio definido por el primer y segundo factor	44

## RELACIÓN DE LÁMINAS

	Pág.
<b>Lámina 1</b> Quistes de dinoflagelados en sedimentos Holocénicos de Bahía Concepción	18
<b>Lámina 2</b> <i>Gymnodinium catenatum</i>	26
<b>Lámina 3</b> Complejo <i>Gonyaulax</i>	28
<b>Lámina 4</b> Relación quiste-teca de dinoflagelados Gonyaulacales y Peridiniales	30
<b>Lámina 5</b> Quistes de dinoflagelados colectados en trampas	39

## RELACIÓN DE TABLAS

	Pág.
<b>Tabla I</b> Presencia y abundancia de quistes de dinoflagelados en Bahía Concepción	16
<b>Tabla II</b> Especies representativas de diatomeas y dinoflagelados holoplanctónicos registradas en Bahía Concepción	35
<b>Tabla III</b> Especies de dinoflagelados meroplanctónicos registradas en Bahía Concepción. La forma de resistencia de las especies marcadas con asterisco también se encontró en trampas	36
<b>Tabla IV</b> Tiempos de permanencia y abundancias máximas de las principales especies de dinoflagelados meroplanctónicos	37
<b>Tabla V</b> Producción de quistes (quistes $m^{-2} d^{-1}$ ) durante los periodos abril-septiembre, 2000 y marzo-septiembre 2001. Se indica con sombreado gris los periodos en que hubo pérdida de trampas	41
<b>Tabla VI</b> Análisis de Factores. Pesos factoriales o correlación factorial de las variables fisicoquímicas y especies de dinoflagelados meroplanctónicos, con el 1 <sup>er</sup> y 2 <sup>o</sup> factor	44

## INTRODUCCIÓN

De las 2500 especies vivas de dinoflagelados hasta ahora descritas (Williams *et al.*, 1998) aproximadamente 260 producen quistes (Head, 1996). Dentro de este grupo destacan las principales especies tóxicas y/o formadoras de florecimientos masivos a nivel global como: *Gymnodinium catenatum*, diferentes especies del género *Alexandrium* (ej. *A. catenella* y *A. tamarense*), *Pyrodinium bahamense*, *Cochlodinium polykrikoides*, *Scrippsiella trochoidea* y *Lingulodinium polyedrum*.

Los quistes constituyen un estadio de latencia en el ciclo de vida heteromórfico de algunos dinoflagelados y son el producto de la reproducción sexual, es decir, la conjugación de gametos, con la consecuente formación de planocigotos que desarrollan transformaciones fisiológicas y morfológicas para producir hipnocigotos o quistes de resistencia (Dale, 1983). Estas transformaciones son activadas por señales endógenas o exógenas (hasta ahora no del todo entendidas), como resultado de cambios ambientales que pueden ser desfavorables para el desarrollo de los dinoflagelados (Pfiester y Anderson, 1987). Por esto, los quistes representan un mecanismo de protección ante variaciones marcadas de la temperatura, carencia de nutrientes, pastoreo, competencia y turbulencia (Prakash, 1967; Steidinger, 1975; Dale, 1983; Anderson, 1998).

El estadio de reposo, también ha sido propuesto como un mecanismo anti-depredación (Rengefors *et al.*, 1998), mediador de la densidad poblacional (Uchida, 2001) y de dispersión y recombinación genética (Dale, 1983). Los mantos de quistes actúan como el “semillero” que proporciona el inóculo que da inicio a los florecimientos, una vez que imperan condiciones favorables (principalmente temperatura); aunque factores endógenos (reloj biológico, factores de crecimiento) y otros exógenos (vitaminas, ácidos húmicos), también pueden estar involucrados (Pfiester y Anderson, 1987). En la dinámica de los florecimientos los quistes participan tanto en las fases de iniciación y declinación, como en la de mantenimiento (Dale, 1983; Ishikawa y Taniguchi, 1996) y se ha propuesto que la transición entre la fase vegetativa y la de reposo puede influenciar la dinámica de la población, tanto para asegurar la permanencia de la especie, como para determinar el tamaño de la reserva de semillas o el inóculo para la iniciación de los florecimientos.

A pesar de que se reconoce la importancia de los quistes en la dinámica y ciclo de vida de los dinoflagelados, aun existen elementos clave que no se conocen, como la base sexual para la formación de quistes de resistencia, periodo de latencia, tasas de enquistamiento y exquistamiento, así como la contribución numérica y genética de los quistes en la dinámica de los florecimientos. También es importante describir completamente los ciclos de vida y contar con información sobre sistemas de entrecruzamiento, periodo de latencia y efecto de los factores ambientales en la producción y germinación de los quistes. Por esto, es necesario realizar estudios de laboratorio y de seguimiento en las poblaciones naturales que propongan hipótesis de trabajo sobre la función de los quistes en el ciclo de vida de dinoflagelados (GEOHAB, 2001).

En este sentido, los estudios de composición, abundancia y distribución de quistes, así como la influencia de las variables hidrológicas en el ciclo de vida, proveen información taxonómica, biológica, biogeográfica y ecológica que facilita el entendimiento de la dinámica poblacional de dinoflagelados (Wall *et al.*, 1977; Dale, 1983; Ghode *et al.*, 2001; Montresor, 2001). Tal es el caso de la definición de la función de los diferentes estadios de resistencia (quistes temporales y de reposo) y planctónicos, en la variación estacional y sucesión de especies, así como la delimitación de áreas de acumulación de quistes.

Los estudios taxonómicos y fisiológicos, particularmente el establecimiento de la relación quiste-teca y del ciclo de vida, permiten resolver problemas taxonómicos relacionados con heterosporia o sinonimias, así como detectar especies que permanecen la mayor parte de su ciclo de vida como quistes. Solo se conoce la relación quiste-teca de aproximadamente el 39% de los dinoflagelados meroplanctónicos y existen varios ejemplos donde más de un tipo de quiste se ha relacionado a una o dos especies (Head, 1996; Matsuoka y Fukuyo, 2000).

La mayoría de los estudios de distribución y abundancia de quistes solo se restringen a zonas templadas y subpolares, tanto del hemisferio Norte (ej. Wall y Dale, 1968; Nehring, 1997; Matthiessen, 1995; Persson *et al.*, 2000; Matsuoka, 1992), como del Sur (ej. Bolch y Hallegraeff, 1990; Sonneman y Hill, 1997). Para el caso específico de México, este tipo de información está integrada únicamente en un estudio principal publicado por Martínez-

Hernández y Hernández-Campos (1991) para el Golfo de California. En este trabajo se concluye que los conjuntos de quistes muestran afinidades con los de zonas polares, templadas y tropicales del Océano Atlántico y el Mar Caribe y la mayoría de los morfotipos muestran una amplia distribución, aunque algunos se ubican en áreas específicas. Por ejemplo, los conjuntos de quistes de la zona central del Golfo están constituidos por quistes Gonyaulacales, mientras que su parte más interna, donde las condiciones hidrológicas que prevalecen son típicas de una cuenca cerrada, los Peridinales orgánicos son el principal componente.

Muy pocos han sido los estudios que involucran la medición de la producción e incorporación de quistes *in situ* en ambientes costeros (Heiskanen, 1993; Ishikawa y Taniguchi, 1996; Montesor *et al.*, 1998; Harland y Pudsey, 1999; Kremp y Heiskanen, 1999; Godhe *et al.*, 2001; Wendler *et al.*, 2002). Para el caso particular de las costas de México la información es nula, a pesar de que al menos para el Golfo de California el 11% de las especies de dinoflagelados reportadas son meroplanctónicas (Hernández-Becerril, 1987a; Licea *et al.*, 1995; Moreno *et al.*, 1996) y que los quistes abundan en toda el área, principalmente en el alto golfo (Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991). Entre las especies meroplanctónicas y con cualidades nocivas que ocurren en el Golfo de California destacan *Gymnodinium catenatum*, *Lingulodinium polyedra* y *Cochlodinium polykrikoides* (Mee *et al.*, 1986; Hernández-Becerril, 1987b; Cortés-Altamirano *et al.*, 1995; Manrique y Molina, 1997; Gómez-Aguirre, 1998; Ramírez-Camarena *et al.*, 1999; Gárate-Lizárraga *et al.*, 2000) y sus florecimientos masivos, se han asociado a los procesos de surgencia que se desarrollan en la costa este durante el invierno (Cortés-Altamirano *et al.*, 1995).

Esta información permite sugerir que los quistes, tienen una función clave en la dinámica poblacional de los dinoflagelados meroplanctónicos que habitan en el Golfo de California y que probablemente están encaminadas a contrarrestar condiciones adversas y mantener a las poblaciones por tiempos prolongados, así como ampliar su rango de distribución y actuar como semillero para el desarrollo de florecimientos estacionales. El golfo, como un mar marginal y con características de cuenca de evaporación, desarrolla condiciones



hidrológicas y climáticas muy variables, que incluye la presencia de surgencias, giros, corrientes de marea y convectivas, así como la influencia de masas de agua y de factores climáticos globales como el El Niño (Roden, 1958; Warsh *et al.*, 1973; Bray, 1988; Baumgartner y Christensen, 1985; Fernández-Barajas *et al.*, 1994; Santamaría del Angel y Alvarez-Borrego, 1994; Beier, 1997; Soto-Mardones *et al.*, 1999). También esta bordeado por lagunas costeras, que tienen una influencia positiva en la producción primaria, variación estacional y riqueza del componente fitoplanctónico (Gilmartin y Revelante, 1978) y probablemente sean los principales sitios de acumulación (semilleros) y/o refugio de los quistes. Los dinoflagelados meroplanctónicos son principalmente neríticos y la mayoría de los quistes se presentan en los sedimentos depositados en zonas protegidas y someras como lagunas o estuarios, mientras que en las zonas oceánicas son raros y probablemente integren conjuntos que fueron transportados desde la costa (Wall *et al.*, 1977).

Bahía Concepción es uno de los principales sistemas costeros de la costa oeste del Golfo de California (Fig. 1) y del que se cuenta con mayor información respecto a composición específica y ecología del fitoplancton (particularmente el grupo de los dinoflagelados). Esta bahía se caracteriza por acumular materia orgánica y nutrientes en su cuenca central, que conducen al desarrollo de procesos de eutrofización estacionales que propician condiciones hipóxicas o anóxicas y la generación de sulfuro de hidrógeno (Lechuga Devéze *et al.*, 2001). Asimismo, se ha comprobado la presencia de especies tóxicas (*Gymnodinium catenatum*) y potencialmente tóxicas (*Alexandrium* spp.), la actividad de toxinas paralíticas en moluscos, que exceden el máximo permisible ( $>80 \mu\text{g eq. STX}/100 \text{ g de carne}$ ) para consumo humano (Sierra-Beltrán *et al.*, 1996, Lechuga-Devéze y Morquecho-Escamilla, 1998). Recientemente se definió el perfil de toxinas paralíticas en moluscos y cultivos de *G. catenatum* (Band-Schmidt *et al.*, en prensa) y se definió la composición taxonómica de los dinoflagelados Peridinales (Góngora-González, 2003).

En lo que respecta a los procesos que condicionan la ocurrencia y florecimiento de dinoflagelados en Bahía Concepción, hasta ahora se sabe que estos abundan al iniciar la primavera, coincidiendo con el periodo de transición entre una columna de agua

homogénea a otra estratificada (Lechuga-Devéze y Morquecho-Escamilla, 1998). Este periodo, que es de corta duración, se caracteriza por registrar un aumento en la temperatura superficial (20-23 °C) y concentración de nutrientes (principalmente silicatos y fosfatos) a partir de los 20 m (cuenca central). Una vez establecida la estratificación, la ocurrencia y abundancia de dinoflagelados se ve limitada, probablemente por la influencia del aumento drástico de temperatura y condiciones de eutrofización (Lechuga-Devéze y Morquecho-Escamilla, 1998; Lechuga-Devéze *et al.*, 2000).

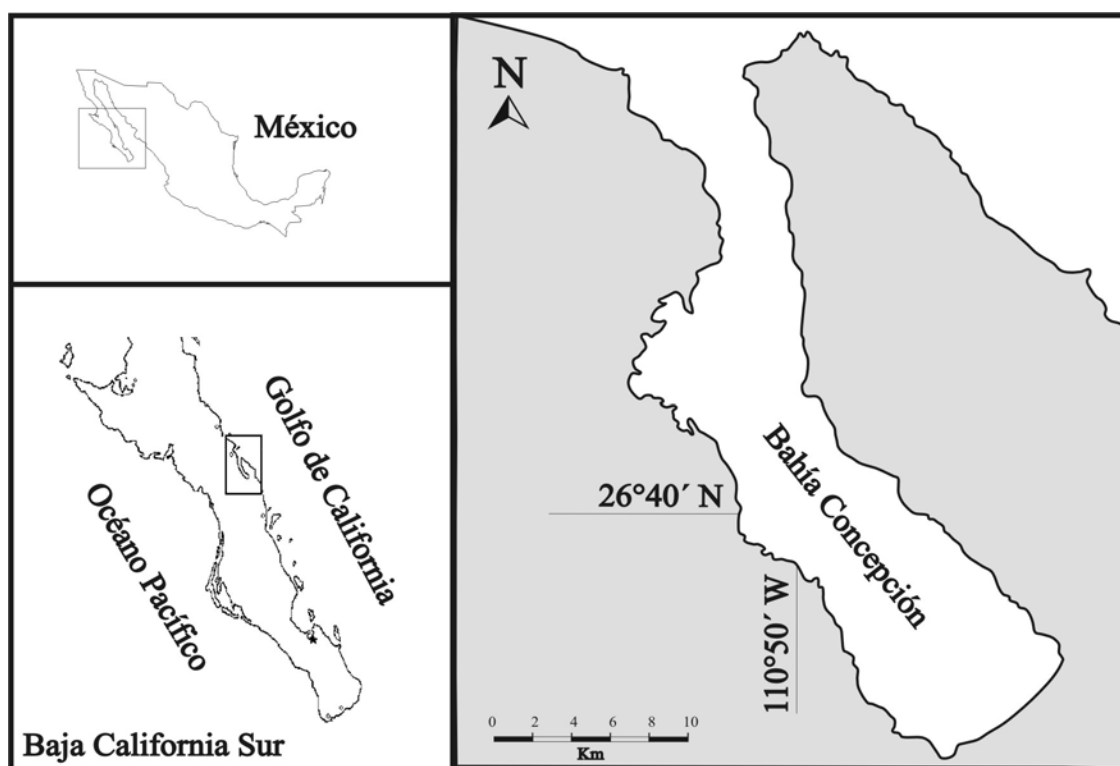


Figura 1. Área de estudio.

De acuerdo al planteamiento de las agencias internacionales de investigación, en relación a desarrollar estudios sobre la dinámica poblacional de microalgas nocivas en ecosistemas similares (GEOHAB, 2001), Bahía Concepción cubre los requisitos para ser considerado un ecosistema tipo, por las cualidades anteriormente descritas y por los procesos de eutrofización natural que allí se desarrollan. Se ha comprobado que existe una fuerte relación entre la eutrofización y los florecimientos de especies nocivas (Smayda, 1990).

Un análisis ecológico integral de este ecosistema, permitirá identificar los procesos que controlan la dinámica poblacional de los dinoflagelados nocivos y las estrategias de adaptación involucradas, para estar en posibilidades identificar coincidencias y/o diferencias con otros ecosistemas similares, entender su dinámica, y lo mas importante, implementar planes de manejo y pronóstico (GEOHAB, 2001).

Por esto, el propósito de la presente investigación ha sido seguir profundizando en el estudio de la dinámica poblacional de dinoflagelados en esta bahía, integrando elementos biológicos que no habían sido considerados anteriormente (la relación entre los estadios quístico y vegetativo) y con base en el siguiente escenario hipotético:

*“La presencia de dinoflagelados meroplanctónicos en Bahía Concepción ocurre a principios de primavera, una vez que la estabilización de la columna de agua produce una condición de estratificación térmica e imperan rangos de temperatura entre 19 y 24°C. La permanencia de estas formas es limitada por el incremento drástico de la temperatura superficial (>25°C) y bajas concentraciones de nutrientes ( $PO_4$ ) en estratos sub-superficiales. Estas condiciones adversas inducen la formación de quistes, que permanecen en estado de latencia alojados en los sedimentos, hasta que se reanudan las condiciones favorables para su desarrollo”.*

y los siguientes objetivos:

## **GENERAL**

Conocer la composición, abundancia y el patrón de distribución de los conjuntos de quistes en sedimentos Holocénicos, así como establecer la relación entre las condiciones hidrológicas, la variación estacional de dinoflagelados meroplanctónicos y los periodos de producción de quistes, en Bahía Concepción, B. C. S., México.

## **PARTICULARES**

1. Conocer la composición taxonómica y el patrón de abundancia y distribución de los conjuntos de dinoquistes en sedimentos Holocénicos.

2. Establecer a partir de ensayos de germinación, la relación entre el estadio de latencia y móvil, particularmente de especies con heterosporia y con potencialidad tóxico.
3. Caracterizar las condiciones hidrológicas de la bahía en términos de las siguientes variables fisicoquímicas: a) temperatura; b) oxígeno disuelto; c) nitritos; d) nitratos; e) fosfatos; y f) silicatos.
4. Conocer la variación estacional de los dinoflagelados meroplanctónicos y los periodos de producción de quistes.

## MATERIALES Y METODOS

### Colecta de sedimento marino y método de limpieza y concentración de quistes

Durante septiembre de 1999, en doce sitios ubicados a lo largo de Bahía Concepción (Fig. 2), se recolectaron núcleos de sedimento (5-20 cm de longitud y 1.3 cm diámetro) con un nucleador gravitatorio, que fue fabricado en el taller de maquinados y paileria del CIBNOR. Los núcleos fueron envueltos en papel aluminio para protegerlos de la luz y almacenados a 4 °C hasta su procesamiento y análisis. Para la identificación de los quistes y su recuento, el primer centímetro de sedimento superficial fue procesado con un método biológico de limpieza y concentración de quistes (Matsuoka *et al.*, 1989; Matsuoka y Fukuyo, 2000), que consiste de periodos de sonicación y lavados sucesivos a la fracción de 20 µm; un peso conocido de sedimento superficial de cada uno de los núcleos recolectados, fue resuspendido con agua de mar filtrada y colocado en un baño ultrasónico Bransonic (modelo 200, Branson Ultrasonics) por 5 minutos. Posteriormente y con el fin de separar los granos de arena gruesos y fragmentos de conchas, la suspensión fue tamizada con una malla de nylon de 100 µm, concentrando el material más pequeño en un tamiz de 20 µm. Finalmente, la fracción de 20 µm fue sometida a una serie de lavados sucesivos con agua de mar filtrada hasta que el agua de lavado se mantuvo limpia. La muestra concentrada de quistes y material orgánico particulado se transfirió a viales de 10 mL y se almacenó a 4 °C (Fig. 3).

Para la identificación de los diferentes morfotipos, alícuotas (0.5-1 mL) de la muestra concentrada de quistes fueron observadas (40x/0.65) con un microscopio invertido (modelo *Axiovert 100*, Carl Zeiss) rastreando el 100% del fondo de una cubeta Utermhöl. Los resultados de los recuentos de los principales grupos taxonómicos se expresan en términos de la abundancia relativa (%), mientras que la abundancia total como número de quistes (vivos y muertos) por gramo de sedimento (quistes g<sup>-1</sup> peso húmedo). Para comparar la abundancia de quistes entre los diferentes puntos de muestreo y definir las áreas de depósito y acumulación, se aplicó el coeficiente Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957) y se construyó un dendograma de ligamiento promedio que agrupa a las estaciones en términos de su composición y abundancia.

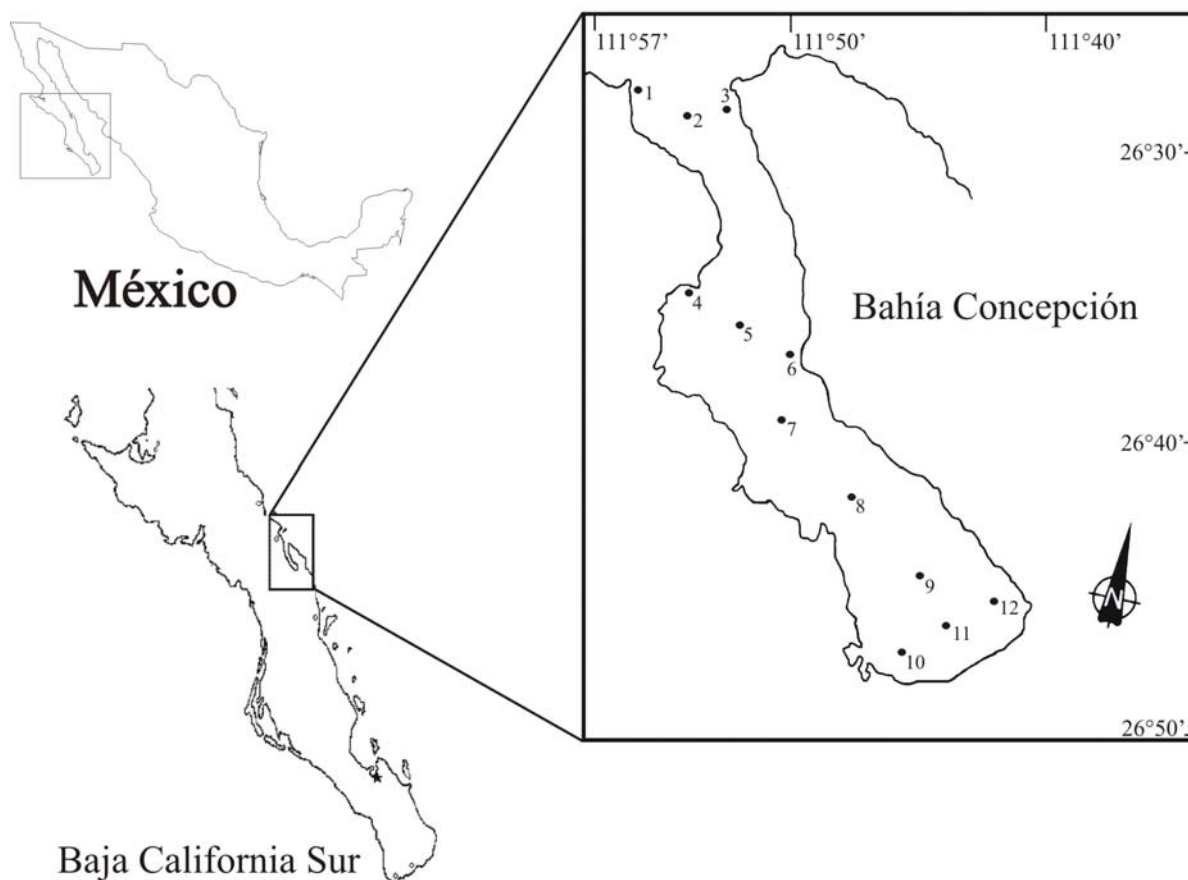


Figura 2. Estaciones de colecta de sedimento marino.

### Ensayos de germinación de quistes

Para establecer la correspondencia entre los quistes y las células móviles, se llevaron a cabo experimentos de germinación, aislando con micropipeta e incubando quistes individuales en placas de 24 pozos previamente llenadas con el medio de cultivo GSe (Blackburn *et al.*, 1989). Los quistes aislados se mantuvieron en condiciones controladas ( $20 \pm 3$  °C, ciclos de luz/oscuridad 12:12 h,  $65 \mu\text{E m}^{-2}$  de intensidad lumínica) y fueron examinados diariamente con el uso del microscopio invertido. Si los quistes no germinaban después de quince días, la placa era desechada. Con una cámara de 35 mm (modelo MC80, Carl Zeiss) y el sistema de análisis de imágenes integrado por una cámara digital CoolSNAP-Pro *cf* y el software Image-Pro Plus 4.1 (Media Cybernetics), se llevó un

registro fotográfico de cada uno de los quistes aislados, germinados y de las formas vegetativas obtenidas.

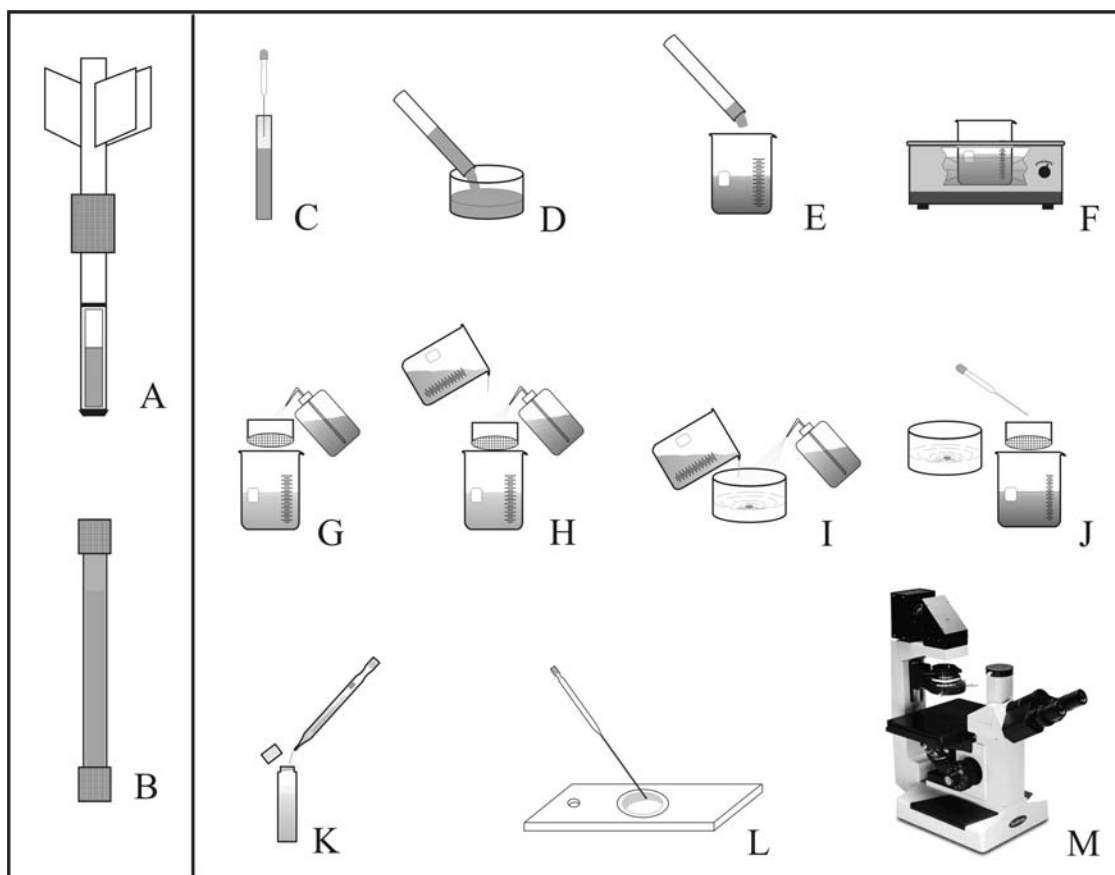


Figura 3. Método de limpieza y concentración de quistes de dinoflagelados: (A) nucleador, (B) núcleo de sedimento, (C-E) separación del primer centímetro de sedimento superficial, (F) sonicación, (G-J) lavados sucesivos de la fracción de 20 µm, (K) almacenamiento en vial (L) alícuota en cubeta Utermöhl y (M) rastreo y recuento en microscopio invertido.

Para la identificación de los dinoflagelados que germinaron se utilizó el método de disección de la teca con una solución 1:1 hipoclorito de sodio y agua destilada, y el uso de tintes como calcofluor (Fritz y Triemer, 1985), Trypan Blue (Lebour, 1925) y un tinte preparado a base de yodo (Imamura y Fukuyo, 1987). Solo en algunos casos fue posible procesar y analizar muestras con microscopía electrónica de barrido (JEOL JSM-840). Para este último caso, las muestras fueron fijadas con glutaraldehído al 2%, concentradas en

filtros nucleopore (2  $\mu\text{m}$ ), deshidratadas en concentraciones crecientes de etanol, secadas a punto crítico con  $\text{CO}_2$  líquido y recubiertas con platino.

### **Medición de variables físicas y determinación de nutrientes**

Para el seguimiento de las variables fisicoquímicas se establecieron dos estaciones de muestreo en la cuenca central de la bahía, sitio que coincide con el área mas profunda y que permite el desarrollo de un muestreo vertical y en donde se localizan sedimentos arcillosos y desarrollan los periodos de hipoxia y anoxia (Fig. 4). Las muestras de agua de mar fueron colectadas con una botella Van Dorn (modelo 135WC153, Kahlsico) a intervalos de 5 metros desde el fondo (20-29 m) a la superficie. La temperatura se midió con un termómetro de cubeta (modelo 297WA080, Kahlsico) y la determinación de oxígeno disuelto y nutrientes (nitritos, nitratos, fosfatos y silicatos) se realizó de acuerdo a los métodos propuestos en Strickland y Parsons (1972). Los valores de absorción fueron medidos con un espectrofotómetro Spectronic (modelo 21D, Milton Roy).

La concentración del oxígeno disuelto se expresó en  $\text{mg L}^{-1}$  y la de los diferentes nutrientes en  $\mu\text{M L}^{-1}$ . Las variación estacional de las diferentes variables se integró en series de tiempo y para definir la existencia de diferencias significativas de las variables entre estaciones de muestreo, el estadístico no paramétrico de análisis unilateral de variancia por rangos de Kruskal-Wallis (Kruskal, 1952) fue aplicado utilizando el software STATISTICA (StatSoft).

También se incluyen series de tiempo de la variación estacional de la temperatura ambiente y lluvias, que fueron construidas a partir de una base de datos de la estación meteorológica de Mulegé, B. C. S., proporcionada por la Comisión Nacional del Agua (CNA).

### **Análisis de la fracción microfitoplanctónica y colecta de quistes con trampa**

El microfitoplancton fue colectado bajo el mismo procedimiento y frecuencia de muestreo que los nutrientes, solo que en este caso alícuotas de 80 mL colectadas de cada profundidad de muestreo fueron integradas en una sola muestra. Las muestras integradas se



almacenaron en botellas de vidrio transparente con tapón de rosca y fueron fijadas con una solución ácida de lugol (Thronsen, 1978) y se mantuvieron hasta su análisis protegidas de la luz y calor. De acuerdo a la técnica Utermöhl (Hasle, 1978), el recuento y determinación taxonómica de la fracción microfitoplanctónica ( $n=104$ ), se realizó después de 24 horas de haberse puesto a sedimentar 50 mL de muestra, rastreando ( $40\times/0.65$ ) con el microscopio invertido el 50% del fondo de la cubeta. Para confirmar las determinaciones taxonómicas y obtener microfotografías de los especímenes, se utilizó el microscopio de contraste de fases Olympus a  $10\times/0.25$ ,  $40\times/0.65$  y  $100\times/1.25$  (modelo BX41TF, Olympus), equipado con un conmutador de aumentos de dos posiciones (modelo U-ECA, Olympus) y el sistema de análisis de imágenes descrito anteriormente.

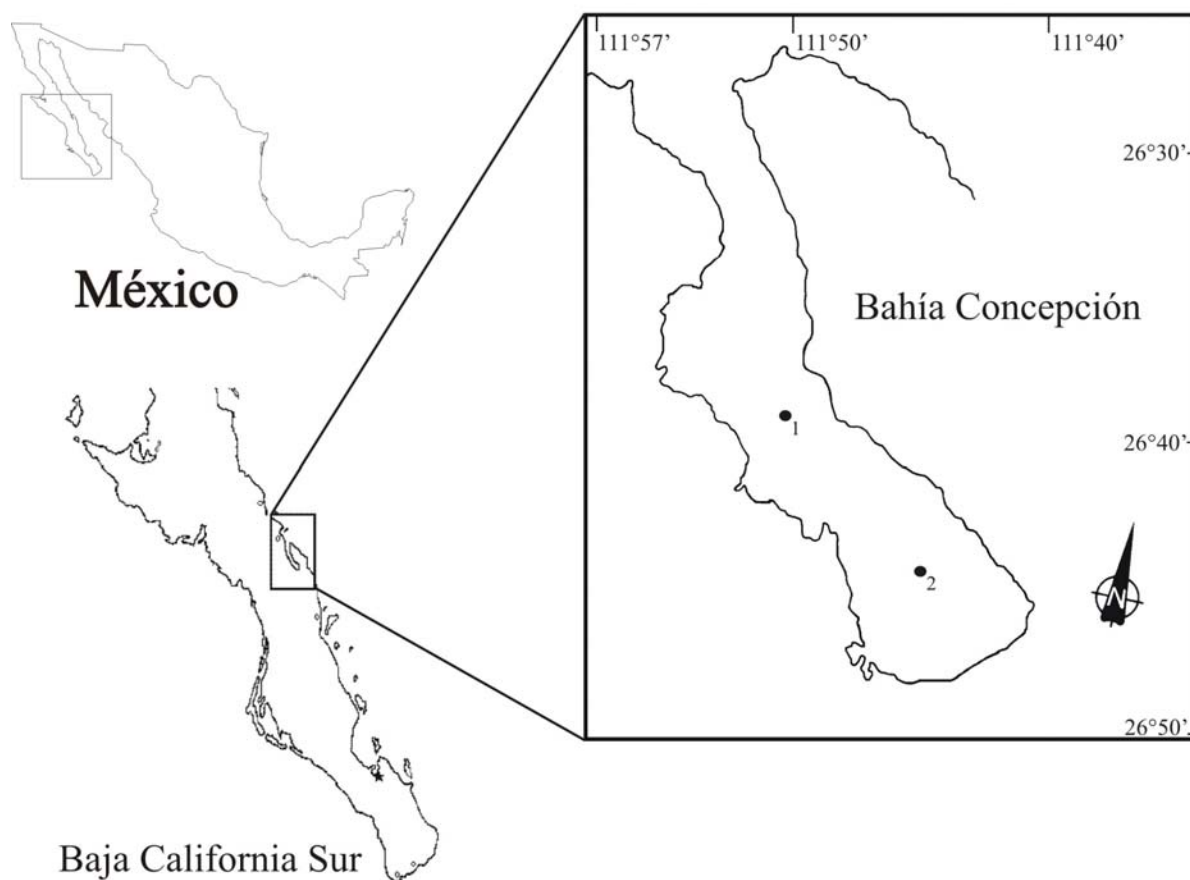


Figura 4. Estaciones de muestreo de variables fisicoquímicas, microfitoplancton y quistes recién formados.

La variación estacional en la abundancia del microfitoplancton también fue organizada en series de tiempo y para determinar diferencias significativas de la abundancia de los diferentes grupos entre estaciones de muestreo y año de estudio, se usó el estadístico no paramétrico de Kruskal Wallis (Kruskal, 1952). Adicionalmente y con el fin de definir la relación entre las variables fisicoquímicas y biológicas, se aplicó un análisis de factores al  $\log (x+1)$  del valor promedio de cada variable fisicoquímica y la abundancia de las principales especies de dinoflagelados meroplanctónicos. Dicho análisis se calculó con el software STATISTICA.

Para estimar la tasa de transferencia de quistes e identificar el ó los periodos de su producción, durante el 2000 y 2001 y una vez que se detectó el establecimiento de la estratificación en la columna, se instalaron a 20 m de profundidad trampas de dinoquistes en las dos estaciones de muestreo localizadas en la cuenca central de la bahía (Fig. 4). Las trampas consistieron de un tubo de PVC equipado con una llave de drenado (Fig. 5), que se sujeta a un cabo de poliestireno dotado con sistemas de flotación y lastre, para mantener una posición vertical. Para evitar la germinación de los quistes colectados y la entrada de organismos invasores, el extremo inferior de la trampa fue llenado con una solución neutralizada de formaldehído al 4%, que fue elaborada con agua de mar filtrada a la que previamente se le incrementó su densidad (40 ppm) adicionándole cloruro de sodio.

El material atrapado en las trampas se recuperó cada 14 días y fue procesado de acuerdo al método de limpieza y concentración de quistes descrito anteriormente (Figura 3), pero en este caso las muestras fueron fijadas con una solución neutralizada de formol al 4%. El recuento e identificación de los diferentes morfotipos se realizó transfiriendo a una cubeta Utermöhl de 2 mL, una alícuota 0.1 mL de la muestra, llevando al volumen total de la cubeta con agua de mar filtrada, que fue adicionada tratando de lograr una distribución homogénea del material. Una vez sedimentado el material, el recuento e identificación de los morfotipos se realizó con el microscopio invertido (40x), rastreando el 100% del fondo de la cubeta. El recuento de los quistes se llevó a cabo por triplicado (n=33) y las estimaciones de las tasas de transferencia se expresaron como la cantidad de quistes transferidos diariamente por metro cuadrado (quistes  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ). El registro fotográfico de

los morfotipos más representativos fue realizado con el sistema de análisis de imágenes y el equipo de microscopía anteriormente descrito.

Los cambios estacionales en la tasa de transferencia de quistes también fueron organizados en series de tiempo y comparados con la presencia de los dinoflagelados meroplanctónicos.

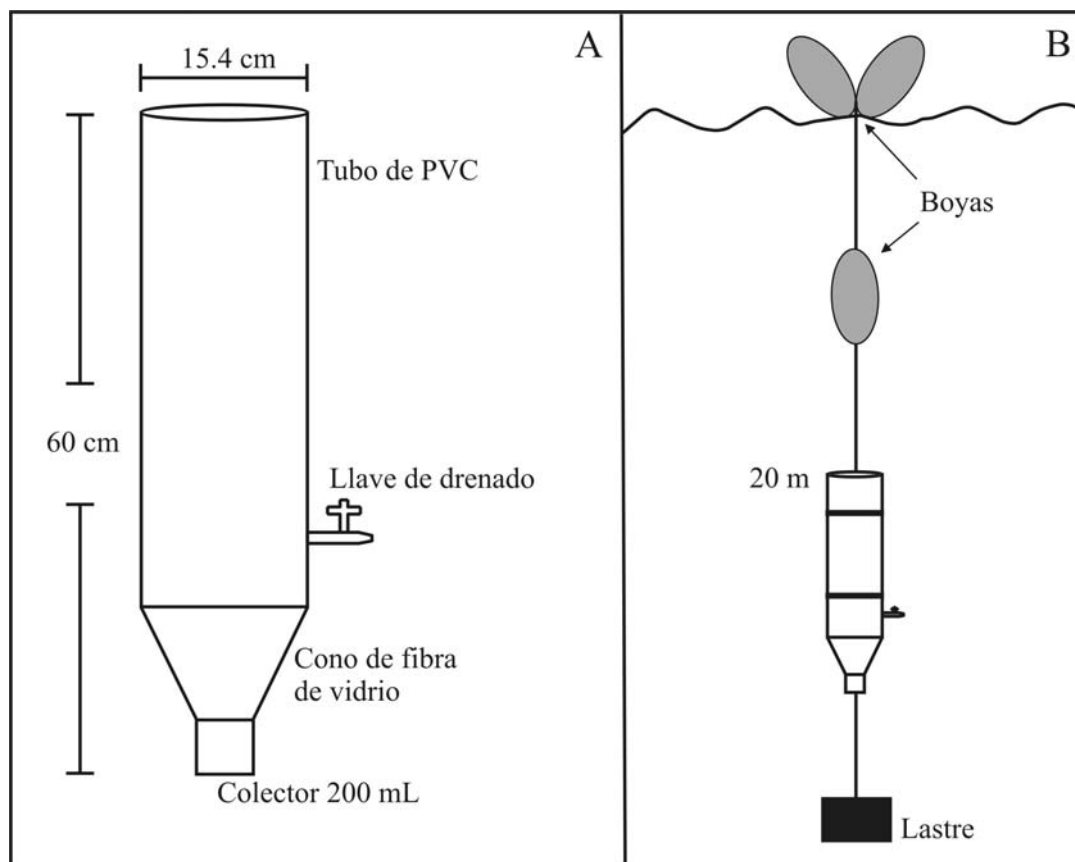


Figura 5. Detalle del diseño de las trampas de dinoquistes (A) y sistema de flotación y lastre (B).

## RESULTADOS

### Composición de quistes en sedimentos Holocénicos

Los conjuntos de quistes en los sedimentos Holocénicos de Bahía Concepción estuvieron integrados por 25 especies pertenecientes a 4 grupos principales (Tabla I). La sistemática del grupo se definió con base en la clasificación propuesta por Fensome *et al.* (1993) y que fue actualizada por Okolodkov (2001). Los Peridinales calcáreos (Lám. 1, figs. 6-7) y Gonyaulacales (Lám. 1, figs. 11-14) fueron los morfotipos más representativos. Los quistes calcáreos estuvieron representados principalmente por *Scrippsiella trochoidea* (30-69%); aunque *Scrippsiella precaria* también se registró esporádicamente. De los quistes Gonyaulacales, los de *Lingulodinium polyedrum* fueron los mejor representados (4-17%), pero los quistes de *Gonyaulax spinifera*, *Gonyaulax scrippsae* y los quistes esféricos de *Alexandrium* spp., también formaron parte de este grupo.

Los quistes Peridinales Orgánicos (Lám. 1, figs. 1-5) y Gymnodinales (Lám. 1, figs. 8-10) fueron los morfotipos menos representativos en los conjuntos de quistes. Los primeros estuvieron integrados por especies heterotróficas del género *Protoperidinium*, como *P. conicum*, *P. oblongum*, *P. compressum*, *P. claudicans*, *P. subinermis*; mientras que el segundo, en orden de importancia por *Polykrikos kofoidii*, *Polykrikos schwartzii*, *Phaeopolykrikos hartmanii* y *Cochlodinium* sp., así como por el quiste de la especie tóxica *Gymnodinium catenatum* (Lám. 2, figs. 2-3), que fue encontrado en muy bajas cantidades en todas las estaciones de muestreo, representando tan sólo del 1-4% de la abundancia total.

### Patrón de abundancia y distribución de quistes en sedimentos Holocénicos

El patrón de abundancia y distribución de quistes mostró una fuerte relación con las características del sedimento y su ubicación (Fig. 6). La abundancia de los quistes en sedimento fangoso (rico en materia orgánica) oscila entre  $6 \times 10^3$  y  $10 \times 10^3$  quistes  $g^{-1}$  (peso húmedo), mientras que en aquellos constituidos por arenas volcánicas y fragmentos de conchas, se mantuvo por debajo de  $4 \times 10^3$  quistes  $g^{-1}$ . El dendograma que resultó del

análisis de agrupamiento muestra claramente este patrón y agrupa con un alto porcentaje de similitud a todas las estaciones ubicadas en el interior de la bahía (Fig. 7).

Tabla I. Presencia y abundancia de quistes de dinoflagelados en Bahía Concepción.

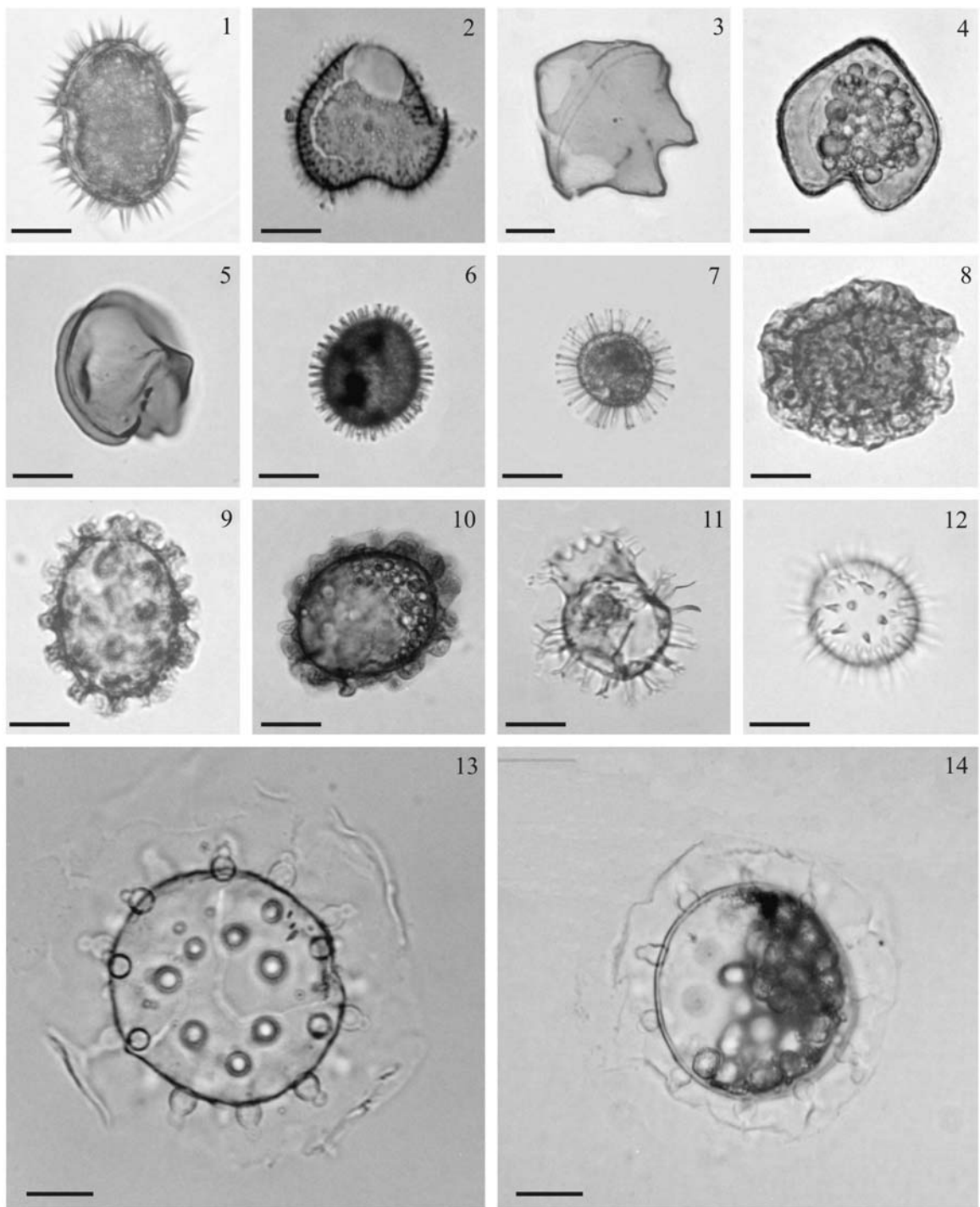
Especies	Abundancia (quistes g <sup>-1</sup> peso húmedo)											
	Estaciones de muestreo											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Gonyaulacales</b>												
<i>Alexandrium</i> spp. (formas esféricas)	18	30	16	139	174	627	752	391	654	642	764	312
<i>Gonyaulax scrippsae</i> Kofoid	2	50	100	30	3	100	200	100	100	80	200	100
<i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparède et Lachmann) Diesing	5	35	46	11	4	50	56	120	26	69	33	49
<i>Lingulodinium polyedrum</i> (Stein) Dodge	7	122	478	104	72	1304	992	1038	755	1179	1294	907
<i>Protoceratium reticulatum</i> (Claparède et Lachmann) Bütschli	2	0	0	6	0	25	16	0	0	0	52	89
<i>Pyrophacus steinii</i> (Schiller) Wall et Dale	2	79	113	35	130	414	336	241	277	328	298	342
<b>Gymnodiniales</b>												
<i>Cochlodinium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	0
<i>Gymnodinium catenatum</i> Graham	7	6	49	41	58	88	48	75	101	104	129	59
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i> (Zimmermann) Matsuoka et Fukuyo	5	12	16	0	7	125	96	15	25	15	26	74
<i>Polykrikos kofoidii</i> Chatton	0	12	32	58	51	163	112	105	101	119	117	74
<i>Polykrikos schwartzii</i> Bütschli	0	0	49	6	14	88	48	105	50	75	52	74
<b>Peridinales calcáreos</b>												
<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III	53	280	1215	678	2014	6056	5104	5669	5358	4000	6356	4431
<i>Scrippsiella precaria</i> Montresor et Zingone	0	18	146	46	43	88	0	0	0	0	0	0
<b>Peridinales orgánicos</b>												
<i>Diplopsalis</i> sp.	1	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	1
<i>Preperidinium meunierii</i> (Pavillard) Elbrächter	0	0	0	6	7	38	48	0	50	60	0	15
<i>Protoperidinium americanum</i> (Gran et Braarud) Balech	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	2
<i>Protoperidinium avellana</i> (Meunier) Balech	2	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0
<i>Protoperidinium claudicans</i> (Paulsen) Balech	2	0	0	12	7	13	0	0	0	0	13	0
<i>Protoperidinium compressum</i> (Nie) Balech	0	0	8	0	0	13	0	0	0	15	0	0
<i>Protoperidinium conicum</i> (Gran) Balech	0	0	49	0	7	50	0	30	50	0	26	45
<i>Protoperidinium denticulatum</i> (Gran et Braarud) Balech	53	61	356	186	312	288	448	226	327	269	375	134
<i>Protoperidinium latissimum</i> (Kofoid) Balech	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>Protoperidinium leonis</i> (Pavillard) Balech	0	0	16	0	14	38	0	0	0	15	0	0
<i>Protoperidinium minutum</i> (Kofoid) Loeblich III	2	6	49	17	14	13	48	0	0	60	26	0
<i>Protoperidinium oblongum</i> (Aurivillius) Parke et Dodge	5	0	0	0	0	0	0	15	25	0	39	0
<i>Protoperidinium pentagonum</i> (Gran) Balech	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Protoperidinium subinermis</i> (Paulsen) Loeblich III	9	6	24	12	22	38	64	45	0	45	91	0
Totales	175	719	2761	1386	2957	9620	8385	8175	7900	7079	9933	6712

---

Lámina 1. Quistes de dinoflagelados en sedimentos Holocénicos de Bahía Concepción.

Figuras (1-7) Peridinales, (8-10) Gymnodinales y (11-14) Gonyaulacales. Escala = 20µm.  
(1) *Protoperidinium conicum*, (2) *Protoperidinium claudicans*, (3) *Protoperidinium leonis*  
(4) *Protoperidinium oblongum*, (5) *Protoperidinium subinerme*, (6) *Scrippsiella trochoidea*,  
(7) *Scrippsiella precaria*, (8) *Polykrikos schwartzii*, (9) *Polykrikos kofoidii*, (10)  
*Cochlodinium* sp., (11) *Gonyaulax spinifera*, (12) *Lingulodinium polyedrum*, (13) quiste  
vacío y (14) vivo de *Pyrophacus steinii*.

## Lámina 1



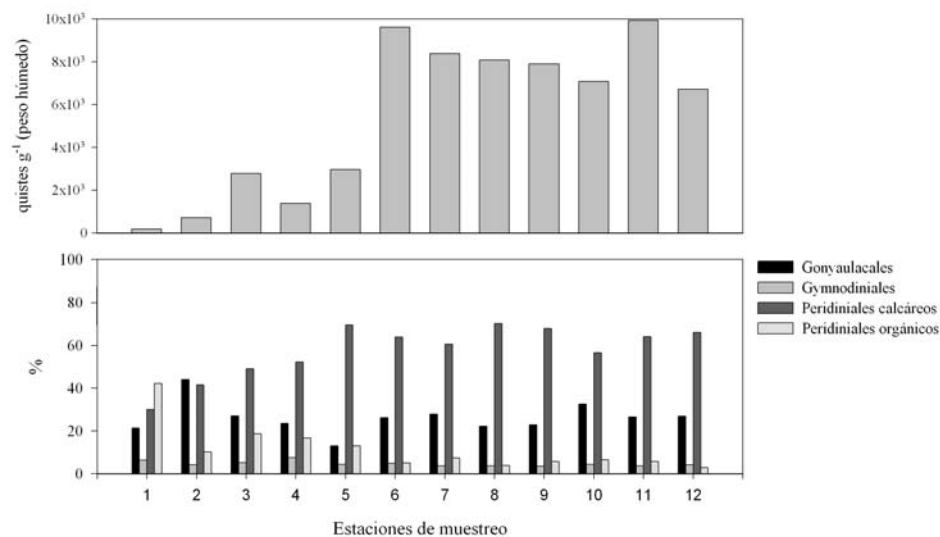


Figura 6. Abundancia total y porcentaje de la composición de los grupos de quistes.

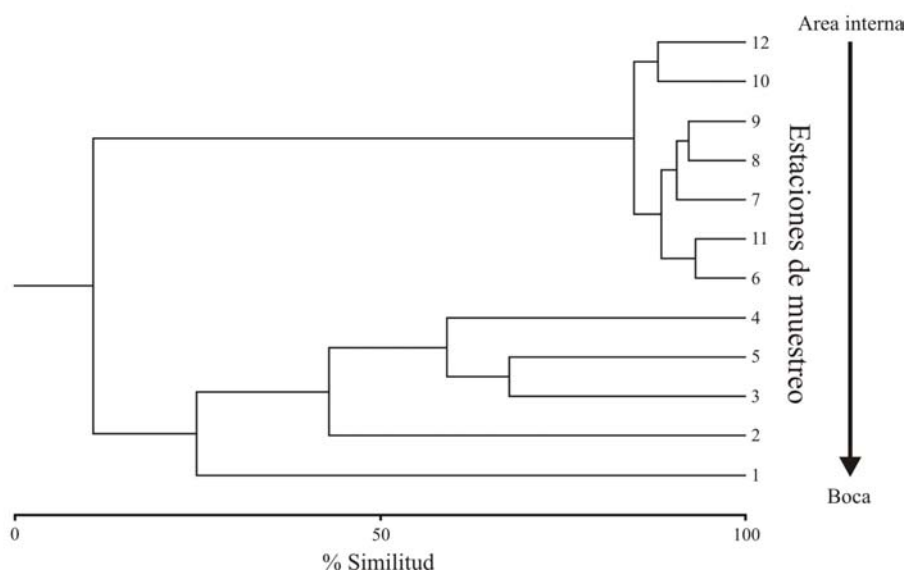


Figura 7. Similitud entre estaciones de acuerdo a la composición y abundancia de quistes en sedimento.



## **Relación quiste-teca a partir de ensayos de germinación**

Con los ensayos de germinación, se establecieron 9 relaciones quiste-teca (Láms. 2-4), y se confirmó la identificación taxonómica a nivel de especie de *Alexandrium margalefii*, *Gymnodinium catenatum*, *Gonyaulax spinifera*, *Lingulodinium polyedrum*, *Protoperidinium denticulatum* y *Scrippsiella trochoidea*. Quistes de *Diplopsalis* sp. y *Protoceratium* sp. lograron germinarse, sin embargo no se pudo determinar la especie, debido a que, en el primer caso, no se obtuvieron suficientes células móviles como para poder realizar la disección de la teca y en el segundo, será necesaria la aplicación de microscopia electrónica de barrido y disecciones más detalladas de la teca (la fuerte reticulación dificulta observar los límites entre las placas individuales) para estar en posibilidades de hacer una descripción más precisa del dinoflagelado, que probablemente se trate de una nueva especie.

A continuación se describen las características morfológicas principales, tanto del quiste como de la forma vegetativa, de las relaciones quiste-teca que lograron establecerse. Las descripciones se presentan de acuerdo al orden y alfabéticamente por familias:

### **Orden Gymnodiniales** Apstein, 1909

#### **Familia Gymnodiniaceae** (Bergh) Lankester, 1885

#### **Género *Gymnodinium*** Stein, 1878

##### ***Gymnodinium catenatum*** Graham, 1943

El quiste es esférico (55  $\mu\text{m}$  de diámetro), tiene una coloración café oscuro y algunas veces puede apreciarse el contenido citoplasmático integrado por gránulos de almidón, cuerpos lipídicos y un estigma pigmentado de rojo (Lám. 2, fig. 4). La superficie de la pared celular del quiste está completamente cubierta por numerosas microreticulaciones poligonales (Lám. 2, figs. 2-3).

Después de 7 días de haber sido inoculado en medio GSe, el quiste germinó (Lám. 2, figs. 4-6), dando origen a una célula vegetativa bi-cónica con un gran estigma rojo en la epiteca

(Lám. 2, fig. 6). El proceso de división celular fue muy lento, en comparación con las otras especies que se lograron establecer en cultivo. Después de la germinación, la primer división celular tardó 5 días más en llevarse a cabo (Lám. 2, fig. 7), para finalmente dos días después, desarrollar una cadena de cuatro células. El cultivo estable se logró después de un periodo de espera de aproximadamente dos meses (Lám. 2, fig. 8).

**Orden Gonyaulales** Taylor, 1980

**Familia GoniDOMATAceae** Lindemann, 1928

**Género *Alexandrium*** Halim, 1960

*Alexandrium margalefii* Balech, 1992

El quiste es esférico y mucilaginoso, presenta un conspicuo agregado de gránulos de citoplasma de color amarillo (Lám. 4, fig. 1). Después de 4 a 5 días de haber sido inoculado en el medio GSe, el quiste germinó y fue posible mantener un cultivo monoclonal (Lám. 4, figs. 2-3).

Las células del cultivo son de forma subesférica y miden 29-37  $\mu\text{m}$  de longitud y 31-40  $\mu\text{m}$  de ancho (Lám. 4, fig. 3).

**Familia Gonyaulacaceae** Lindemann, 1928

**Género *Gonyaulax*** Diesing, 1866

*Gonyaulax digitale* Pouchet (Kofoid), 1911

El quiste es esférico (30.9-49  $\mu\text{m}$  de diámetro), sin ornamentaciones, de coloración café y superficie porosa (Lám. 3, figs. 1, 7 y 12) y no presenta paratabulación, excepto por el arqueopilo preformado (Lám. 3, figs. 2 y 13) que consiste de dos placas precingulares (3" y 4"). La forma del arqueopilo es variable, va de rectangular (Lám. 3, fig. 3), redondeada (Lám. 3, fig. 8) a ligeramente irregular (Lám. 3, fig. 13).

La célula vegetativa es relativamente grande y varía en tamaño (37-63  $\mu\text{m}$  de longitud y 30-50  $\mu\text{m}$  de ancho). La epiteca se prolonga en un cuerno apical y presenta inflexión (hombros) regularmente marcados (Lám. 3, figs. 5). La hipoteca es redondeada y suele tener de dos a tres espinas de base ancha (Lám. 3, figs. 6, 14 y 15). Las tecas están muy ornamentadas y son fácilmente visibles con microscopía convencional (Lám. 3, figs. 5, 6, 14 y 15). El cingulum está fuertemente excavado y desplazado 3-3.5 veces su altura (Lám. 3, figs. 6 y 14). No se logró establecer en cultivo ninguna cepa de esta especie, los diferentes intentos que se realizaron para cultivarla fallaron, su crecimiento fue muy inestable, irregular y no se pudo mantener por periodos prolongados.

***Gonyaulax spinifera*** (Claparède et Lachman) Diesing, 1866

El quiste es esférico (32  $\mu\text{m}$  de diámetro) y está rodeado de numerosos procesos espinosos (7.5  $\mu\text{m}$ ) de los tipos vallate y oblate (Lám. 3, figs. 16 y 17). La pared del quiste es transparente y fácilmente puede observarse el contenido citoplasmático y un característico estigma rojo.

La célula vegetativa es más pequeña (44.5  $\mu\text{m}$  de longitud y 38  $\mu\text{m}$  de ancho) que en *Gonyaulax digitale*. El cuello y los hombros están bien marcados en la epiteca y en la hipoteca presenta dos espinas bien desarrolladas (Lám. 3, fig. 18). El cingulum está fuertemente excavado y es descendente (2.5-3 su altura). A diferencia de *G. digitale*, esta especie se ha logrado mantener en cultivo (medio GSe) por más de un año.

**Género *Lingulodinium*** Wall, 1967

***Lingulodinium polyedrum*** (Stein) Dodge, 1989

El quiste también es esférico, pero está rodeado de procesos elongados y su contenido citoplasmático está constituido en gránulos (Lám. 4, fig. 6), mientras que los quistes vacíos son totalmente transparentes (Lám. 1, fig. 12) y usualmente se encuentran colapsados en las muestras de sedimento. De esta especie también fue posible establecer un cultivo monoclonal, las células de este dinoflagelado tectado tienen forma poliédrica y miden 43-50

$\mu\text{m}$  de longitud y 37-47  $\mu\text{m}$  de ancho. Las tecas son gruesas y presentan ornamentaciones. El cingulum es excavado, descendente (1.2-2) y sin entrecruzamiento (Lám. 4, fig. 7).

**Género *Protoceratium* Bergh, 1881**

***Protoceratium* sp.**

El quiste es esférico (30-35  $\mu\text{m}$ ), de pared orgánica transparente y está cubierto de numerosos procesos en forma de espinas cortas de base ancha. El arqueopilo es saphopílico (Lám. 4, figs. 8 y 9).

La célula vegetativa es de forma poligonal, ligeramente redondeada (Lám. 4, fig. 10). Las tecas son gruesas y están fuertemente reticuladas (Lám. 4, figs. 11, 12 y 14). La placa del poro apical es ovalada, tiene una apertura curvada y esta rodeado por tres placas intercalares (Lám. 4, figs. 11 y 13). La epiteca en posición ventral muestra un poro ventral grande sobre la placa 1' (Lám. 4, fig. 12). Se cuenta con una cepa, el cultivo inicialmente fue inestable en su crecimiento, pero ha logrado mantenerse por más de un año con el medio de cultivo GSe.

**Orden Peridiniales Haeckel, 1894**

**Familia Congruentidiaceae Schiller, 1935**

**Género *Diplopsalis* Bergh, 1881**

***Diplopsalis* sp.**

El quiste es esférico (32  $\mu\text{m}$  de diámetro) de color amarillo pálido (Lám. 4, fig. 15). El arqueopilo permanece unido al cuerpo del quiste (Lám. 4, fig. 16).

No se describe a detalle al estadio móvil, debido a que la célula vegetativa no se multiplicó y se perdió al momento de intentar recuperarla del pocillo. La determinación a nivel género se realizó con base en las características del quiste vacío y algunos rasgos morfológicos (que no pudieron registrarse fotográficamente) de la célula vegetativa obtenida.

**Género *Protoperidinium*** Bergh, 1881

***Protoperidinium denticulatum*** (Gran *et* Braarud) Balech, 1974

El quiste es esférico (40-45µm) y de color café oscuro (Lám. 4, figs. 17). La arqueopila hexagonal y elongada, resulta de la pérdida de la paraplaqueta intercalar 2a (Lám. 4, figs. 18 y 19). El quiste germinó aproximadamente a las 62 horas de incubación y una célula con el flagelo completamente desarrollado se movía lentamente cerca del quiste vacío. 48 horas después de la germinación, la forma inconfundible de esta especie pudo ser observada (Lám. 4, fig. 20). No fue posible establecer el cultivo, debido a que las células no continuaron en división celular y fueron desintegradas por actividad bacteriana.

**Familia Peridiniaceae** Ehrenberg, 1831

**Género *Scrippsiella*** Balech, 1959 *ex* Loeblich III

***Scrippsiella trochoidea*** (Stein) Loeblich III, 1976

Los quistes son grisáceos, tienen una forma esférica u ovoide, están cubiertos de numerosas espinas de longitud variable y poseen un estigma de color rojo (Lám. 4, fig. 21). La germinación se logró inoculando los quistes en medio GSe y fue posible establecer el cultivo (Lám. 4, figs. 22 y 23). Las células móviles del cultivo miden entre 19.5 y 30 µm de longitud y 17-23 µm de ancho. Ocasionalmente el cultivo produce quistes morfológicamente comparables a los que se encuentran en sedimento.

Lámina 2. *Gymnodinium catenatum*. Escala = 20  $\mu\text{m}$ .

Figuras 1-3. Estadio vegetativo (1) y quístico (2-3) de *Gymnodinium catenatum*: (1) cadena de cuatro células, (2-3) quiste roto mostrando la retícula de la pared celular.

Figuras 4-8. Relación quiste-teca de *G. catenatum*: (4) quiste vivo, (5) quiste vacío, la flecha indica el arqueopilo, (6) célula vegetativa recién germinada, la flecha indica el estigma rojo (7) división celular, (8) detalle del cultivo.

Lámina 2

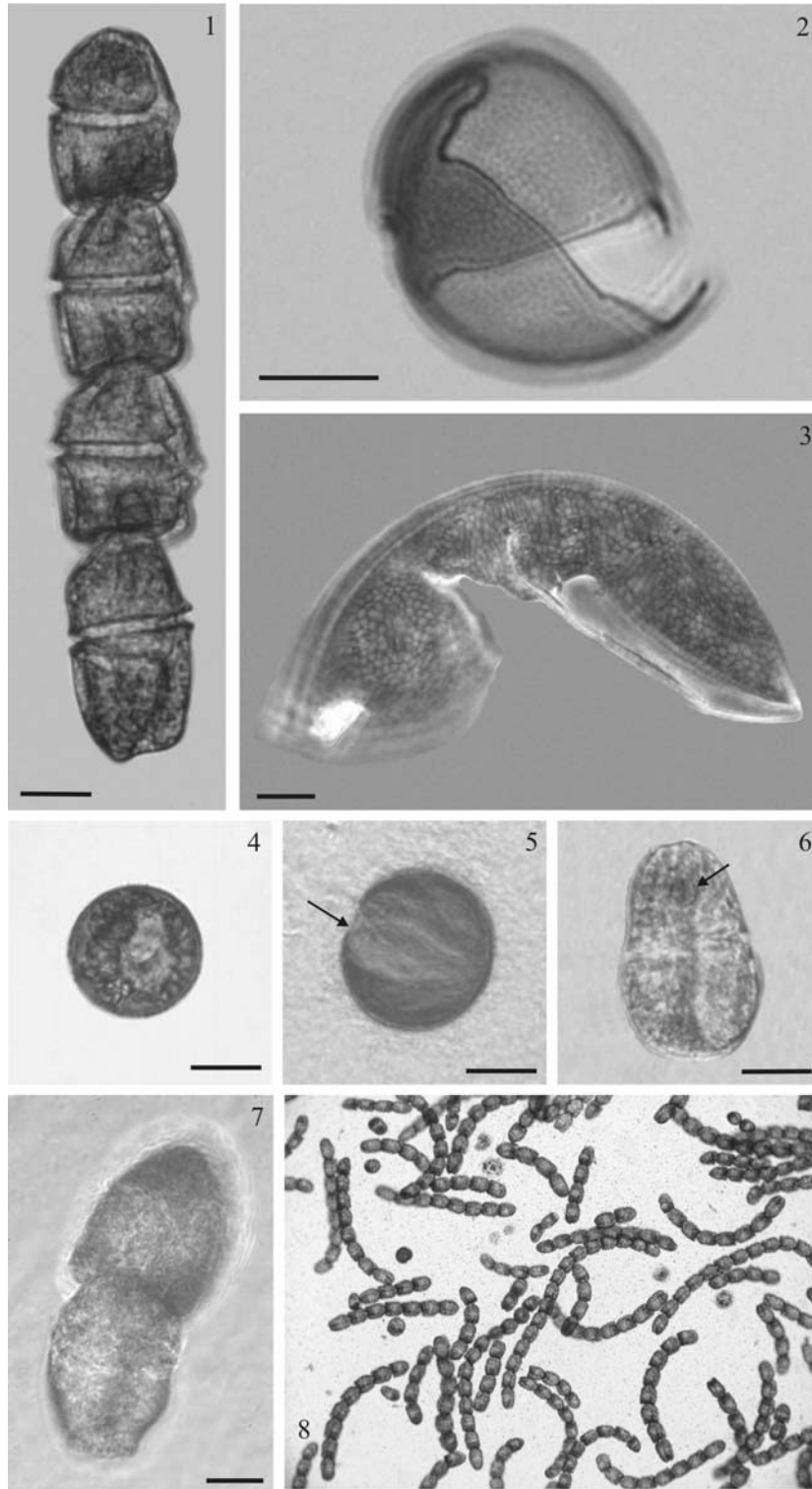


Lámina 3. Complejo *Gonyaulax*. Escala = 20  $\mu\text{m}$ .

Figuras 1-6. Relación quiste-teca 1 de *Gonyaulax digitale*: (1) quiste vivo, (2) quiste vacío con pre-arqueopilo, (3) quiste vacío, (4) vista dorsal de célula vegetativa, (5) vista ventral de célula vegetativa, (6) desplazamiento del sulcus.

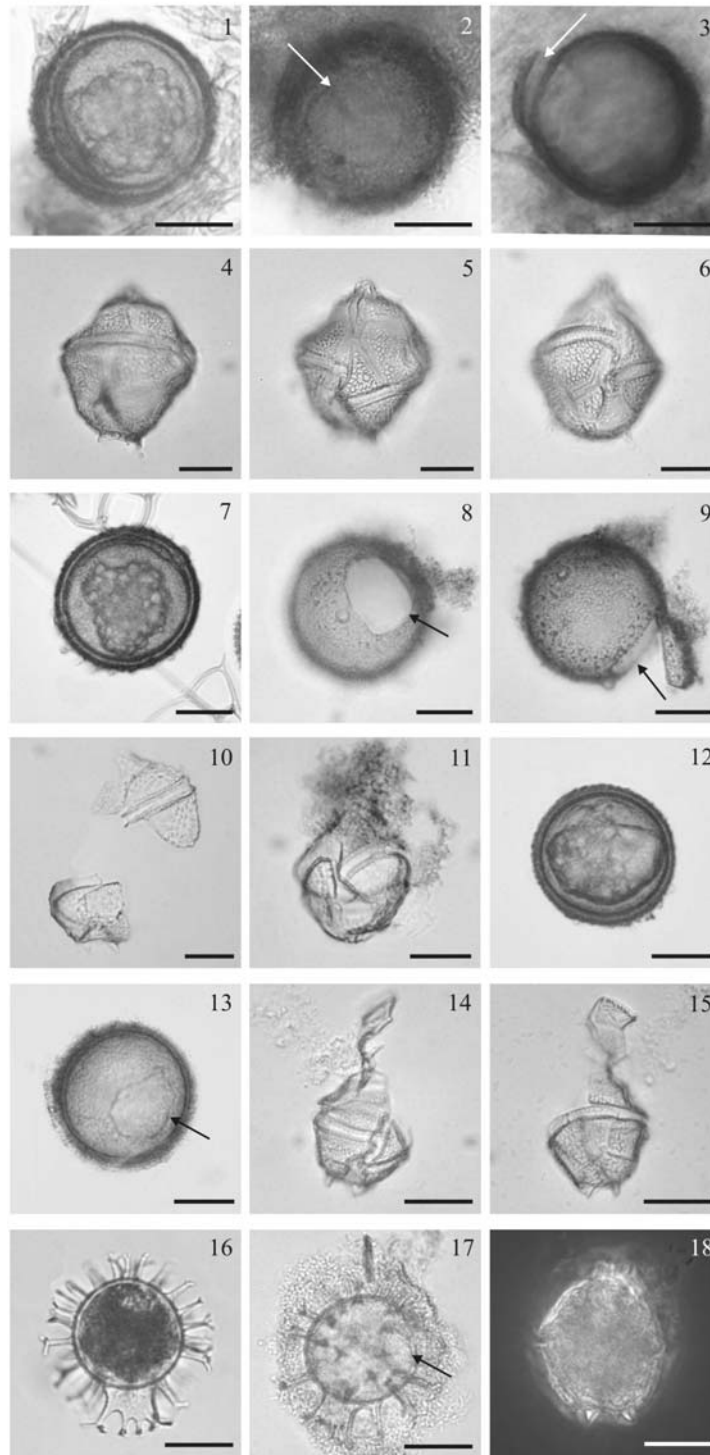
Figuras 7-11. Relación quiste-teca 2 de *G. digitale*: (7) quiste vivo (8-9), quiste vacío, (10) tecas de la célula vegetativa, (11) desplazamiento del sulcus.

Figuras 12-15. Relación quiste-teca 3 de *G. digitale*: (12) quiste vivo, (13) quiste vacío con pre-arqueopilo, (14) desplazamiento del sulcus, (15) vista dorsal de tecas del sulcus e hipoteca.

Figuras 16-18. Relación quiste-teca de *Gonyaulax spinifera*: (16) quiste vivo, (17) quiste vacío, la flecha indica el arqueopilo, (18) célula vegetativa.



Lámina 3



---

Lámina 4. Relación quiste-teca de dinoflagelados Gonyaulacales y Peridinales. Escala = 20  $\mu\text{m}$ .

Figuras 1-5. Relación quiste-teca de *Alexandrium margalefii*. (1) quiste vivo, (2) quiste vacío, (3) célula vegetativa, (4) vista dorsal de célula vegetativa mostrando detalle del arreglo de las placas, (5) placas Po e intercalares.

Figuras 6-7. *Lingulodinium polyedrum*. (6) quiste vivo, (7) vista ventral de la célula vegetativa (escala = 10  $\mu\text{m}$ ).

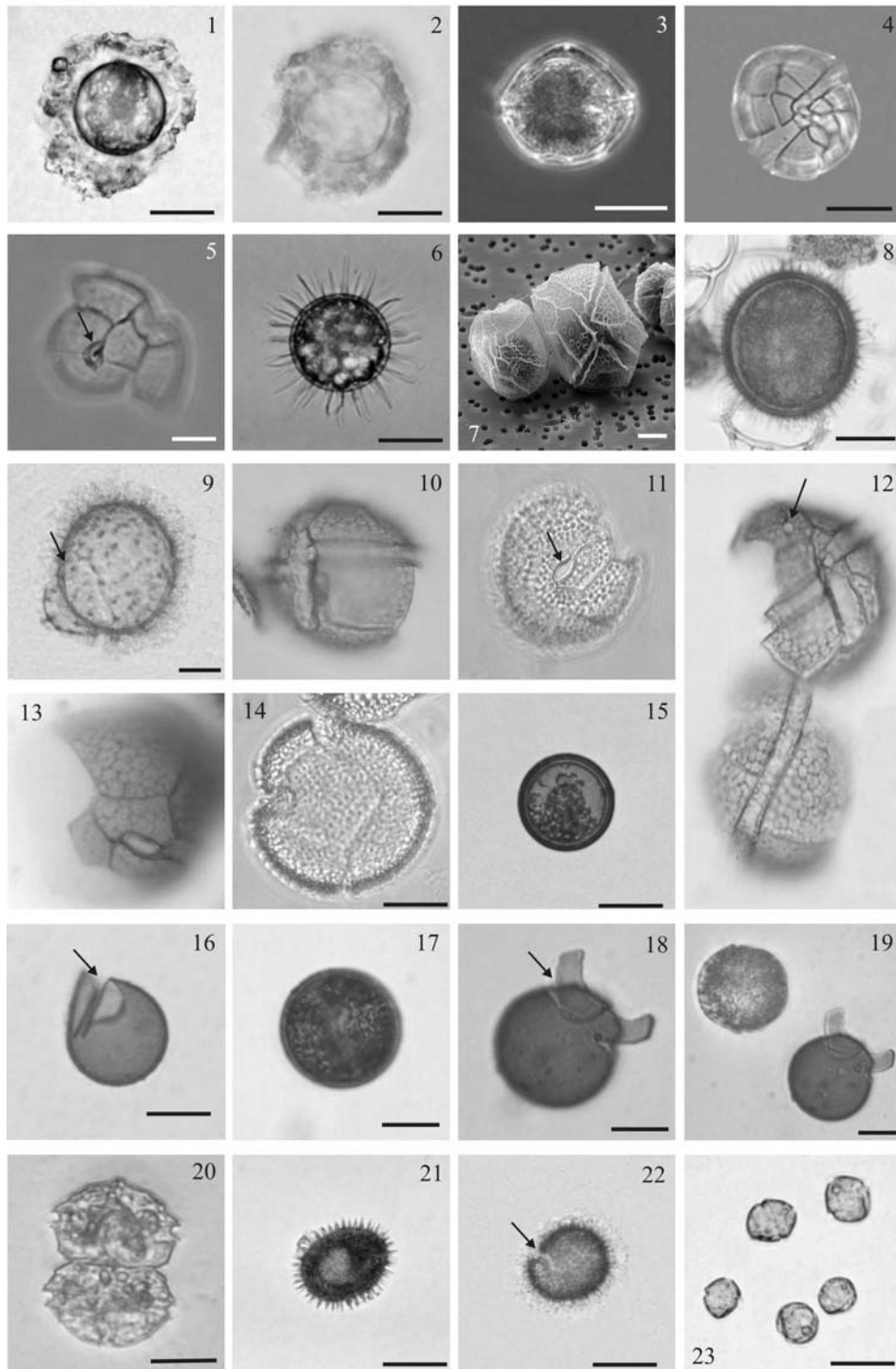
Figuras 8-14. Relación quiste-teca de *Protoceratium* sp. (8) quiste vivo (9) quiste vacío, (10) célula vegetativa, (11) epiteca mostrando la placa Po, (12) poro ventral, y detalle de la ornamentación de las placas, (13) placas Po e intercalares, (14) hipoteca.

Figuras 15-16. Relación quiste-teca de *Diplosalis* sp. (15) quiste vivo, (16) quiste vacío.

Figuras 17-19. Relación quiste-teca de *Scrippsiella trochoidea*. (17) quiste vivo, (18) quiste vacío, (19) células vegetativas.

Figuras 20-23. Relación quiste-teca de *Protoperidinium denticulatum*. (20) quiste vivo, (21) quiste vacío, (22) células vegetativas.

Lámina 4



### Variación estacional de las condiciones hidrológicas

Durante el periodo de estudio, los valores promedio de temperatura y oxígeno disuelto en ambas estaciones de muestreo mostraron una clara estacionalidad (Fig. 8A). Los valores mínimos de temperatura se registraron desde finales del otoño y durante todo el invierno (16-20°C) y los máximos durante el verano (28-32°C). No existieron diferencias significativas ( $P>0.05$ ) de estas variables entre las dos estaciones de muestreo, excepto por cinco (en 2000) y tres (en 2001) campañas de muestreo, donde si se registraron diferencias en temperatura.

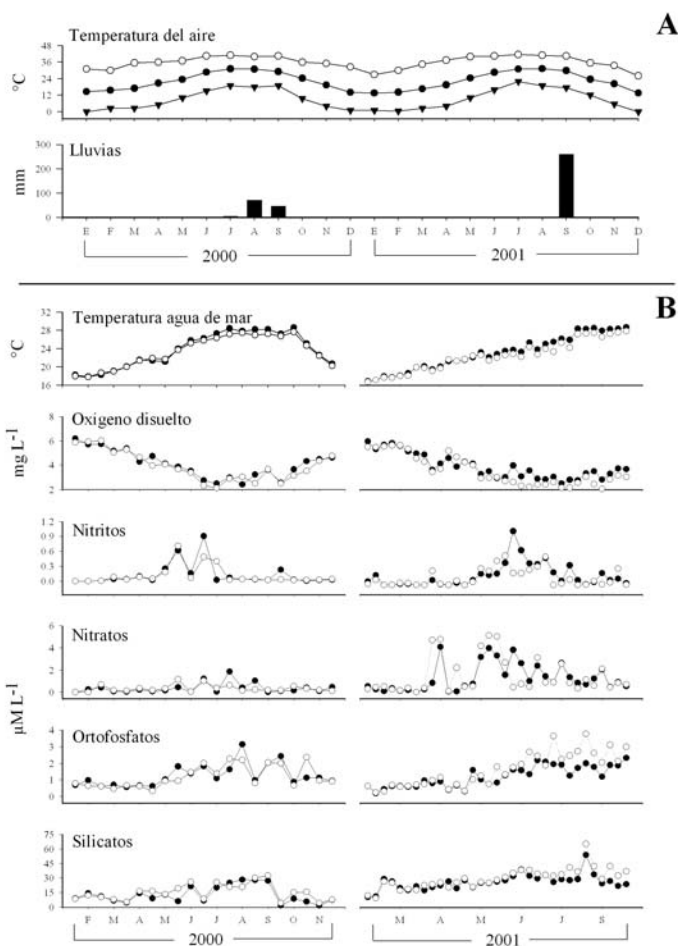


Figura 8. A) Variación de la temperatura atmosférica y periodo de lluvias (datos de la CNA), B) Variación mensual de los valores promedio de temperatura, oxígeno disuelto, y nutrientes.

Los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto (Fig. 9) mostraron condiciones de mezcla durante invierno y una fuerte estratificación en el verano (27-32 °C y 5-7 mg L<sup>-1</sup> en superficie; 18-23°C y 0-2 mg L<sup>-1</sup> en fondo). En ambas estaciones de muestreo, a partir de los 20 m de profundidad, condiciones hipóxicas y anóxicas permanecieron desde principios de primavera y durante todo el verano.

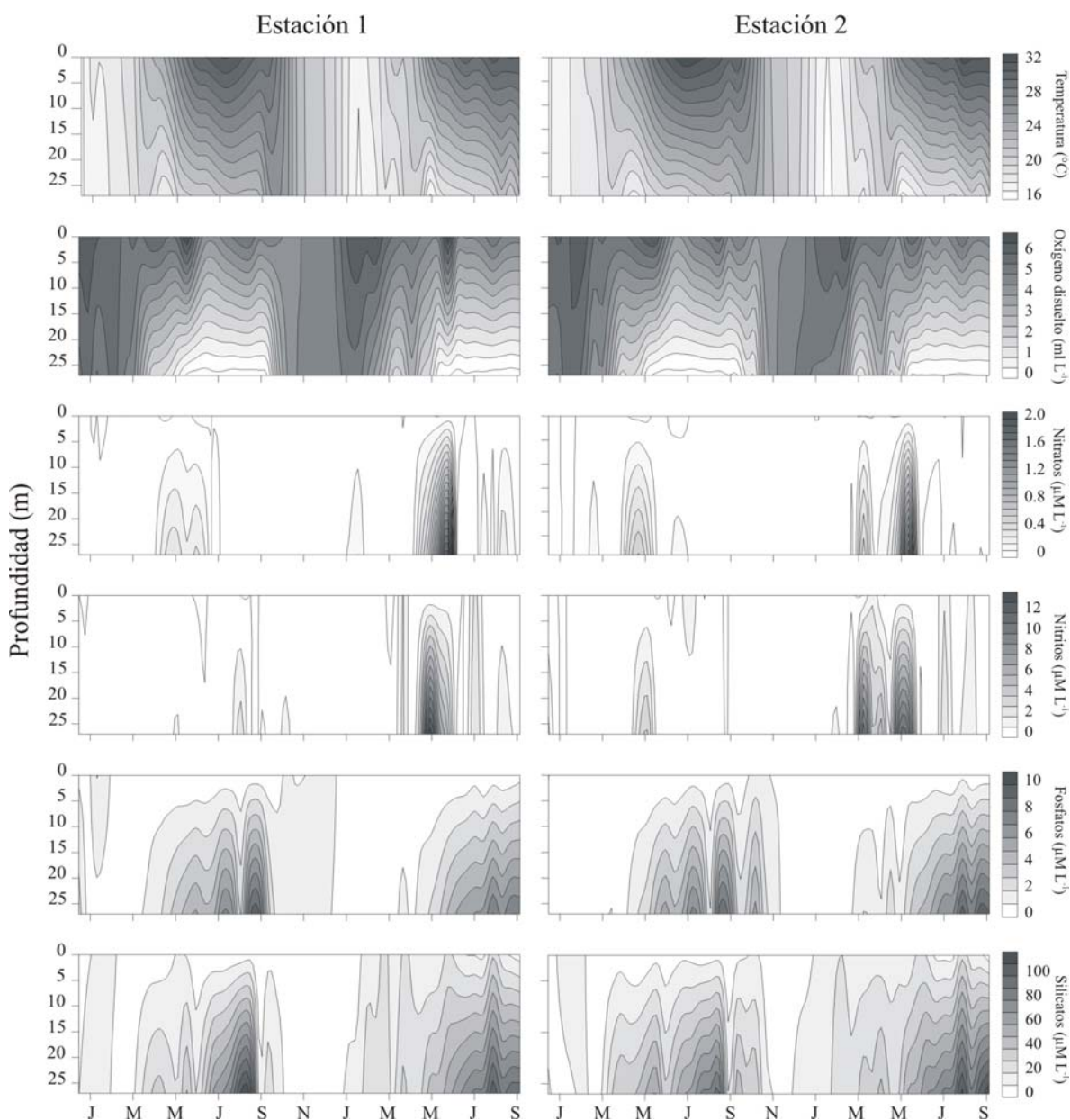


Figura 9. Variación mensual de la temperatura, oxígeno disuelto y nutrientes en la columna de agua.

Los cambios de condiciones de mezcla-estratificación y estratificaron-mezcla se desarrollaron entre 15 y 20 días durante la primavera y otoño, respectivamente (Fig. 9). El primer periodo de transición (mezcla-estratificación) inicia en primavera con rangos de temperatura y oxígeno disuelto de 18-22 °C y 2-6 mg L<sup>-1</sup>. Mientras que el segundo (estratificación-mezcla) inicia a finales del verano, restableciéndose completamente las condiciones de mezcla a principios del otoño e imperando rangos de temperatura y oxígeno disuelto de 23-31 °C y 0-5 mg L<sup>-1</sup>.

Durante el periodo de estudio no existieron diferencias significativas ( $P > 0.05$ ) entre los valores promedio de nutrientes de ambas estaciones de muestreo, exceptuando algunos valores ( $< 4$ ) de nitritos, nitratos y ortofosfatos.

La concentración de los diferentes nutrientes se incrementa con respecto a la profundidad durante el periodo de estratificación. La variación estacional de nitritos y nitratos permaneció generalmente por debajo de 0.4  $\mu\text{M L}^{-1}$  y 2  $\mu\text{M L}^{-1}$ , respectivamente (Fig. 9). Sin embargo, durante la primavera del 2001, por debajo de los 10-15 m, se registraron concentraciones más altas de nitritos y nitratos que en el año 2000. Las concentraciones de silicatos y fosfatos siempre fueron comparativamente más altas que los otros nutrientes. Durante el periodo de estratificación, por debajo de los 10-15 m, las concentraciones variaron entre 8-100  $\mu\text{M L}^{-1}$  y 80-120  $\mu\text{M L}^{-1}$ , respectivamente.

### **Variación estacional del microfitoplancton**

El microfitoplancton estuvo integrado por diatomeas (54 especies), dinoflagelados (81 especies) y silicoflagelados (2 especies). El grupo de las diatomeas fue el más abundante durante todo el periodo de estudio, aunque se presentaron variaciones interanuales en la abundancia de este grupo, siendo ésta más alta en el primer año de estudio (Fig. 10). Durante el 2000 desarrollaron florecimientos moderados ( $< 3.0 \times 10^5$  céls. L<sup>-1</sup>) a principios de primavera, verano y finales del otoño. Mientras que entre febrero y septiembre del 2001, mantuvieron su abundancia por debajo de  $1 \times 10^5$  céls. L<sup>-1</sup>.

Los silicoflagelados estuvieron presentes durante todo el 2000, con abundancias máximas ( $0.12 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ ) a principios de primavera. En el 2001, también estuvieron presentes pero con abundancias inferiores a  $0.04 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ .

Los dinoflagelados holoplanctónicos (60 especies) estuvieron presentes durante todo el periodo de estudio (Fig. 10). Entre años, la variación de la abundancia de diatomeas y dinoflagelados holoplanctónicos fue significativamente diferente ( $P < 0.05$ ), pero no entre estaciones de muestreo ( $P > 0.05$ ). Durante el 2000, la abundancia de los dinoflagelados holoplanctónicos, se mantuvo por debajo de  $0.5 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ , exceptuando un florecimiento moderado en primavera ( $1.25 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ , estación 2). Mientras que en 2001, las abundancias fueron más altas que en 2000, presentándose dos picos principales, uno a principios de primavera (con máximos de  $2.5 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ , estación 2) y otro a finales del verano ( $2.0 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ , estación 1). Las especies representativas de diatomeas y dinoflagelados holoplanctónicos se enlistan en la tabla II.

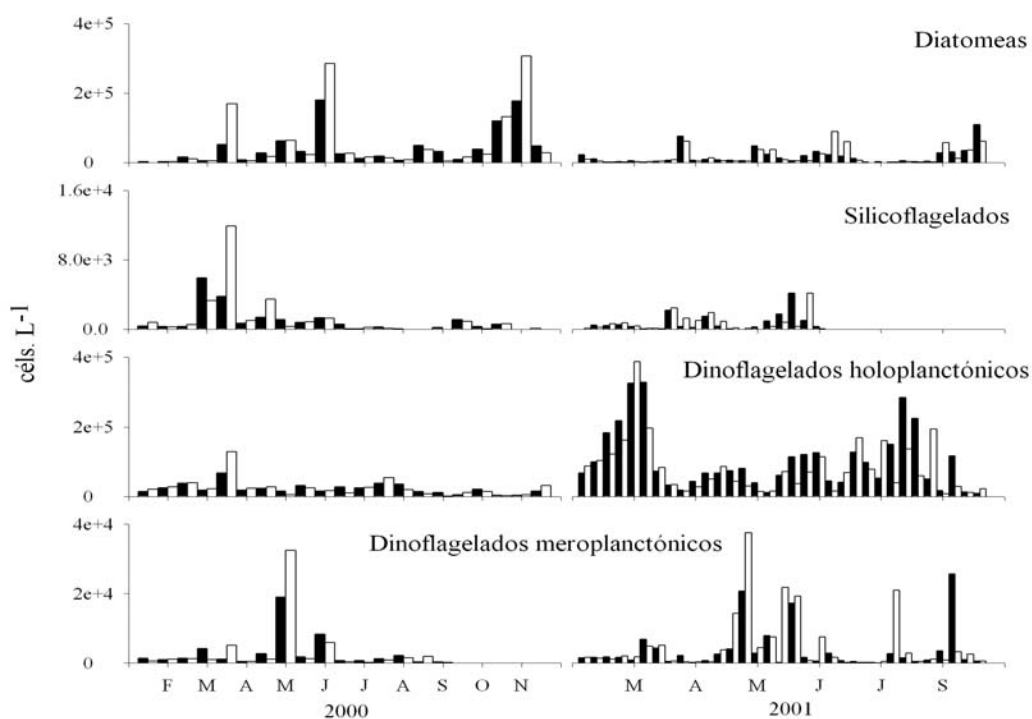


Figura 10. Variación mensual de los principales grupos microfitoplanctónicos en las estaciones 1 (□) y 2 (■) localizadas en la cuenca central de la bahía.

Tabla II. Especies representativas de diatomeas y dinoflagelados holoplanctónicos registradas en Bahía Concepción.

Diatomeas	Dinoflagelados holoplanctónicos
<i>Bacteriastrum hyalinum</i> Lauder	<b>Akashiwo sanguinea (Hirasaka) G. Hansen et Moestrup</b>
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey	<i>Ceratium furca</i> (Ehrenberg) Claparède et Lachmann
<i>Chaetoceros brevis</i> Schütt	<i>Ceratium fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin
<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve	<i>Ceratium falcatiforme</i> Jørgensen
<i>Chaetoceros didymus</i> Ehrenberg 1845	<i>Ceratium macroceros</i> (Ehrenberg) Vanhöffen
<i>Guinardia delicatula</i> (Cleve) Hasle 1996	<i>Gyrodinium spirale</i> (Bergh) Kofoid et Swezy
<i>Guinardia flaccida</i> (Castracane) H. Perigallo	<i>Katodinium glaucum</i> (Lebour) Loeblich III
<i>Hemiaulus membranecus</i> Cleve	<i>Oxyphysis oxytoxoides</i> Kofoid
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran 1915	<i>Podolampas palmipes</i> Stein
<i>Navicula transitans</i> Cleve	<i>Prorocentrum compressum</i> (Bailey) Abé ex Dodge
<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson ex Kützing) Ralfs in Pritchard	<i>Prorocentrum gracile</i> Schütt
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	<i>Prorocentrum sigmoides</i> Bohm
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	<i>Prorocentrum minimum</i> (Pavillard) Schiller
<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> Grunow	<i>Torodinium robustum</i> Kofoid et Swezy

### Variación estacional y composición de los dinoflagelados meroplanctónicos

Se registraron 25 especies de dinoflagelados meroplanctónicos y el estadio quístico correspondiente de la mayoría de estas especies, también fue encontrado en las trampas (Tabla III). Durante el 2000, este grupo se presentó de enero a septiembre con abundancias por debajo de  $0.1 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$  y desarrolló un florecimiento moderado ( $0.2-0.34 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ ) en mayo (Fig. 10). En 2001 los florecimientos también fueron de moderados a débiles y se desarrollaron a principios de primavera ( $0.2-0.34 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ ), durante la primavera ( $0.15-0.2 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ ) y verano ( $0.3 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$  en junio, estación 2 y  $0.25 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$  en septiembre, estación 2).

Los dinoflagelados Gonyaulacales caracterizaron a este grupo y estuvo integrado por las siguientes especies: *Alexandrium affine*, *Alexandrium pseudogonyaulax*, *Pyrophacus steinii*, y *Lingulodinium polyedrum*. También estuvieron presentes especies de otros



grupos, como el dinoflagelado tóxico *Gymnodinium catenatum*, *Scrippsiella trochoidea* y diferentes representantes del género *Protoberidinium*.

Tabla III. Especies de dinoflagelados meroplanctónicos registradas en Bahía Concepción. La forma de resistencia de las especies marcadas con asterisco también se encontró en las trampas.

<b>Dinoflagelados meroplanctónicos</b>
<b>Dinophysiales</b>
<i>Dinophysis tripos</i> Gourret
<b>Gonyaulacales</b>
* <i>Alexandrium affine</i> (Inoue <i>et</i> Fukuyo) Balech
* <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i> (Biecheler) Horiguchi, <i>ex</i> Yuki <i>et</i> Fukuyo
* <i>Gonyaulax digitalis</i> (Pouchet) Kofoid
<i>Gonyaulax polygramma</i> Stein
* <i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparède <i>et</i> Lachmann) Diesing
* <i>Gonyaulax verior</i> Sournia
* <i>Lingulodinium polyedrum</i> (Stein) Dodge
* <i>Pyrophacus steinii</i> (Schiller) Wall <i>et</i> Dale
<b>Gymnodiniales</b>
* <i>Cochlodinium</i> sp.
* <i>Gymnodinium catenatum</i> Graham
* <i>Polykrikos kofoidii</i> Chatton
<b>Peridiniales</b>
<i>Diplopsalis</i> sp.
<i>Diplopsalopsis</i> cf. <i>bomba</i> (Stein <i>ex</i> Jørgensen) Dodge <i>et</i> Toriumi
* <i>Preperidinium meunierii</i> (Pavillard) Elbrächter
* <i>Protoberidinium claudicans</i> (Paulsen) Balech
* <i>Protoberidinium conicum</i> (Gran) Balech
<i>Protoberidinium</i> cf. <i>divergens</i> (Ehrenberg) Balech
<i>Protoberidinium excentricum</i> (Paulsen) Balech
* <i>Protoberidinium</i> cf. <i>leonis</i> (Pavillard) Balech
* <i>Protoberidinium oblongum</i> (Aurivillius) Parke <i>et</i> Dodge
<i>Protoberidinium obtusum</i> (Karsten) Parke <i>et</i> Dodge
* <i>Protoberidinium pentagonum</i> (Gran) Balech
<i>Protoberidinium punctulatum</i> (Paulsen) Balech
* <i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich III

Algunos de estos dinoflagelados participaron en el desarrollo de florecimientos moderados y débiles en diferentes momentos del periodo de estudio (Tabla IV y Fig. 11). *Alexandrium affine*, *Gymnodinium catenatum* y *Scrippsiella trochoidea* desarrollaron las mayores abundancias. El período de permanencia de la mayoría de las especies ocurrió entre enero y septiembre de ambos años y las que persistieron en la columna de agua por más de 5 meses fueron *G. catenatum* y *S. trochoidea*, mientras que *Lingulodinium polyedrum* y *Pyrophacus steinii* se caracterizaron por desarrollar florecimientos con abundancia muy bajas y de carácter puntual.

Tabla IV. Tiempos de permanencia y abundancias máximas de las principales especies de dinoflagelados meroplanctónicos.

Especie	Tiempo de permanencia	Fecha de abundancia máxima	2000		2001	
			Est. 1	Est. 2	Est. 1	Est. 2
<i>Alexandrium affine</i>	Feb-Jun	Mayo	<b>0.19x10<sup>5</sup></b>	<b>0.33x10<sup>5</sup></b>		
<i>A. pseudogonyaulax</i>	Mayo-Sep	Jun (est.2) y Sep (est. 1)			0.03x10 <sup>5</sup>	0.05x10 <sup>5</sup>
<i>Lingulodinium polyedrum</i>	Ago-Sep	Ago (2000) y Sep (2001)		0.01x10 <sup>5</sup>	0.08x10 <sup>5</sup>	0.02x10 <sup>5</sup>
<i>Pyrophacus steinii</i>	Ago-Sep	Sep			0.04x10 <sup>5</sup>	0.01x10 <sup>5</sup>
<i>Gymnodinium catenatum</i>	Ene-Ago	Mar y Jun (2000) Mayo (2001)	0.02x10 <sup>5</sup>	0.02x10 <sup>5</sup>	<b>0.17x10<sup>5</sup></b>	<b>0.32x10<sup>5</sup></b>
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	Ene-Sep	Mar-Abr (2000) Ago (2001)	0.016x10 <sup>5</sup>	0.016x10 <sup>5</sup>	0.02x10 <sup>5</sup>	<b>0.18x10<sup>5</sup></b>

### Variación estacional de la producción quistes de dinoflagelados

La lámina 5, presenta una selección de macrofotografías de los quistes más representativos y que fueron encontrados en las trampas. Los Gonyaulacales y Peridiniales calcáreos, representados principalmente por *Scrippsiella trochoidea*, fueron los morfotipos más comunes. Los Gymnodiniales y Peridiniales orgánicos también fueron encontrados en las muestras de las trampas, pero en menores cantidades.

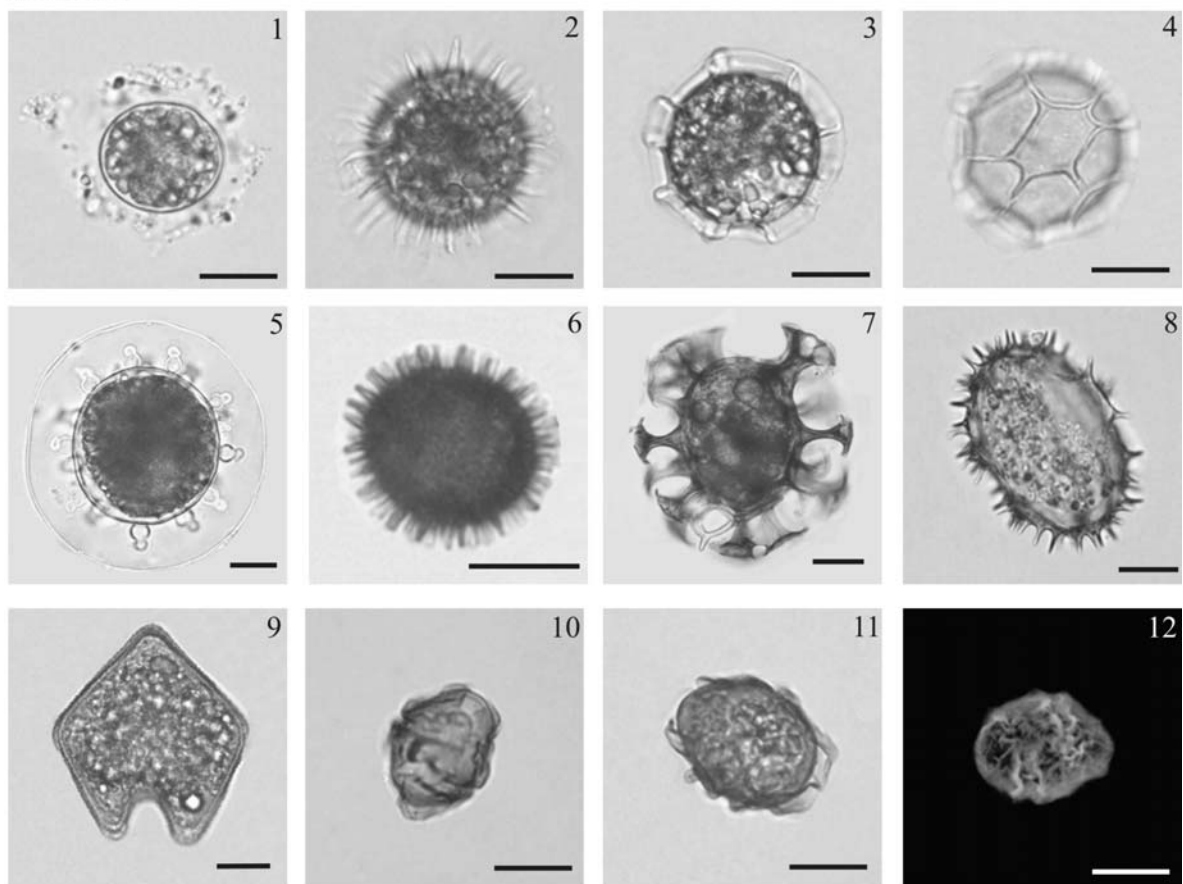
La presencia de una delgada, transparente y suave membrana externa en los quistes de *Alexandrium pseudogonyaulax* indicó que fueron recién formados (Lám. 5, figs. 3-4). En el 2001, fue encontrado un quiste no identificado, que puede estar relacionado con los géneros *Gyrodinium* o *Cochlodinium* (Lám. 5, figs. 10-12). Este morfotipo tiene forma ovoide (22,7-39.5 µm de ancho y 30.4-45.4 µm de largo) y una coloración café-rosada y esta parcialmente cubierto con mucilago.

---

Lámina 5. Quistes de dinoflagelados colectados en trampas. Escala = 20  $\mu\text{m}$ .

Figuras (1-5) Gonyaulacales, (6-9) Peridinales y (10-12) morfotipo A. (1) *Alexandrium affine*, (2) *Lingulodinium polyedrum*, (3-4) *Alexandrium pseudogonyaulax*, (5) *Pyrophacus steinii*, (6) *Scrippsiella trochoidea*, (7) *Polykrikos kofoidii*, (8) *Protoperidinium conicum*, (9) *Protoperidinium oblongum*, (10-12) morfotipo A.

Lámina 5



La variación en la tasa de producción de quistes fue similar en ambos años. Los quistes Gonyaulacales, junto con los Peridinales calcáreos (*Scrippsiella trochoidea*) fueron los más comúnmente encontrados en las trampas, mientras que los Gymnodinales y Peridinales orgánicos fueron menos numerosos. La producción de quistes ocurrió durante todo el tiempo que estuvieron instaladas las trampas, sin embargo las mayores tasas de producción se presentaron a principios de primavera y finales de verano de ambos años (Tabla V), coincidiendo en algunos casos con los picos de abundancia de los dinoflagelados meroplanctónicos. De hecho, la composición de los quistes en trampa estuvo fuertemente correlacionada con la de dinoflagelados meroplanctónicos encontrada en la columna de agua (Tabla III).

Durante el 2000 (Fig. 11), los quistes de *Alexandrium affine* se produjeron a tasas moderadas ( $<1 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} d^{-1}$ ) de abril a junio, alcanzando un pico primaveral ( $4.5 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} d^{-1}$ ) en mayo. Los quistes de *Scrippsiella trochoidea* se produjeron de forma continua pero a niveles bajos ( $<0.53 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ ). En contraste los quistes de *Lingulodinium polyedrum* solamente se produjeron a finales de verano ( $2.3 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ ).

En el 2001 (Fig. 11), los quistes de *Alexandrium pseudogonyualax* se produjeron durante un periodo largo (23 de mayo al 26 de septiembre) con tasas moderadas ( $<4 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ , estación 1) y altas ( $9.5 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ , estación 2). Durante este mismo periodo los quistes de *Pyrophacus steinii* y *Lingulodinium polyedrum* también fueron regularmente producidos ( $<2.6 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ ) en ambas estaciones. En las dos estaciones de muestreo los quistes de *Scrippsiella trochoidea* se produjeron casi de forma continua del 1-15 de septiembre ( $5.6 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ ) y del 29 de agosto al 14 de septiembre a tasas moderadas ( $5.8 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} día^{-1}$ ), pero comparativamente mas altas que las registradas en el año 2000.

Los quistes Gymnodinales y Peridinales orgánicos fueron producidos a tasas muy bajas (Tabla V). *Polykrikos kofoidii* fue el morfotipo mas representativo (Lám. 5, fig. 7), mientras que la tasa de producción de los quistes del dinoflagelado tóxico *Gymnodinium*

*catenatum* ( $0.073 < 1 \times 10^5$  quistes  $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) fue insignificante (Fig. 11). Los quistes Peridinales estuvieron representados principalmente por formas esféricas marrón del género *Protoperidinium* spp., y su producción se presentó a principios de primavera y finales del verano de ambos años. El morfotipo A no identificado, alcanzó producciones significativas durante la primavera del 2001 (Tabla V).

Tabla V. Producción de quistes (quistes  $m^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) durante los periodos abril-septiembre, 2000 y marzo-septiembre, 2001. Se indica con diagonales los periodos en que hubo pérdida de trampas.

Tiempo de permanencia de la trampa	Gonyaulacales	Peridinales calcáreos	Gymnodiniales	Peridinales orgánicos	Morfotipo A
<b>Estación 1 (2000)</b>					
15-29 Abril	57,949	2,983	0	639	
29 Abril-13 Mayo	53,688	8,692	26,205	767	
13-27 Mayo	449,576	1,023	0	0	
27 Mayo-15 Junio	42,951	0	7,912	0	
15-30 Junio	89,353	52,794	767	1,150	
30 Junio-15 Julio	60,975	24,032	383	383	
15-29 Julio	20,644	19,877	0	0	
29 Julio-12 Ago.	17,768	8,692	0	25,055	
12-26 Agosto					
26 Ago.-9 Sep.	238,658	0	10,866	0	
<b>Estación 1 (2001)</b>					
29 Marzo-11 Abril	4,266	2,478	0	1,927	0
11-25 Abril	2,812	3,196	128	3,963	7,296
25 Abril-9 Mayo	14,828	2,940	0	4,218	200,181
9-23 Mayo	383	1,278	895	383	1,917
23 Mayo-6 Junio	39,116	11,632	895	767	1,023
6-20 Junio	28,122	4,091	0	639	0
20 Junio-5 Julio	35,315	5,607	0	954	0
5-19 Julio	1,662	4,985	1,023	0	0
19 Julio-1 Ago.	121,418	172,216	0	0	0
1-15 Agosto.	5,214	557,848	383	511	0
15-29 Agosto.	6,264	43,206	383	4,346	0
29 Ago-14 Sep.	313,853	586,210	3,020	2,684	0
14-26 Septiembre	697,949	22,370	0	12,975	447
<b>Estación 2 (2001)</b>					
29 Marzo-11 Abril	3,166	964	0	1,377	0
11-25 Abril.	0	1,790	0	4,602	22,754
25 Abril-9 Mayo	18,280	2,301	383	12,911	871,542
9-23 Mayo	2,045	10,099	1406	1,278	3,324
23 Mayo-6 Junio					
6-20 Junio					
20 Junio-5 Julio					
5-19 Julio	2,173	37,965	0	0	0
19 Julio-1 Ago.	0	175,795	0	0	0
1-15 Agosto	6,775	202,482	383	895	0
15-29 Agosto.	6,903	49,342	0	2,684	0
29 Ago.-14 Sep.					
14-26 Septiembre	1'465,395	154,205	4,176	7,755	0

El acoplamiento los estadios planctónicos y la producción de quistes se observó principalmente en los quistes Gonyaulacales (Fig. 11). El más evidente fue registrado en mayo del 2000, y donde la producción de quistes de *Alexandrium affine* fue precedida por un florecimiento moderado del estadio vegetativo, y la composición de los quistes en trampa consistió solamente de este morfotipo (Lám. 5, fig. 1). La presencia del estadio vegetativo de *Lingulodinium polyedrum* y *Pyrophacus steinii* también estuvo acoplada a la producción de sus quistes a finales del verano. El estadio móvil de *Scrippsiella trochoidea* en general permaneció a lo largo del estudio con abundancias muy bajas, registrándose los picos mas altos en la primavera del 2000 y verano del 2001. Estos picos también estuvieron acoplados con los periodos de producción de sus quistes, aunque las tasas de producción fueron más elevadas en 2001.

#### **Análisis de correlación entre dinoflagelados meroplanctónicos y variables fisicoquímicas**

Un análisis de factores fue aplicado para correlacionar la presencia de las principales especies meroplanctónicas y las variables fisicoquímicas (Fig. 12). La variancia explicada por los primeros tres factores en el año 2000 fue 29.9%, 18%, y 16%, mientras que para el 2001 fue 36.7%, 21.8% y 17% (Tabla VI). El primer factor muestra un gradiente positivo entre la temperatura y los fosfatos, y una correlación altamente negativa con el oxígeno disuelto. El segundo factor correlaciona con silicatos y el tercero con nitritos y nitratos. Los dinoflagelados *Alexandrium affine* y *Gymnodinium catenatum* se presentan del lado negativo del primer factor (baja temperatura y alta concentración de oxígeno). En contraste estas dos especies, así como *Scrippsiella trochoidea* y *Lingulodinium polyedrum*, comparten una correlación positiva con silicatos en el segundo factor. *G. catenatum* y *L. polyedrum* correlacionan con el tercer factor y comparten una correlación positiva con nitritos y nitratos. La especie tóxica *Alexandrium psedogonyaulax* se correlaciona positivamente con nitritos y nitratos.

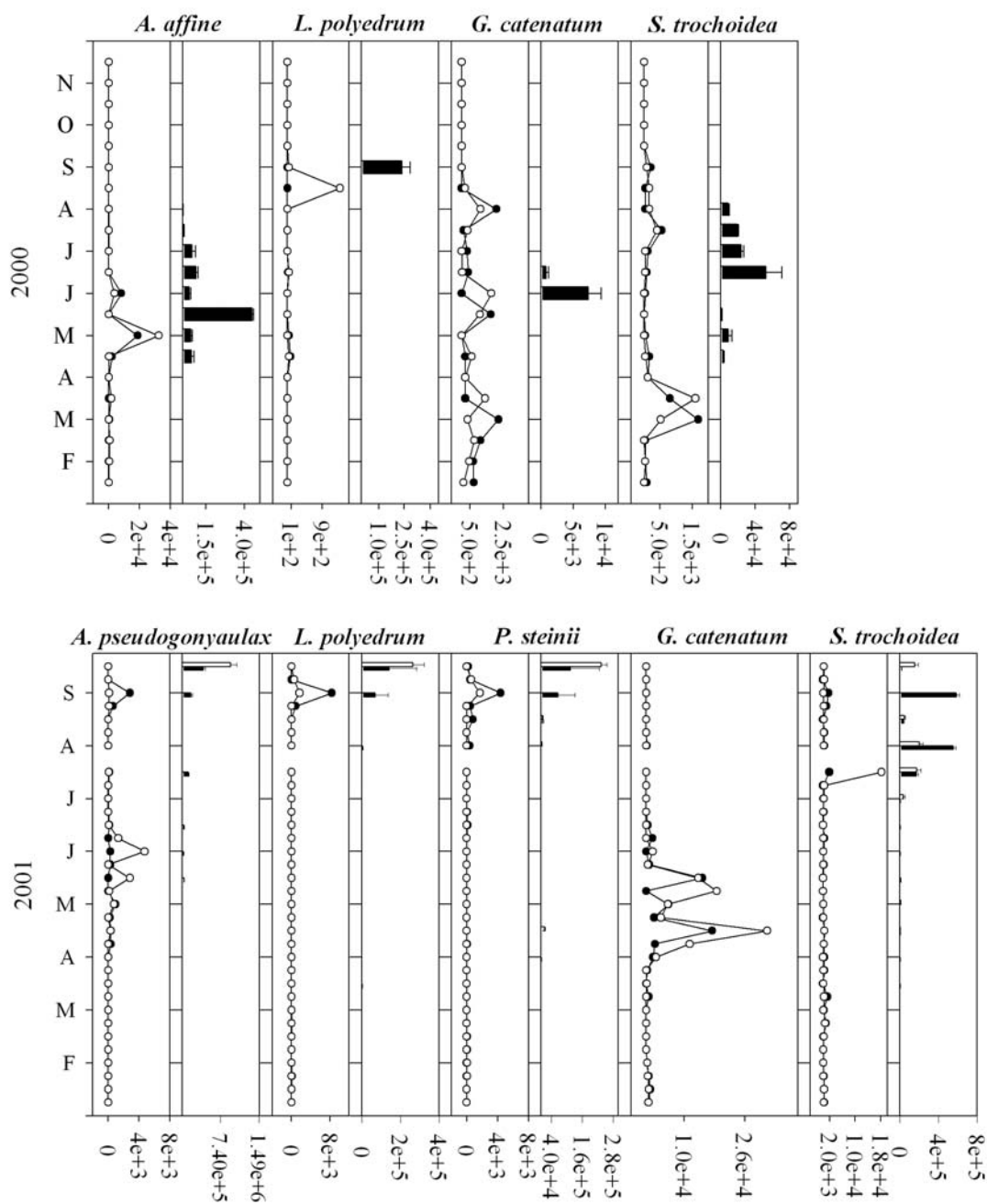


Figura 11. Variación en la abundancia de las principales especies de dinoflagelados meropláctónicos y periodos de producción de sus quistes, en las estaciones 1 (●, □) y 2(○, □) localizadas en la cuenca central de la bahía.



Tabla VI. Análisis de Factores. Pesos factoriales o correlación factorial de las variables fisicoquímicas y especies de dinoflagelados meroplanctónicos, con el 1<sup>er</sup> y 2<sup>o</sup> factor.

Variable	Muestreo 2000			Muestreo 2001		
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Temperatura	0.92609	0.17010	0.12084	0.88567	0.17050	-0.16043
Oxígeno disuelto	-0.86752	-0.22571	-0.27232	-0.82344	-0.37111	-0.17540
Nitritos	0.13061	-0.03895	0.88699	0.14605	0.79497	0.12260
Nitratos	0.23402	0.10955	0.74473	0.24905	0.63463	0.46043
Fosfatos	0.77568	0.00207	0.18025	0.91280	0.11288	0.01481
Silicatos	0.31986	0.71815	-0.10086	0.79918	0.16341	0.04624
<i>Alexandrium affine</i>	-0.52605	0.28819	-0.12268			
<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>				0.16553	0.783391	-0.17021
<i>Gymnodinium catenatum</i>	-0.52706	0.48622	0.30110	-0.54076	0.48086	0.17991
<i>Lingulodinium polyedrum</i>	0.06366	0.50626	0.16052	0.10814	0.16844	-0.83931
<i>Pyrophacus steinii</i>				0.56271	-0.10023	-0.54977
<i>Scrippsiella trichoidea</i>	0.21491	0.78562	-0.05271	-0.09665	-0.24154	-0.59234
Variación explicada	2.99082	1.80241	1.60705	3.67521	2.18360	1.70481
Prop. Total	0.29908	0.18024	1.60705	0.33411	0.19851	0.15498

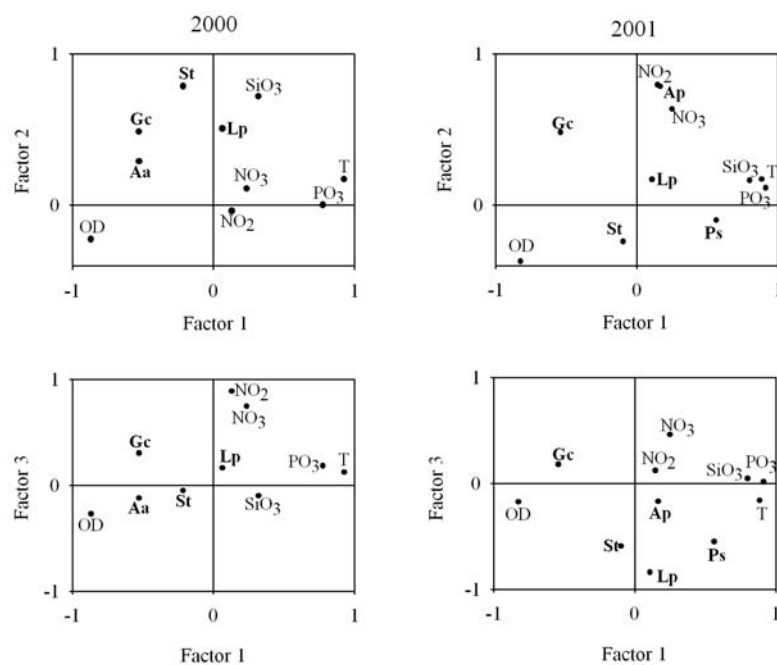


Figura 12. Análisis de Factores. Posición de las principales especies de dinoflagelados meroplanctónicos (Aa= *Alexandrium affine*, Ap= *Alexandrium pseudogonyaulax*, Gc= *Gymnodinium catenatum*, Lp= *Lingulodinium polyedrum*, Ps= *Pyrophacus steinii* y St= *Scrippsiella trichoidea*) y variables fisicoquímicas (OD= oxígeno disuelto, T= temperatura y nutrientes) en relación al espacio definido por el primer y segundo factor.

## DISCUSIÓN

### **Composición taxonómica, patrón de abundancia y distribución de quistes en sedimentos Holocénicos**

Tal como se ha reportado para ambientes sub-tropicales, salinos, altamente salinos y estratificados del Océano Atlántico (Wall *et al.*, 1977; Sonneman y Hill, 1997; Blanco, 1989a; 1989b; 1989c); en Bahía Concepción los conjuntos de quistes de dinoflagelados están constituidos por Peridiniales calcáreos y Gonyaulacales, dominados principalmente por los morfotipos de *Lingulodinium polyedrum* y *Scrippsiella trochoidea*. Los quistes se distribuyen hacia el interior de la bahía y son abundantes en sedimento fangoso.

*Lingulodinium polyedrum* tiene una amplia distribución y ha sido registrada en diferentes partes del mundo, incluyendo las costas de California y Baja California (Sweeney, 1975; Wall, 1986). El estadio móvil y de latencia de esta especie se puede presentar en regiones templadas y subtropicales, como es el caso de ambientes de estuario, bahías y en regiones costeras protegidas o expuestas (Margalef, 1956; Sweeney, 1975). Sin embargo, un estudio sobre la distribución de los quistes de *L. polyedrum* en sedimentos modernos, que abarcó regiones como la costa este de los Estados Unidos, Sudáfrica, Argentina y Perú, demuestra que esta especie se distribuye también en zonas tropicales (Wall *et al.*, 1977). Los primeros reportes para el Golfo de California, consideran que los conjuntos de quistes están constituidos primordialmente por las formas Gonyaulacales, incluyendo *L. polyedrum* (Wall, 1986; Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991). Sin embargo, se ha reportado que en zonas profundas de la cuenca de Guaymas, predominan los morfotipos de *Gonyaulax spinifera*, *Protoperidinium conicoides* y *Protoperidinium pentagonum* (Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991), estando ausentes los quistes de *Alexandrium* spp. y Peridiniales calcáreos. Esta diferencia probablemente se deba a que estos quistes estén restringidos a zonas costeras protegidas del Golfo de California, o que el método palinológico utilizado haya destruido algunos morfotipos. Esta última hipótesis se sustenta en la información dada por Wall (1986) y Martínez-Hernández y Hernández-Campos (1991) en relación a la presencia de una variedad de *Lingulodinium polyedrum* de pared delgada en el Golfo de California.

Hasta ahora, solo el estadio vegetativo de *Scrippsiella trochoidea* ha sido reportado para el Golfo de California y para el caso específico de Bahía Concepción, un reciente estudio sobre la taxonomía de los dinoflagelados Peridinales, coincide con la afirmación de que es el representante principal del género en la bahía, ya que la mayoría de los cultivos que se lograron establecer mediante ensayos de germinación estuvieron integrados por esta especie. La existencia de un complejo de especies, únicamente podrá ser comprobado con el uso de métodos más sofisticados, tal es el caso de la definición de la composición mineralógica y arreglo de los cristales de calcita de la pared de los quistes y técnicas moleculares para discriminar entre los diferentes morfotipos. Esta información necesariamente tendrá que ser complementada con la disección de la teca y microscopía electrónica de barrido (Góngora-González, 2003). Diferentes especies del género *Scrippsiella* son morfológicamente muy parecidas y además suelen presentarse juntas. Por ejemplo, ha sido confirmado que en las costas de Japón *S. crystalina* Lewis, *S. hexapraecingula* Horiguchi et Chihara, *S. precaria* Montresor et Zingone y *S. rotunda* Lewis, se presentan junto con *S. trochoidea* (Horiguchi y Chihara, 1983; Ishikawa y Taniguchi, 1993). En Italia, el grupo que desarrolla quistes calcáreos está constituido por 10 diferentes especies, tales como *S. trochoidea*, *S. lacrimosa* Lewis y *S. precaria* (Montresor et al., 1994).

El hallazgo de los quistes de *Gymnodinium catenatum* y *Alexandrium* spp. es de particular importancia, debido a que representan el primer registro para el Golfo de California. La presencia de estos quistes puede resultar una herramienta útil para explicar la dinámica poblacional de especies tóxicas como *Alexandrium minutum* y *A. pseudogonyaulax* (Lechuga-Devéze y Morquecho, 1998; Morquecho y Lechuga-Devéze, 2001), que junto con *Gymnodinium catenatum* podrían ser el origen de toxinas parálíticas en moluscos, que año con año se registran en esta bahía, excediendo en algunos casos el límite máximo permisible para consumo humano (Sierra-Beltrán et al., 1996; Lechuga-Devéze y Morquecho-Escamilla, 1998; Band-Schmidt et al., en prensa). Los quistes de *Alexandrium* spp. representan del 4-11% de los conjuntos de quistes en sedimentos marinos, por esto es razonable considerarlos como una fuente alterna de producción de toxinas parálíticas. Se ha

probado que los quistes de *Alexandrium tamarense* son más tóxicos que el estadio vegetativo (Dale *et al.*, 1978) y Dale (1977) y Riegman (1998) sugieren que los sedimentos en áreas con eutrofización actúan como un mecanismo de selección de microalgas tóxicas. En este sentido, cabe mencionar que Bahía Concepción desarrolla procesos de eutrofización cada verano; el primer antecedente fue reportado por Gilmartin y Revelante en 1978 y a lo largo de las dos últimas décadas (Bustillos-Guzmán *et al.*, 2000; Lechuga-Devéze *et al.*, 2001) estas condiciones, invariablemente, han prevalecido año con año.

La eutrofización estacional de la bahía podría ser estudiada utilizando los quistes de *Lingulodinium polyedrum* como un indicador. Eppley y Harrison (1975) sugieren que el estadio vegetativo de esta especie prefiere regiones con elevadas concentraciones de nutrientes y se ha demostrado que su presencia es un buen indicador de ambientes eutróficos, ya que se ha observado una correlación entre la abundancia de sus quistes y niveles de eutrofización altos (Dale *et al.*, 1999).

La hidrodinámica, junto con las propiedades ecológicas y biológicas de los tipos de agua, determina la distribución de los quistes en los sedimentos marinos (Wall *et al.*, 1977). Los resultados sobre el patrón de distribución y abundancia de quistes muestran que es un ambiente idóneo para su acumulación y retención. La cuenca central de la bahía tiene propiedades biogénicas y esta integrada principalmente por fango rico en materia orgánica (Mendhal *et al.*, 1997), además las corrientes producidas por mareas son de baja intensidad (Obeso-Nieblas *et al.*, 1996), lo que sugiere que la bahía, más que las zonas que las circundan, actúa como una gran trampa de acumulación de materia orgánica y quistes que probablemente representen a la comunidad meroplanctónica local. Aunque, no se descarta que la bahía también actué como un sistema que exporte dinoflagelados o que constituya un semillero que dote de semillas a las aguas adyacentes del Golfo, si consideramos que es un sistema antiestuarino que colinda con la cuenca de Guaymas y que el margen costero de la península de Baja California tiene una plataforma continental muy estrecha. Como ya se ha mencionado, los dinoflagelados meroplanctónicos son principalmente neríticos (Wall *et al.*, 1977), por tanto, es más probable que el estadio móvil alcance la zona fótica y

sobreviva después de la germinación, si permaneció durante su periodo de latencia en el interior de la bahía, mas que en la cuenca de Guaymas o la zona adyacente a la boca, que tienen una profundidad 2000 y 500 m, respectivamente.

### **Relación quiste-teca de dinoflagelados meroplanctónicos**

Con los resultados de esta investigación fue posible registrar por primera vez en el Golfo de California la presencia de *Alexandrium margalefii*, *Protoperidinium americanum*, *Protoperidinium denticulatum* y *Protoperidinium latissimum*. También se logró el establecimiento de la relación quiste-teca y en algunos casos el cultivo, de especies como *Gonyaulax digitale*, *A. margalefii*, *Diplopsalis* sp., *Gonyaulax spinifera*, *Gymnodinium catenatum*, *Lingulodinium polyedrum*, *Proroperidinium denticulatum* y *Scrippsiella trochoidea*. Asimismo, se estableció la relación quiste-teca de una probable nueva especie del género *Protoceratium* (Okolodkov, com. pers.).

El género *Gonyaulax* representa un claro ejemplo del problema de la heterosporia en la taxonomía de los dinoflagelados meroplanctónicos, ya que diferentes morfotipos de quistes han sido conferidos a una o mas especies. Por ejemplo *Gonyaulax spinifera* tiene conferidos entre 6 y 8 tipos de quistes gonyaulacales del género *Spiniferites* Mantell en la clasificación palinológica (Dodge, 1989; Head, 1996; Matsuoka y Fukuyo, 2000), mientras que *G. digitale* ha sido relacionado con los géneros *Bitactodinium* Wilson y *Caledonidinium* Reid, que son considerados sinónimos por Harland (1977). Por esto, la presencia del complejo *Gonyaulax* en el Golfo de California, necesariamente tendrá que conducir al planteamiento de estudios taxonómicos más precisos, que contemplen el establecimiento de la relación quiste-teca, el cultivo de las diferentes cepas y la descripción del ciclo de vida; así como la aplicación de técnicas de biología molecular, para definir con mayor precisión la relación y composición entre las especies que lo integran. En este sentido, cabe mencionar que el cultivo de las especies del género *Gonyaulax* tiene cierto grado de complicación, ya que en la mayoría de los casos no se pudieron mantener por tiempos prolongados. Esta misa situación ha sido reportada por Lewis *et al.* (2001), por lo

que en el planteamiento de estudios con estos organismos, habrá que considerar esta limitante.

Los quistes de *Gonyaulax digitale* se asocian con sedimentos de zonas templadas a frías en latitudes altas de ambos hemisferios, principalmente del Atlántico del Norte (Wall *et al.*, 1977; Rochon *et al.*, 1999; Marret y Zonneveld, 2003) y son muy abundantes en las bahías de Nueva Escocia (Mudie, 1992). En los sedimentos modernos localizados al norte del Océano Pacífico se reporta como ausente o raro (Mudie, 1992) y para el caso específico del Golfo de California, la presencia del quiste en porcentajes inferiores a 3% de la abundancia total, ha sido indicada en un mapa de distribución publicado por Marret y Zonneveld (2003). También, el estadio móvil ha sido reportado para el Golfo de California (Gilmartin y Revelante, 1978; Hernández-Becerril, 1988; Licea *et al.*, 1995) y en algunos casos ha alcanzado porcentajes de representatividad superiores a 25% en el margen costero Este (Guaymas y Ohurica) (Gilmartin y Revelante, 1978). Tal vez deba ser prudente considerar esta última información con cautela y definir a esta especie como rara o esporádica en el Golfo de California, dada la confusión taxonómica que conlleva la identificación taxonómica de las especies de este género y que su distribución más bien se restringe principalmente a zonas sub-polares.

*Gonyaulax spinifera* a diferencia de *Gonyaulax digitale*, tiene una distribución más amplia y es considerada como cosmopolita. En el Golfo de California, tanto el estadio móvil y como el quístico han sido reportados (Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991; Hernández-Becerril, 1988; Licea *et al.*, 1995). Los quistes de *Spiniferites mirabilis* (Rossignol) Sarjeant y *S. ramosus* (Davey *et Williams*) Lentin *et Williams* han sido conferidos a *G. spinifera*, el primero se presenta de forma esporádica y solamente en el golfo interno y la cuenca de Guaymas, mientras que el segundo abunda a lo largo del golfo, particularmente en la cuenca de Guaymas y en los sedimentos de fosforita (Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991).

La identificación taxonómica a nivel de especie de *Alexandrium margalefii* se corroboró mediante técnicas microscópicas específicas y estudios genéticos (Band-Schmidt, 2003a).

Es importante destacar que existe una carencia de información sobre la distribución de *A. margalefii*, especie que fue descrita hace relativamente poco tiempo a partir de especímenes colectados en el Norte de España (Balech, 1994) y el estadio de reposo solo había sido registrado en Australia (Hallegraeff *et al.*, 1991), Nueva Zelanda (Ponikla, 2003), en el Mediterráneo (Penna *et al.*, 2000) y Francia (Nezan, 1996). Los resultados de este trabajo, por lo tanto, permiten sugerir que el rango de distribución de *A. margalefii* se extiende al menos a zonas subtropicales del continente americano, aunque también exista la posibilidad de que éste sea más amplio, pero que el dinoflagelado sea inadvertido en los estudios de plancton, debido a que pase la mayor parte de su ciclo de vida como quiste. A pesar de que en este trabajo no se logró el establecimiento de la relación quiste-teca de *Alexandrium affine*, consideramos que su estadio de reposo es un componente principal en los conjuntos de quistes esféricos de *Alexandrium* spp., debido a que durante el periodo de estudio, la ocurrencia y el florecimiento moderado de la forma vegetativa estuvo acoplada a la producción de sus quistes (Fig. 11).

El género *Protoceratium* hasta ahora únicamente está integrado por dos especies *P. reticulatum* (Claparède *et* Lachmann.) Bütschli y *P. spinulosum* (Murray *et* Whitting) Schiller. El análisis taxonómico realizado a las células vegetativas del cultivo establecido (presencia de Po, 3' y poro ventral en placa 1') y las características morfológicas del quiste, permiten relacionarla al género *Protoceratium*, y probablemente se trate de una nueva especie (Okolodkov, com. pers.). Pero para poder sustentar esta conclusión, antes será necesario describirla mediante el uso de técnicas de microscopía electrónica de barrido. Esta cepa adquiere importancia debido a que *P. reticulatum* ha sido relacionada con la producción de yesotoxinas (Satake *et al.*, 1997 y 1999). Gilmartin y Relevante (1978) reportan a esta última en el Golfo de California (Guaymas), mientras que el estadio de reposo (que de acuerdo con Head *et al.*, 1996, ha sido conferido a diferentes morfotipos, como *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre *et* Cookson) Wall y *O. israelianum* (Rossignol) Wall) es poco frecuente en los sedimentos del golfo; con excepción de la fosforita donde representan el 16% y 1%, respectivamente. En Bahía Concepción este género no había sido reportado anteriormente.

*Protoperidinium denticulatum* ha sido reportada principalmente en el Atlántico del Norte. Su presencia en Bahía Concepción, representa por tanto el primer reporte para el Golfo de California y permite extender su rango de distribución hacia zonas subtropicales del Pacífico Mexicano, tal y como lo pronostica Okolodkov (2002) para esta y otras especies del mismo género.

Con los resultados sobre el patrón de distribución y abundancia de quistes, así como el establecimiento de la relación quiste-teca de algunos dinoflagelados meroplanctónicos se cubren en buena medida los objetivos 1 y 2 planteados en esta investigación. Estos resultados también demuestran que el considerar al estadio de reposo como elemento clave para la descripción e identificación de las especies de dinoflagelados, resulta en una herramienta útil para definir con mayor precisión su composición taxonómica. Por esto, sugerimos que esta estrategia metodológica sea aplicada en los estudios taxonómicos que se realicen en México. Cabe aclarar que el método no es costoso y es factible de aplicar contando con los elementos básicos.

Las cepas que lograron establecerse en cultivo han sido depositadas en la *Colección de Dinoflagelados Marinos (CODIMAR)*<sup>1</sup> del CIBNOR. La cepa AMCQ-1 de *Alexandrium margalefii* fue utilizada en un trabajo ya concluido (Band-Schmidt, 2003a) y otras lo están siendo en investigaciones institucionales sobre crecimiento, inmunología, taxonomía y toxicidad.

### **Variación estacional de dinoflagelados meroplanctónicos, periodos de producción de quistes y su relación con las variables hidrológicas**

Las trampas de dinoquistes demostraron ser una herramienta eficaz para definir la composición, variación estacional y producción de quistes de dinoflagelados en Bahía Concepción (objetivo 3). La composición de los quistes fue comparable a la del estadio móvil en la columna de agua, y el 81% de los dinoflagelados meroplanctónicos estuvieron presentes como quistes en trampas. Estos resultados sustentan la idea de que la composición de quistes en sedimento es un reflejo de la comunidad meroplanctónica local.

---

<sup>1</sup> <http://www.cibnor.mx/colecciones/codimar/ecodimar.php>



También se registró por primera vez en el Golfo de California, la producción *in situ* de quistes de dinoflagelados tóxicos (*Gymnodinium catenatum*) y potencialmente tóxicos (*Alexandrium pseudogonyaulax*). El estadio vegetativo de *A. pseudogonyaulax* fue reportado en la bahía en agosto de 1997 (Morquecho y Lechuga-Devéze, 2001), sin hasta la fecha haber registrado un florecimiento masivo relacionado con toxicidad en moluscos en esta bahía u otras costas de México. *A. pseudogonyaulax* produce una ficotoxina única llamada *Goniodomina A* (GA) y tiene un efecto antimicótico (Murakami *et al.*, 1988) y ataca hígado y timo (Terao *et al.*, 1989 y 1990).

Los dinoflagelados meroplanctónicos estuvieron representados por un número relativamente pequeño (<25) de especies Gonyaulacales y Peridiniales y no existieron diferencias en composición específica entre los dos años de estudio. Se esperaba encontrar un número mayor de especies meroplanctónicas por las contrastantes condiciones hidrológicas que desarrolla la bahía. La fracción de especies de dinoflagelados holoplanctónicos fue la dominante (60 especies) y permanecieron en abundancias moderadas (<2.5x10<sup>5</sup> céls. L<sup>-1</sup>) por un tiempo mayor que las meroplanctónicas. Esto permite sugerir que las especies holoplanctónicas poseen una estrategia de supervivencia alterna para contrarrestar condiciones hidrológicas extremas, como quistes temporales que no se diferencian físicamente del estadio móvil.

La abundancia del microfitoplancton presentó variaciones interanuales claras. Durante el 2000, las diatomeas fueron dominantes casi todo el año, mientras que en 2001, su abundancia declinó y fueron reemplazadas por dinoflagelados, quienes alcanzaron las máximas abundancias durante los periodos transitorios de primavera (20-24°C) y finales del verano (28-24°C). Anteriormente, la presencia de dinoflagelados en primavera también fue reportada (Lechuga-Déveze y Morquecho-Escamilla, 1998) y corroborada con la detección de concentraciones altas de peridinina durante el periodo de transición de primavera (Gárate Lizárraga *et al.*, 2001).

A pesar de que las trampas miden la incorporación o flujo de quistes con diferentes eficiencias y que pueden existir interferencias o contaminación por material resuspendido

del suelo marino (Matsuoka y Fukuyo, 2000), las tasas de incorporación de quistes en Bahía Concepción ( $4.5 \times 10^5$  en 2000, y  $1.6 \times 10^6$  quistes  $\text{m}^{-2} \text{día}^{-1}$  en 2001) son comparables con los de otras regiones costeras y lagos de agua dulce. Por ejemplo, a lo largo de las costas del Mediterráneo (Montresor *et al.*, 1998), Bahía Onagawa en Japón (Ishikawa y Taniguchi, 1996), el fiordo de Gulmar en Suecia (Godhe *et al.*, 2001) y noreste de Somalia (Wendler *et al.*, 2002) fueron de:  $1.6 \times 10^6$ ,  $3.16 \times 10^5$ ,  $2.7 \times 10^6$  y  $4.76 \times 10^5$  quistes  $\text{m}^{-2} \text{día}^{-1}$ , respectivamente. Mientras que en un lago de agua dulce del Japón alcanzaron  $2.3 \times 10^6$  quistes  $\text{m}^{-2} \text{día}^{-1}$  (Park y Hayashi, 1993).

El seguimiento del estadio móvil de dinoflagelados en la columna de agua y quistes en trampas, permitió identificar acoplamientos principalmente en especies Gonyaulacales y *Scrippsiella trichoidea* (objetivo 3). Debido a que el material colectado en trampas fue recuperado cada quince días, no fue posible estimar una correlación entre la densidad células vegetativas y quistes. Sin embargo, es factible asumir que los valores máximos de producción de quistes ocurren justo después del pico de máximo crecimiento vegetativo.

A diferencia de lo planteado en la hipótesis de trabajo, la presencia del grupo de dinoflagelados meroplanctónicos comprende un periodo más amplio que el de la transición primaveral, aunque sus mayores abundancias se registran tanto en este periodo como en el de principios del otoño. La estacionalidad de dinoflagelados meroplanctónicos y los periodos de producción de quistes son entonces específicos para cada especie y están fuertemente relacionados tanto a los periodos transitorios, como de estratificación (Fig. 11). Por ejemplo, las especies Gonyaulacales en su mayoría se presentaron y florecieron en forma moderada por periodos cortos (<2 meses), a principios de primavera y finales del verano, culminado sus florecimientos con la producción significativa de sus quistes; mientras que la especie tóxica *Gymnodinium catenatum*, permaneció por periodos más prolongados (3-7 meses) y en abundancias bajas, probablemente por la germinación recurrente de sus quistes y bajo condiciones ambientales contrastantes, como mezcla y estratificación.

Los periodos de producción de quistes tampoco se restringieron al inicio del establecimiento de la fuerte estratificación térmica, que propicia condiciones limitantes de nutrientes en estratos superficiales. Las principales especies meroplanctónicas mostraron una especificidad y produjeron sus quistes a diferentes tiempos, aunque las mayores tasas coincidieron tanto con el periodo transitorio de principios de otoño como el de primavera, y estuvieron acoplados a la presencia del estadio móvil correspondiente. Por ejemplo, *Scrippsiella trochoidea* desarrolla quistes continuamente, sin embargo los valores máximos se presentaron en condiciones de estratificación, mientras que *Alexandrium affine*, *Lingulodinium polyedrum* y *Pyrophacus steinii* desarrollaron quistes principalmente durante los periodos transitorios. Patrones similares, han sido observados en las costas del Mar Mediterráneo (Montresor *et al.*, 1998) y Japón (Ishikawa y Taniguchi, 1996) y sustentan la conclusión de que algunas especies coexisten en ecosistemas oceánicos y costeros específicos (zonas templadas y subtropicales), debido a que desarrollan estrategias reproductivas que son controladas por requerimientos ecológicos particulares (Montresor *et al.*, 1998). En Bahía Concepción estos requerimientos ecológicos de acuerdo al análisis de factores aplicado, parecen estar controlados en orden de importancia por: temperatura, fosfatos, oxígeno disuelto, silicatos, nitritos y nitratos.

Las especies del género *Alexandrium* no producen florecimientos con biomásas altas, son estacionales y están restringidos en el tiempo por la transición en su ciclo de vida. La duración de sus florecimientos depende de las condiciones ambientales, por ejemplo en bahías y lagunas costeras, pueden durar de dos a tres meses (Anderson *et al.*, 1983, Takeuchi *et al.*, 1995) y en ocasiones pueden ocurrir a temperaturas no necesariamente óptimas para un crecimiento celular rápido. *Alexandrium affine* aislada de Bahía Concepción crece óptimamente entre 20 y 30°C, forma quistes bajo condiciones limitadas de N y P, y le toma de dos a tres meses completar su periodo de maduración. La tasa de germinación de sus quistes aumenta con la temperatura y no es afectada significativamente por la luz (Band-Schmidt *et al.*, 2003b). Bajo condiciones naturales, el estadio móvil de esta especie se presentó de Marzo a Junio del 2000 con abundancias moderadas ( $<4 \times 10^4$  céls. L<sup>-1</sup>) por alrededor de dos meses, mientras que en 2001 no fue registrada, a pesar de

que se presentaron condiciones fisicoquímicas comparables a las de un año antes. Las abundancias registradas en esta investigación son inferiores a lo reportado en junio de 1999, y donde *A. affine* alcanzó  $3.84 \times 10^6$  céls.  $L^{-1}$  (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2001). Band-Schmidt *et al.* (2003b) sugiere que la germinación de esta especie esta regulada por la anoxia y que los factores que conducen el desarrollo de los quistes son concentraciones bajas de nutrientes y el aumento de la temperatura superficial, que a su vez coinciden con la presencia de condiciones hipóxicas y anóxicas.

Es evidente que en Bahía Concepción la dinámica poblacional de *Alexandrium affine* esta controlada por un proceso multifactorial donde interactúan factores químicos y biológicos. Su dinámica es específica y no es comparable con las de otras especies del mismo género. Por ejemplo, los florecimientos de *Alexandrium tamarense* en el estuario St. Lawrence River y el Golfo de Maine están asociados con la pluma producida por la descarga varios ríos, que a su vez desarrolla una zona frontal de baja salinidad que propicia la presencia de elevadas concentraciones del dinoflagelado (Therriault *et al.*, 1985; Franks y Anderson, 1992). Estos autores también sugieren que los florecimientos solamente podrán progresar bajo una combinación específica de factores hidrológicos y meteorológicos que promuevan un incremento en la temperatura, bajas concentraciones de nutrientes y una fuerte estratificación en la columna de agua. En la bahía la descarga de agua dulce es mínima y solo se restringe a un periodo muy corto del verano (Fig. 8A). Sin embargo, la estratificación que comienza desarrollarse a principios de primavera, es posible que propicie el florecimiento y la concentración de *A. affine* en estratos sub-superficiales específicos (frente térmico) entre los 15 y 20 m, pero que no perduren y solamente se restrinjan al periodo transitorio primaveral. La irradiación solar propicia el incremento de la temperatura superficial y condiciones limitantes de nutrientes en los estratos sub-superficiales y de oxígeno en el fondo (>20m), que impiden que el estadio móvil del dinoflagelado persista por mas tiempo y como respuesta desarrolle quistes para contrarrestar estas condiciones adversas.

La estrategia de supervivencia *r* en las especies de *Alexandrium* es difícil de entender (Anderson, 1998), ya que producen numerosa progenie en forma de quistes, pero solamente

un pequeño número participa como inóculo que inicia los florecimientos. Sin embargo, su complejo ciclo de vida y tasa de crecimiento, sugiere que también utiliza la estrategia *K* debido a que el éxito del florecimiento depende de un crecimiento sostenido, que a su vez está fuertemente influenciado por factores ambientales (principalmente temperatura) y biológicos (regulación endógena). Considerando esta información y la producción estacional de quistes de *Alexandrium* spp., es razonable concluir que en Bahía Concepción esta estrategia está orientada a formar un stock de semillas resistente a las condiciones de eutrofización que se desarrollan cada verano y que sea lo suficientemente grande para asegurar un inóculo viable una vez que se reanuden condiciones favorables para el desarrollo de florecimientos.

El promedio de vida de los quistes de *Alexandrium* en sedimentos anóxicos es de aproximadamente 5 años (Keafer *et al.*, 1992), sin embargo la carencia de oxígeno puede acarrear efectos negativos en la germinación e incluso la permanencia por periodos prolongados de estas condiciones, puede conducir eventualmente a la muerte de los quistes (Anderson y Keafer, 1987). Con esta información es factible proponer que durante el 2001 *Alexandrium affine* no floreció debido a que la anoxia inhibió o retrasó la germinación, o incluso mató los quistes producidos un año antes. Los periodos de anoxia en Bahía Concepción tuvieron una duración de 4 meses (junio-septiembre), pero comparando los dos años de estudio, las condiciones de hipoxia y anoxia durante el 2001 se anticiparon entre 11-15 días. Es probable que este adelanto haya repercutido de forma determinante en la germinación de los quistes de *A. affine*. Sin embargo, también pueden estar involucrados otros factores como: sucesión de especies, competencia, depredación, o la importación de células vegetativas y/o quistes del alto golfo. Los dinoflagelados holoplanctónicos, como *Prorocentrum gracile*, dominaron y desarrollaron abundancias más elevadas que las especies meroplanctónicas, desde finales del invierno a principios de primavera del 2001 y probablemente compitieron o inhibieron a *A. affine*. El periodo corto de transición de condiciones de mezcla a estratificación, está fuertemente influenciado por las condiciones meteorológicas e hidrológicas que retardan o adelantan el establecimiento del periodo de estratificación. Por ejemplo, y debido al clima árido de la región, a lo largo del día se

presentan variaciones marcadas en la temperatura atmosférica (Fig. 8A) y los vientos provenientes del sur pueden restablecer las condiciones de mezcla y promover el desarrollo de surgencias en el interior de la bahía (Dressler, 1981). Esto puede disparar el desarrollo de otros grupos fitoplanctónicos y alterar el patrón de sucesión y dominancia de especies. Tal es el caso de florecimiento de diatomeas registrado a mediados de junio del 2000; o bien, mejorar o facilitar la dominancia de dinoflagelados, debido al alargamiento de los periodos transitorios y propiciar así su florecimiento y permanencia, principalmente a principios de primavera.

El escenario anteriormente descrito, no parece explicar la contribución de los quistes en el ciclo de vida de *Gymnodinium catenatum*. Como en otros ambientes costeros, la estrategia de este dinoflagelado tóxico parece estar orientada a sostener su población por periodos largos y no para producir progenie para la iniciación de florecimientos, debido a que el periodo de latencia de sus quistes es corto (2 semanas). La contribución cuantitativa de los quistes en la dinámica poblacional de esta especie no ha sido ampliamente estudiada y solo se conoce que la temperatura determina la biogeografía de los diferentes ecotipos y crea diferentes escenarios ambientales para el desarrollo de florecimientos estacionales (Hallegraeff y Fraga, 1998). En Bahía Concepción los florecimientos masivos de *G. catenatum* no han sido registrados, sin embargo, en mayo de 1999, la abundancia moderada ( $5.7 \times 10^5$  céls.  $L^{-1}$ ) que desarrolló esta especie contrasta con elevadas concentraciones de toxinas parálíticas ( $300 \text{ mg STX}_{eq} 100g^{-1}$  de carne) en moluscos de importancia comercial (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2002). Un escenario opuesto se registró un año mas tarde, con tasas de incorporación inapreciables de quistes, que no estuvieron acopladas con la presencia de células vegetativas. A lo largo de ocho meses, *G. catenatum* estuvo presente con niveles moderados e inferiores a  $4 \times 10^4$  céls.  $L^{-1}$ . Por tanto, es posible que durante este periodo su población haya sido mantenida con quistes recién formados que germinaron rápidamente, proveyendo un inoculo capaz de sostener a la población por periodos prolongados (Blackburn *et al.*, 1989; Bravo y Anderson, 1994). Esto puede explicar el hecho de que la mayor parte de los quistes en sedimento se hayan encontrado vacíos.

La iniciación de los florecimientos de *Lingulodinium polyedrum* en las costas de California parecen estar influenciada por las condiciones de estratificación, que promueve el enriquecimiento de nutrientes por debajo de la termoclina (Eppley y Harrison, 1975) y por periodos de lluvias fuertes y la influencia de los vientos de Santana (Gregorio y Pieper, 2000). Mientras que en las zonas de surgencias del Golfo de California, las concentraciones elevadas ( $170 \times 10^3$  céls.  $L^{-1}$ ) de este dinoflagelado están asociadas con salinidades bajas (33.8 ups) y el incremento en la estabilidad en la columna de agua (Blasco, 1977). En Bahía Concepción este dinoflagelado se presenta a finales del verano, coincidiendo con lluvias fuertes (Fig. 8A) que descargan sorpresivamente agua dulce rica en nutrientes en la capa de agua superficial (pobre en nutrientes). Sin embargo, la baja densidad de células vegetativas, contrasta con las elevadas tasas de producción de quistes que se registraron 15 días después. Esto probablemente indique que el dinoflagelado puede desarrollar florecimientos masivos de corta duración (< 1 semana), que reaccionan a los procesos de turbulencia (vientos provenientes del sur) o de agotamiento de nutrientes en aguas superficiales, formando quistes. Un escenario similar fue reportado en una bahía semi-cerrada del Mar Adriático, que recibe una gran cantidad de materia orgánica. En este ecosistema los florecimientos de *L. polyedrum* están asociados al incremento de la temperatura en aguas sub-superficiales y la disminución de la salinidad ocasionada por lluvias, variables que probablemente promuevan la germinación de los quistes (Marasovic, 1989).

El estadio vegetativo de *Scrippsiella trochoidea* se presentó durante casi todo el estudio, registrándose sus máximas abundancias a principios de primavera (2000) y el verano (2001), mientras que la producción de sus quistes se desarrolló bajo condiciones de estratificación y elevadas concentraciones de nutrientes en aguas sub-superficiales (>15 m). Estos resultados son similares a lo reportado en Somalia, donde la combinación de condiciones ricas en nutrientes y estratificación fueron favorables para la producción de quistes calcáreos (Wendler *et al.*, 2002). Sin embargo, en la Bahía Concepción la abundancia de células vegetativas y la tasa de incorporación de quistes calcáreos fueron inferiores a las de otras áreas. Por ejemplo, a lo largo de las costas de Italia y en el Mar

Báltico, la producción de quistes calcáreos esta fuertemente acoplada con los florecimientos de *Scrippsiella* spp. y alcanzan tasas de producción superiores a  $100.3 \times 10^6$  quistes  $\text{m}^{-2} \text{día}^{-1}$  (Montresor *et al.*, 1998; Kremp y Heiskanen, 1999).

En resumen, la dinámica poblacional de dinoflagelados en Bahía Concepción es un proceso de gran complejidad y que resulta de la integración de variables ambientales (temperatura y periodos de transición en la condición de la columna de agua) y biológicas (cambios en el patrón de sucesión de especies y ciclo de vida) que dan como resultado una gran variedad de adaptaciones específicas para cada especie. En esta investigación, se involucró el estudio del estadio vegetativo y quístico de dinoflagelados (objetivo 3), lo que ha permitido delimitar las épocas principales de producción de quistes e identificar que la presencia de dinoflagelados meroplactónicos está fuertemente influenciada por los periodos hidrológicos transitorios (objetivo 4). Los quistes Gonyaulacales y de *Scrippsiella trochoidea* participan durante la declinación de los florecimientos como un mecanismo para contrarrestar las condiciones adversas, como el incremento drástico de la temperatura y limitación de nutrientes en aguas superficiales, anoxia, turbulencia y para asegurar un inóculo viable que inicie un nuevo florecimiento una vez que las condiciones favorables se reanuden. En contraste, los quistes de *Gymnodinium catenatum* mantienen, mediante germinaciones recurrentes, el estadio vegetativo por periodos prolongados.

La variación estacional de los parámetros fisicoquímicos (objetivo 4) indica que la bahía es altamente productiva y que desarrolla procesos de eutroficación natural. Estas cualidades están fuertemente relacionadas con la regeneración de nutrientes (Ingall y Jahnke, 1994). A pesar de la gran importancia de este proceso en los ecosistemas, el reciclaje de la materia orgánica produce a su vez la generación de sustancias tóxicas como el sulfuro de hidrógeno (Lechuga-Devéze *et al.*, 2001) y actividad bacteriana. El rol ecológico de las bacterias en esta bahía no ha sido evaluado, sin embargo de alguna manera estas pueden controlar la dinámica poblacional de dinoflagelados. Se ha comprobado que algunas bacterias pueden tener efectos algicidas (ej. Stewart y Brown, 1969; Daft *et al.*, 1975; Ishio *et al.*, 1989) o inhibir procesos fisiológicos como la formación de quistes en *Gymnodinium catenatum* (Lovejoy *et al.*, 1998), *Karenia brevis* (Doucette *et al.*, 1999) y *Alexandrium tamarense*



(Adachi *et al.*, 2001). Además, la anoxia y la casi nula penetración de luz por debajo de los 15 m, que persiste durante todo el verano, probablemente reduzcan el número de quistes viables y el tamaño del inóculo que inicia los florecimientos. En *Lingulodinium polyedrum* se ha comprobado que la anoxia y la carencia de luz tuvieron un efecto inhibitorio en la germinación de los quistes, mientras que el potencial de germinación en *Scrippsiella hangoei* es reducido permanentemente cuando los quistes son expuestos a concentraciones altas de sulfuros (Kremp y Anderson, 2000).

Por lo anteriormente expuesto, Bahía Concepción no parece ser un ambiente adecuado para el desarrollo de los florecimientos masivos de dinoflagelados tóxicos, debido a que los periodos favorables para su presencia son de corta duración y están fuertemente influenciados por las cambiantes condiciones ambientales y el prolongado periodo de anoxia que probablemente reduzca la viabilidad de los quistes localizados en los sedimentos fangosos de la cuenca central.

## CONCLUSIONES

1. Los conjuntos de quistes de dinoflagelados en sedimentos Holocénicos de Bahía Concepción están constituidos por Peridinales calcáreos y Gonyaulacales; dominados primordialmente por los morfotipos de *Lingulodinium polyedrum* y *Scrippsiella trochoidea*.
2. La cuenca central Bahía Concepción actúa como una trampa de acumulación y retención de materia orgánica y quistes que se desarrollan localmente. Los quistes se distribuyen principalmente hacia el interior de la bahía y son abundantes en sedimento fangoso.
3. El análisis taxonómico de los quistes de dinoflagelados y los ensayos de germinación para establecer la relación quiste-teca, permitieron registrar por primera vez la presencia en el Golfo de California de *Alexandrium margalefii*, *Protoperidinium americanum*, *Protoperidinium denticulatum* y *Protoperidinium latissimum*. Se amplía por tanto su rango de distribución a zonas subtropicales del Pacífico Mexicano, particularmente las costas del Golfo de California.
4. La variación de los parámetros fisicoquímicos mostraron una clara estacionalidad e indican que Bahía Concepción es altamente productiva y que desarrolla procesos de eutroficación natural. Desde finales del otoño y durante todo el invierno prevalecen condiciones de mezcla y una fuerte estratificación en el verano. Estas condiciones hidrológicas están delimitadas por periodos transitorios de corta duración (15-20 días). Durante el periodo estratificación, la concentración tanto de fosfatos y silicatos, como de nitratos y nitritos, aumenta con respecto a la profundidad; y a partir de los 20 m prevalecen condiciones hipóxicas (principios de primavera) y anóxicas (verano).

5. Al parecer se presentan variaciones interanuales en la dominancia de grupos microfitoplanctónicos específicos, con la alternancia entre diatomeas y dinoflagelados. Dominando estos últimos tanto en el periodo transitorio de primavera como el de verano.
6. Los dinoflagelados holoplanctónicos (60 especies) fueron dominantes y estuvieron representados primordialmente por: *Ceratium furca*, *C. falcatiforme*, *Gyrodinium spirale*, *Katodinium glaucum*, *Podolampas palmipes* y *Prorocentrum gracile*.
7. Los dinoflagelados meroplanctónicos estuvieron representados por un número relativamente pequeño de especies (<25), siendo las principales: *Alexandrium affine*, *A. pseudogonyaulax*, *Gymnodinium catenatum*, *Lingulodinium polyedrum* y *Scrippsiella trochoidea*.
8. La presencia del grupo de dinoflagelados meroplanctónicos comprendió un periodo más amplio que la transición primaveral, aunque sus mayores abundancias se registraron tanto en éste periodo, como el de principios del otoño.
9. De acuerdo al análisis de factores aplicado, las variables fisicoquímicas que correlacionan con la presencia de dinoflagelados meroplanctónicos, son en orden de importancia: temperatura, fosfatos, oxígeno disuelto, silicatos, nitritos y nitratos.
10. El acoplamiento entre los florecimientos moderados del estadio móvil y la producción de quistes se presentó principalmente con el grupo de los Gonyaulacales.
11. Los periodos de producción de quistes no se restringieron al inicio del establecimiento de la fuerte estratificación térmica. Las principales especies meroplanctónicas mostraron una especificidad y las mayores

tasas de producción se presentaron tanto en el periodo transitorio de finales del verano, como el de principios de primavera.

12. Los quistes Gonyaulacales y de *Scrippsiella trochoidea* participan durante la declinación de los florecimientos como un mecanismo para contrarrestar el incremento drástico de temperatura y la limitación de nutrientes en aguas superficiales, la anoxia, la turbulencia. Mientras que en *Gymnodinium catenatum* mantienen, mediante germinaciones recurrentes, el estadio vegetativo por periodos prolongados.
13. Las tasas de producción de quistes en Bahía Concepción ( $4.5 \times 10^5$  en 2000 y  $1.6 \times 10^6$  quistes  $m^{-2} d^{-1}$  en 2001) son comparables con las de otras regiones costeras y lagos de agua dulce.
14. La correspondencia entre los quistes encontrados en sedimento y trampas, y los dinoflagelados en la columna de agua, indica que son poblaciones que se originan localmente.

## RECOMEDACIONES Y PERSPECTIVAS

Con la presente investigación ha sido posible entender con un mejor acercamiento la compleja dinámica poblacional de dinoflagelados en Bahía Concepción, sin embargo también surgieron nuevas interrogantes e ideas de investigación, que necesariamente deberán ser abordadas, ya que permitirán entenderla con una mejor precisión.

Se propone por tanto abordar lo siguiente:

1. Cuantificar el efecto a pequeña escala (cm) de las variables hidrológicas en la migración vertical de dinoflagelados, para confirmar si se concentran y/o florecen en estratos sub-superficiales que pudieran ser inadvertidos en intervalos de muestreo a mayor escala (>1 m).
2. Confirmar si la variación estacional del microfitoplancton es interanual o si esta influenciada por factores meramente estocásticos y determinar si el patrón de corrientes en la parte meridional y del alto golfo determinan o influyen el patrón de sucesión de especies en la bahía.
3. Simular bajo condiciones controladas las variables fisicoquímicas que favorecen y limitan la ocurrencia de dinoflagelados, para evaluar su efecto a nivel celular e identificar patrones de comportamiento y supervivencia.
4. Determinar bajo condiciones controladas el efecto de la anoxia y H<sub>2</sub>S en el ciclo de vida de dinoflagelados.
5. Determinar si bacterias o virus facilitan, inhiben o controlan el desarrollo de florecimientos de dinoflagelados nocivos.
6. Determinar si las bacterias son una fuente alterna de producción de toxinas paralíticas.
7. Determinar si las condiciones de eutrofización actúan como un mecanismo de selección que aumente la toxicidad en *Gymnodinium catenatum*.

## REFERENCIAS

- Adachi, M., T. Matsubara, R. Okamoto, T. Nishijima, S. Itakura y M. Yamaguchi. 2001. Inhibition of cysts formation in the toxic dinoflagellate *Alexandrium* (Dinophyceae) by bacteria from Hiroshima Bay, Japan. *Aquat. Microb. Ecol.* 26: 223-233.
- Anderson, D. M. 1998. Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. En: (D. M. Anderson, A. D. Cembella y G. M. Hallegraeff, eds) *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 29-48.
- Anderson, D. M, S. W. Chisholm y C. J. Watras. 1983. The importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.* 76: 179-190.
- Anderson, D. M. y B. A. Keafer. 1987. An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Nature* 325: 616-617.
- Balech, E. 1994. Three new species of the genus *Alexandrium* (Dinoflagellata). *Trans. Am. Microsc. Soc.* 113: 216-220.
- Band-Schmidt C. J., E. L. Lilly y D. M. Anderson. 2003a. Identification of *Alexandrium affine* and *Alexandrium margalefii* (Dinophyceae) using DNA sequencing and LSU rDNA-based RFLP-PCR assays. *Phycologia* 42: 261-268.
- Band-Schmidt C. J., C. H. Lechuga-Devéze, D. M. Kullis y D. M. Anderson. 2003b. Culture studies of *Alexandrium affine* (Dinophyceae), a non-toxic cysts forming dinoflagellate from Bahía Concepción, Gulf of California. *Bot. Mar.* 46: 44-54.
- Band-Schmidt, C. J., J. Bustillos-Guzmán, I. Gárate-Lizárraga, C. Lechuga-Devéze y B. Luckas. En prensa. Profiles of paralytic shellfish toxin in strains of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* and the scallop *Argopecten ventricosus* from Bahía Concepción, Gulf of California, México. *Harmful Algae*.
- Baumgartner, T. R. y Christensen, N. Jr. 1985. Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. *J. Mar. Res.* 43:825-848.
- Beier, E. 1997. A numerical of the annual variability in the Gulf of California. *J. Phys. Ocenogr.* 27:615-132.
- Blackburn, S. I., G. M. Hallegraeff y C. J. Bolch. 1989. Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham from Tasmania, Australia. *J. Phycol.* 25: 577-590.
- Blanco, J. 1989a. Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia. I. Dinoflagelados Gonyaulacoides. *Scientia mar* 4: 785-796.

- 
- Blanco, J. 1989b. Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia. II. Dinoflagelados Peridinoides. *Scientia mar.* 4: 797-812.
- Blanco, J. 1989c. Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia. III. Dinoflagelados Gymnodinoides. *Scientia mar.* 4: 813-819.
- Blasco, D. 1977. Red tide in the upwelling region of Baja California. *Limnol. Oceanogr.* 22: 255-263.
- Bolch, C. J. y G. M. Hallegraeff. 1990. Dinoflagellate resting cysts in Recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Bot. Mar.* 33: 173-192.
- Bravo, I y D. M. Anderson. 1994. The effects of temperature, growth medium and darkness on excystment and growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Northwest Spain. *J. Plankton Res.* 16: 513-525.
- Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- Bray, N. A. 1988. Water mass formation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* C8: 9223-9240.
- Bustillos-Guzmán, J., D. López-Cortés, F. Hernández e I. Murillo. 2000. Pigment signatures associated with an anoxic zone: Bahía Concepción, Gulf of California. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 249:77-88.
- Cortés-Altamirano, R., D. U. Hernández-Becerril y R. Luna-Soria. 1995. Presencia de Mareas Rojas en la Costa Este del Golfo de California. *Rev. Lat-Amer. Microbiol.* 37: 337-342.
- Dale, B. 1977. Cysts of the toxic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech from Oslofjorden, Norway. *Sarsia* 63: 29-34.
- Dale, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". En: (G. A. Fryxell, ed) *Survival strategies of the algae*. Cambridge University Press, New York. pp. 69-136.
- Dale, B., C. M. Yentsch y J. W. Hurts. 1978. Toxicity in resting cysts of the toxic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* from deeper water coastal sediments. *Science* 201: 1223-1225.
- Dale, B., T. A. Thorsen y A. Fjellså. 1999. Dinoflagellate cysts as indicator of cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. *Est. Coast. Shelf Sci.* 48: 371-382.
- Dodge, J. D. 1989. Some revisions of the family Gonyaulacaceae (Dinophyceae) based on a scanning electron microscope study. *Bot. Mar.* 32:275-298.

- Doucette, G. J., E. R. McGovern y J. A. Babinchak. 1999. Algicidal bacteria active against *Gymnodinium breve* (Dinophyceae). I Bacterial isolation and characterization of killing activity. *J. Phycol.* 35:1447-1454.
- Dressler, R. 1981. Preliminary knowledge of hydrostatic summer conditions within Bahía Concepción, Baja California. Sammlung. Tech. Rep. CICESE. pp. 1-13.
- Daft, M. J., S. B. McCord y W. D. P. Stewart. 1975. Ecological studies on algal-lysing bacteria in fresh waters. *Freshwat. Biol.* 5:211-220.
- Eppley, R. W. y W. G. Harrison. 1975. Physiological ecology of *Gonyaulax polyedra* a red water dinoflagellate of Southern California. En: (V. R. LoCicero, ed) *Proceedings of the First International Conference of Toxic Dinoflagellate Blooms*, Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakofield, M. A., USA. pp. 11-12.
- Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A. S. Sarjeant, D. I. Wharton y G. L. Williams (eds.) (1993). *A classification of living dinoflagellates*. Micropaleontology. Special Publication Number 7. pp. 351.
- Fernández-Barajas, M. E., M. A. Monreal-Gómez y A. Molina-Cruz. 1994. Estructura termohalina y flujo geostrofico, en el Golfo de California, durante 1992. *Ciencias Marinas* 20:267-286.
- Franks, P. J. S. y D. M. Anderson. 1992. Alongshore transport of a toxic phytoplankton bloom in buoyancy current: *Alexandrium tamarense* in the Gulf of Maine. *Mar. Biol.* 112: 153-164.
- Fritz, L. y R. E. Triemer. 1985. A rapid technique utilizing calcofluor white M2R for the visualization of the dinoflagellate thecal plates. *J. Phycol.* 21: 662-664.
- Gárate-Lizárraga, I., J. J. Bustillos-Guzmán, L. Morquecho y C. H. Lechuga-Devéze. 2000. First outbreak of *Cochlodinium polykrikoides* in the Gulf of California. *Harmful Algae News.* 21. pp. 7.
- Gárate-Lizárraga, I., D. López-Cortés, J. J. Bustillos-Guzmán, F. Hernández-Sandoval e I. Murillo-Murillo. 2001. Physicochemical characteristics and phytoplankton biomass during El Niño 1997-1998 in Bahía Concepción, Gulf of California. Am. Soc. Limnol. and Ocean. ASLO Aquatic Sciences and Meeting. Albuquerque, New México. p. 56.
- Gárate-Lizárraga, I., J. J. Bustillos-Guzmán, C. Hummert, B. Lukas y D. López-Cortés. 2002. Seasonal variation of PSP in the catarina scallop (*Argopecten ventricosus*) in Bahía Concepción Gulf of California. *10th International Conference on Harmful Algae Blooms. Conference Abstracts*. St. Pete Beach, Florida, USA. pp. 101.



- GEOHAB. 2001. *Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan P*. Glibert y G. Pitcher (eds) SCOR y COI. Baltimore y Paris. pp. 86.
- Ghode, A., F. Norén, M. Kuylenstierna, C. Ekberg y B. Karlson. 2001. Relationships between planktonic dinoflagellate abundance, cysts recovered in sediments traps and environmental factors in the Gullmar Fjord, Sweden. *J. Plankton Res.* 23:923-938.
- Gilmartin, M. y N. Revelante. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons for the Gulf of California. *Est. Coast. Mar. Sci.* 7: 29-47.
- Gómez-Aguirre, S. 1998. Red tide occurrences recorded in México from 1980 to 1992. *An. Inst. Biol. Univ. Autón. México* 69: 13-22.
- Góngora-González, D. T. 2003. Estudio taxonómico de Peridiniales (Dinophyceae): relación entre los estadios quístico y vegetativo. Tesis de Maestría. CIBNOR. pp. 72.
- Gregorio, E. D. y R. E. Pieper. 2000. Investigations of red tides along the Southern California Coast. *Bull. Southern Calif. Acad. Sci.* 99: 147-160.
- Hallegraeff, G. M., C. J. Bolch, S. I. Blackburn y Y. Oshima. 1991. Species of the toxigenic dinoflagellate genus *Alexandrium* in southern Australian waters. *Bot. Mar.* 34:575-587.
- Hallegraeff, G. M. y S. Fraga. 1998. Bloom dynamics of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*, with emphasis on Tasmanian and Spanish Coastal Waters. *En: (D.M. Anderson, A. D. Cembella y G. H. Hallegraeff, eds) Physiological Ecology of harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 59-80.
- Harland, R. 1977. Recent and Late Quaternary (Flandrian and Devensian) dinoflagellate cysts from marine continental shelf sediments around the British Isles. *Paleontographica*, Abteilung B, 164, p. 93.
- Harland, R. y C. J. Pudsey. 1999. Dinoflagellate cysts from sediment traps deployed in the Bellingshausen, Weddell and Scotia Seas, Antarctica. *Mar. Micropaleon.* 37:77-99.
- Hasle, G. R. 1978. The inverted microscope method (Chaper 7.3). *En: (A. Sournia, ed.) Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris. pp. 88-96.
- Head, M. J. 1996. Chapter 30. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. *En: (J. Janosnius y D. C. McGregor, eds.) Palynology principles and applications*. Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Vol. 3, pp. 1197-1248.
- Heiskanen, A. S. 1993. Mass encystment and sinking of dinoflagellates during a spring bloom. *Mar. Biol.* 116: 161-167.

- 
- Hernández-Becerril, D. U. 1987a. A checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from the Gulf of California. *Nova Hedwigia* 45: 237-261.
- Hernández-Becerril, D. U. 1987b. Un caso de marea roja en el Golfo de California. *Rev. Lat-Amer. Microbiol.* 29: 171-174.
- Hernández-Becerril, D. U. 1988. Planktonic dinoflagellates (except *Ceratium* and *Protoperidinium*) from the Gulf of California and off the coast of Baja California. *Bot. Mar.* 31:423-435.
- Horiguchi, T. y M. Chihara 1983. *Scrippsiella hexapraecingula* sp. nov. (Pyrrophyta): a new dinoflagellate from the Northern Adriatic Sea. *Bot. Mar.* 34: 167-175.
- Imamura, K. y Y. Fukuyo. 1987. Method for observation of theca plates of armored dinoflagellates. En: (Japan Fisheries Resources Conservation Association ed) *A guide for studies of red Tide Organisms*. Shuwa, Tokyo. pp. 54-73.
- Ingall, E. y R. Jahnke. 1994. Evidence for enhanced phosphorous regeneration from marine sediments overlain by oxygen depleted waters. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 58: 2571-2575.
- Ishikawa, A. y A. Taniguchi. 1993. Some cysts of the genus *Scrippsiella* (Dinophyceae) newly found in Japanese waters. *Bull. Pl. Soc. Jap.* 40: 1-7.
- Ishikawa, A. y A. Taniguchi. 1996. Contribution to the benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Ongawa Bay, northeast Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 140: 169-178.
- Ishio, S., R. E. Mangindaan, M. Kuwahara y H. Nakagawa. 1989. A bacterium hostile to flagellates: identification of species and characters. En: (T. Okaichi, D.M. Anderson y T. Nemoto, eds) *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Elsevier Sci. Pub. Co. Inc. New York, pp. 205-208.
- Keafer, B. A., K. O. Buesseler y D. M. Anderson. 1992. Burial of living dinoflagellate cysts in estuarine and nearshore sediments. *Mar. Micropaleont.* 20: 147-161.
- Kremp, A. y A. S. Heiskanen 1999. Sexuality and cyst production of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangonei* in the coastal northern Baltic Sea. *Mar. Biol.* 134: 771-777.
- Kremp, A. y D. M. Anderson. 2000. Factors regulating germination of resting cysts of the spring bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* from the northern Baltic Sea. *J. Plank. Res.* 7:1311-1327.
- Kruskal, W. H. 1952. A nonparametric test for the several sample problem. *Annals of Mathematical Statistics.* 23: 525-540.

- Lebour, M. V. 1925. *The dinoflagellates of northern seas*. Mar. Biol. Assoc. U.K. Plymouth. p. 250.
- Lechuga-Devéze, C. H. y M. L. Morquecho-Escamilla. 1998. Early spring potentially harmful phytoplankton in Conception Bay, Gulf of California. *Bull. Mar. Sci.* 63:503-512.
- Lechuga-Devéze, C. H., M. L. Morquecho-Escamilla, A. Reyes-Salinas y J. R. Hernández-Alfonso. 2000. Environmental natural disturbances at Bahía Concepción, Gulf of California. *En:* (M. Munawar, S. G. Lawrence, I. F. Munawar y D. F. Malley, eds.) *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. Ecovision World Monographs Series, Backhuys Publishers. Leiden, The Netherlands. pp. 245-255.
- Lechuga-Devéze C. H., A. Reyes-Salinas y M. L. Morquecho-Escamilla. 2001. Anoxia in a coastal bay: case of study of a seasonal event. *Rev. Biol. Trop.* 49: 525-534.
- Lewis, J., A. Rochon, M. Ellegaard, P. J. Mudie e I. Harding. 2001. The cyst-theca relationships of *Bitectatodinium tepikiense* (Dinophyceae). *Eur. J. Phycol.* 36:137-146.
- Licea, S., J. L. Moreno, H. Santoyo y G. Figueroa. 1995. *Dinoflageladas del Golfo de California*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B. C. S., México. pp. 165.
- Lovejoy, C., J. P. Bowman y G. M. Hallegraeff. 1998. Algicidal effects on the novel marine *Pseudoalteromonas* isolate (Class Proteobacteria, gamma subdivision) on harmful algal bloom species of the genera *Chatonella*, *Gymnodinium*, and *Heterosigma*. *Appl. Environ. Microbiol.* 8:2806-2813.
- Manrique, F. A. y R. E. Molina. 1997. Presencia de mareas rojas en la Bahía de Bochibampo, Guaymas Sonora, México. *Hidrobiológica*, 7: 81-86.
- Marasovic, I. 1989. Encystment and excystment of *Gonyaulax polyedra* during a red tide. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 28: 34-41.
- Margalef, R. 1956. Estructura y dinámica de la "purga de mar" en la Ria de Vigo. *Inv. Pesq. V*: 113-134.
- Marret F. y K. A. F. Zonneveld. 2003. *Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution*. Review of Palaeobotany and Palynology, Volume 125, Issues 1-2, pp. 1-200.
- Martínez-Hernández, E y H.E. Hernández-Campos. 1991. Distribución de quistes de dinoflagelados y acritarcas en sedimentos Holocénicos del Golfo de California. *Paleon. Mex. Inst. Geol. Univ. Autón. Mexico*. pp. 120.

- Matsuoka, K. 1992. Species diversity of modern dinoflagellate cysts in surface sediments around the Japanese Islands. *En:* (M. J. Head y J. H. Wrenn eds) *Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs*. Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Dallas, TX. pp. 32-53.
- Matsuoka, K., Y. Fukuyo y D. M. Anderson. 1989. Methods for modern dinoflagellate cysts studies. *En:* (T. Okaichi, D. M. Anderson, y T. Nemoto, eds) *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Elsevier, New York, pp. 461-480.
- Matsuoka, K. y Y. Fukuyo. 2000. *Guía técnica para el estudio de quistes de dinoflagelados actuales*. HAB/WESTPAC/IOC. España. pp.30.
- Matthiessen, J. 1995. Distribution patterns of dinoflagellate cysts and other organic-walled microfossils in recent Norwegian-Greenland Sea sediments. *Mar. Micropaleont.* 24: 307-334.
- Mee, D. L., M., Espinoza y G. Díaz. 1986. Paralytic shellfish poisoning with a *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific Coast of México. *Mar. Environm. Res.* 19: 77-92.
- Mendahl, K. H., O. González-Yajimovich, C. D. Empedocles, C. S. Gustafson, M. Motolinia-Hidalgo y T. W. Readon. 1997. Holocene sediments and molluscan faunas of Bahía Concepción: a modern analog to Neocene rift basins of the Gulf of California. *En:* (M. E. Johnson y J. Ledesma-Vázquez, eds) *Pliocene Carbonates and Related Facies Flanking the Gulf of California, México*. Geological Society of America. Boulder, Colorado. Special Paper 318. pp. 39-56.
- Montresor, M., E. Montesarchio, M. Donato y A. Zingone 1994. Calcareous dinoflagellate cysts in marine sediments of the Gulf of Naples (Mediterranean Sea). *Rev. Paleobot. Palynol.* 84: 45-56.
- Montresor, M., A., Zingone y D. Sarno 1998. Dinoflagellate cysts production at a coastal Mediterranean site. *J. Plankton Res.* 12: 2291-2312.
- Montresor, M. 2001. To what extent are dinoflagellate life histories important for HABs? *En:* (E. Garcés, A. Zingone, M. Montresor, B. Reguera y B. Dale eds) *Life histories of Microalgal Species Causing Harmful Algae Blooms (LIFEHAB)*. European Commission, Directorate General Science, Research and Development. Spain. pp. 18-20.
- Moreno, J. L., S. Licea. y H. Santoyo. 1996. *Diatomeas del Golfo de California*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México. pp.273.
- Morquecho L. y C. H. Lechuga-Devéze. 2001. Sinergismo de procesos ambientales relacionados con la presencia de eventos algales nocivos. *En:* (K. Alveal y T. Antezana, eds) *Sustentabilidad de la Biodiversidad. Un problema Actual, Bases*

- 
- Científico-Técnicas, Teorizaciones y Proyecciones*. Universidad de Concepción, Chile. pp. 281-292.
- Mudie, P. J. 1992. Circum-artic Quaternary and Neogene marine palynofloras: paleoecology and statistical analysis. En: (M. J. Head y J. H. Wrenn, eds) *Neogene and Quaternary Dinoflagellate cysts and Acritarchs*. American Association of Stratigraphic Palynologists, Salt Lake City, U.T. pp. 347-390.
- Murakami, M., K. Makabe, K. Yamaguchi, S. Konosu y M.R. Walchli. 1988. Goniodynamin A, a novel polyether macrolide from the dinoflagellate *Goniodoma pseudogoniaulax*. *Tetrahed. Lett.* 29: 1149-1152.
- Nehring, S. 1997. Dinoflagellate Resting Cysts from Recent German Coastal Sediments. *Bot. Mar.* 40: 307-324.
- Nezan, E. 1996. Surveillance du phytoplancton marin: manuel illustré adapté a la formation des analystes. IFREMER. pp. 78.
- Obeso-Nieblas, M., M. A. Alatorre-Mendieta, A. R. Jiménez-Illescas. 1996. Modelación de la marea en Bahía Concepción, B.C.S. *Océanides* 11:1-8.
- Okolodkov, Y. B. 2001. A modern classification of dinoflagellates (Dinoflagellata). (Una clasificación moderna de dinoflagelados (Dinoflagellata). *Botanical Journal, Russian Acad. Sci.* 86: 1-16 (en Ruso).
- Okolodkov, Y. B. 2002. The genus *Protoperidinium* Bergh in the Mexican Pacific. XII Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología. 6-9 Mayo, Jalapa, Ver. Cuaderno de Resúmenes. pp. 68.
- Park, H. D. y H. Hayashi. 1993. Role of encystment and excystment of *Peridinium bipes* f. *occulatum* (Dinophyceae) in freshwater red tides in Lake Kizaki, Japan. *J. Phycol.* 29: 435-441.
- Penna, E., M. G. Giacobbe, F. Andreoni, E. Garcés, S. Berluti, R. Cantarini, N. Penna y M. Magnani. 2000. Blooms of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae) in the Mediterranean: A Preliminary Molecular Analysis of different isolates. En: (G. M. Hallegraeff, S.I. Blackburn, C. J. Bolch y R. J. Lewis, eds) *Harmful Algal Blooms 2000* (Conference Proceedings), Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. pp. 218-221.
- Persson, A., A. Godhe y B. Karlson. 2000. Dinoflagellate cysts in Recent sediments from the west coast of Sweden. *Bot. Mar.* 43: 69-79.
- Pfiester, L.A. y D.M. Anderson. 1987. Dinoflagellate reproduction. En: (F. J. R. Taylor, ed) *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publications, Londres. pp. 1123-1142.

- Ponikla, K. 2003. Catalogue of Strains of the Culture Collection of Micro-algae (Website edition). Cawthron Institute. Nelson, New Zealand. pp. 13.
- Prakash, A. 1967. Growth and toxicity of a marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Fish. Res. Board. Can.* 24: 589-606.
- Ramírez-Camarena, C., R. Cortés-Altamirano y L. Muñoz-Cabrera. 1999. Mareas Rojas provocadas por el dinoflagelado *Gymnodinium catenatum* (Gymnodiniales: Gymnodiniaceae) en bahía de Mazatlán, Sin., México, en 1997. *Rev. Biol. Trop.* 47: 77-80.
- Rengefors, K., I. Karlsson y L.A. Hansson. 1998. Algal cyst dormancy: a temporary escape from herbivory. *Proc. R. London Society B* 265:1353-1358.
- Riegman, R. 1998. Species composition of harmful algal blooms in relation to macronutrients dynamics. *En: (D. M. Anderson, A. D. Cembella y G. M. Hallegraeff eds) Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. NATO ASI Series, Springer-Verlag, Berlin. pp. 475-488.
- Rochon, A., A. de Vernal, J. L. Turon, J. Matthiessen y M. J. Head. 1999. Distribution of Recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to the sea-surface parameters. *Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Contr. Series. Number 35*. pp. 152.
- Roden, G. I. 1958. Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pac. Sci.* 12:21-45.
- Santamaría del Angel, E, y S. Alvarez-Borrego. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99: 7411-7421.
- Satake M., L. MacKenzie y T. Yasumoto. 1997. Identification of *Protoceratium reticulatum* as the biogenetic origin of yessotoxin. *Nat. Toxins* 5: 164-167.
- Satake M., T. Ichimura, K. Sekiguchi, S. Yoshimatsu y Y.Oshima. 1999. Confirmation of yessotoxin and 45, 46, 47-trinoryessotoxin production by *Protoceratium reticulatum* collected in Japan. *Nat. Toxins* 7: 147-150.
- Sierra-Beltrán, A. P., M. L. Morquecho-Escamilla, C. H. Lechuga-Devéze y J. L. Ochoa. 1996. PSP Monitoring program at Baja California Sur, Mexico. *En: (T.Yasumoto, Y.Oshima y Y. Fukuyo, eds) Harmful and Toxic Algal Blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. pp. 105-108.
- Smayda, T. J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemy. *En: (E. Granéli, B. Sundström, L. Edler y D. M. Anderson, eds) Toxic Marine Phytoplankton*. Elsevier Science Publishing, New York, pp. 29-40.

- Sonneman, J. A. y D. R. A. Hill. 1997. A taxonomic survey of cysts-producing dinoflagellates from Recent sediments of Victoria coastal waters, Australia. *Bot. Mar.* 40: 149-177.
- Soto-Mardones, L., S. G. Marinone, A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espacio temporal de la temperatura superficial del mar del Golfo de California. *Ciencias Marinas* 25:1-30.
- Steidinger, K. A. 1975. Basic factors influencing red tides. En: (V.R. LoCicero, ed) *Toxic dinoflagellate blooms*. Proc. 1st. Int. Conf. Mass Sci. Technol. Found, Wakefield. pp. 153-162.
- Stewart J. R. y R. M. Brown. 1969. *Cytophaga* that kills or lyses algae. *Science* 164:1523-1524.
- Strickland, J. D. H. y T. R. Parsons. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. 2nd ed. Fish. Res. Bd, Canada Bulletin 167. pp. 207-211.
- Sweeney, B. M. 1975. Red Tides I have known. En: (V.R. LoCicero, ed) *Proceedings of the First International Conference of Toxic Dinoflagellate Blooms*. Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, M. A. USA. pp. 225-234.
- Takeuchi, T., T. Kokubo, Y. Fukuyo y K. Matsuoka. 1995. Quantitative relationships among vegetative cells, planozygotes, and hypnozygotes of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in its blooming season at Tanabe Bay, Central Japan. Abstract, 7th Int. Conf. on Toxic Phytoplankton. Sendai, Japan. pp.
- Terao, K., E. Ito, M. Murakami y K. Yamaguchi. 1989. Histopathological studies on experimental marine toxin poisoning-III. Morphological changes in the liver and thymus of male ICR mice induced by goniodomin A, isolated from the dinoflagellate *Goniodoma pseudogoniaulax*. *Toxicon* 27: 269-271.
- Terao, K., E. Ito, T. Yasumoto y K. Yamaguchi. 1990. Enterotoxic, hepatotoxic and immunotoxic effects of dinoflagellate toxins on mice. En: (E. Graneli, B. Sundström, L. Edler y D. M. Anderson, eds) *Toxic Marine Phytoplankton*. Elsevier, New York. pp. 418-423.
- Therriault, J. C., J. Painchaud y M. Levasseur. 1985. Controlling the occurrence of *Protogonyaulax tamarensis* and shellfish toxicity in the St. Lawrence Estuary: freshwater runoff and the stability in water column. En: (D. M. Anderson, A.W. White y D. G. Baden, eds) *Toxic Dinoflagellates*, Elsevier, New York. pp. 141-146.
- Thronsen, J. 1978. Preservation and storage (Chapter 4). En: (A. Sournia, ed.) *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris. pp. 69-74.

- 
- Uchida, T. 2001. The role of cell contact in the life cycle of some dinoflagellate species. *J. Plank. Res.* 23: 889-891.
- Wall, D. 1986. Dinoflagellate cysts and acritarchs from California Current surface sediments. PhD thesis. University of Saskatchewan.
- Wall, D. y B. Dale. 1968. Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridinales. *Micropaleontology* 14: 265-304.
- Wall, D., B. Dale, G. P. Lohmann, y K. S. Woollcott. 1977. The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the north and south Atlantic oceans and adjacent seas. *Mar. Micropaleont.* 2: 121-200.
- Warsh, C. E., K. L. Warsh y Staley, R. C. 1973. Nutrients and water masses at the mouth of the Gulf of California: *Deep Sea Res.* 20: 561-570.
- Wendler, I., K. A. F. Zonneveld y H. Willems. 2002. Production of calcareous dinoflagellate cysts in response to monsoon forcing of Somalia: a sediment trap study. *Mar. Micropaleontol.* 46: 1-11.
- Williams, G. L., J. K. Lentin y R. A. F. Fensome. 1998. The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates. 1998 ed. Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Contr. Series. 34, pp. 817.