



**Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.**

**Posgrado en Ciencias del Agua**

**“Dinámica poblacional de los dinoflagelados bentónicos en dos géneros de macroalga *Dictyota* y *Amphiroa* en dos sistemas arrecifales del norte de Quintana Roo”**

**Tesis que presenta**

Elda Damaris Irola Sansores

**En opción al título de**

**MAESTRO EN CIENCIAS DEL AGUA**

Cancún, Quintana Roo, México

2016

*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.*  
*POSGRADO EN CIENCIAS DEL AGUA*



**RECONOCIMIENTO**

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de Elda Damaris Irola Sansores titulado "Dinámica poblacional de los dinoflagelados bentónicos en dos géneros de macroalga *Dictyota* y *Amphiroa* en dos sistemas arrecifales del norte de Quintana Roo" fue realizado en la Unidad de Ciencias del Agua, línea de Ecología y Dinámica de Ecosistemas Acuáticos, laboratorio de Ecología Costera del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., bajo la dirección del Dr. Antonio Almazán Becerril, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias del Agua del Centro.

Atentamente.

---

Dr. Manuel Martínez Estévez  
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 07 de junio de 2016

Cancún, Quintana Roo, México; 07de Junio de 2016

## **DECLARACIÓN DE PROPIEDAD**

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizada durante el periodo que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., y que a razón de lo anterior y en contra prestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que derive o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Firma: \_\_\_\_\_

Nombre: Elda Damaris Irola Sansores



## **AGRADECIMIENTOS**

Debo resaltar mi más sincero y profundo agradecimiento a mi director de tesis el Dr. Antonio Almazán Becerril, por haberme brindado la oportunidad de trabajar con él, por haber tenido la paciencia y tolerancia necesaria para ayudarme, por transmitirme su conocimiento y por ser demasiado accesible en todo momento. Muchas gracias por esta gran oportunidad, por sus consejos y por confiar en mí a lo largo de estos años, que bien no fueron solo dos sino más.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por su apoyo financiero que me permitió realizar este trabajo en la Unidad de Ciencias del Agua. Agradezco de igual manera la Red Temática sobre Florecimientos Algales Nocivos (RedFan) por su apoyo económico que me permitió asistir a cursos y congresos que reforzaron mi formación. Agradezco al Centro de Investigación Científica de Yucatán y a la Unidad de Ciencias del Agua por los recursos brindados y por el uso de sus instalaciones.

Al Parque Nacional de Arrecifes de Puerto Morelos y al Parque Nacional de Isla Contoy por su accesibilidad para la realización del muestreo de este trabajo.

A mi Comité tutorial a la Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre, a la Dra. Laura Hernández Terrones, al Dr. Ernesto García Mendoza y al Dr. Jesús Alvarado Flores, gracias por sus contribuciones que hicieron al trabajo final y por el tiempo que dedicaron para revisarlo, aun a pesar de tantas actividades que tenían.

Al Dr. Aramis Olivos Ortiz por su ayuda en el análisis de las muestras de nutrientes realizados en el Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad de Colima.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología Costera por su apoyo en campo y en el trabajo en laboratorio, en especial Benjamín Delgado Pech por su tiempo invertido en la colecta de mis muestras y por sus conocimientos compartidos en este trabajo y a Dalia Azuzena Uitzil Castañeda por todo su ayuda en el trabajo de laboratorio y también por ser mi compañera y amiga en las horas interminables en el microscopio.

A todos los técnicos de la Unidad de Ciencias del Agua, en especial al M. en C. Sergio Escobar Morales por su apoyo en campo, en laboratorio y por su orientación, al Biol. Augusto Cervantes por su ayuda en campo, a la Q. Daniela Ortega Camacho y M. en C.

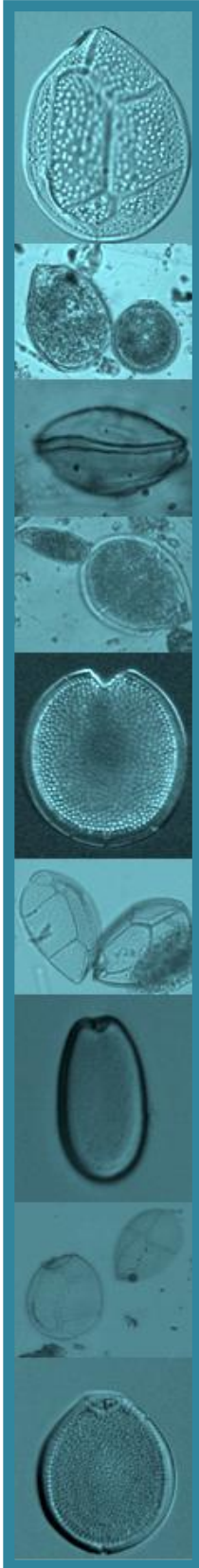
Gabriela Rosiles González por haberme facilitado material y por su ayuda en el laboratorio. Más allá de su apoyo, les agradezco su gran amistad y cariño que me han brindado todos estos años.

A mis profesores y compañeros del programa de Maestría en Ciencias del Agua por todos los conocimientos compartidos en las aulas.

A mi familia porque a pesar de no estar presentes físicamente, está claro que si no fuese por el esfuerzo realizado por ellos, mis estudios no hubiesen sido posibles. Porque a pesar de la distancia, el ánimo, apoyo y alegría que me brindan me dan la fortaleza necesaria para seguir adelante.

A Benja por empujarme cada vez que lo necesitaba, por creer en mí, gracias por la pequeña familia que estamos formando (Tú, Mau y yo).

En general quisiera agradecer a todas y cada una de las personas que han vivido conmigo la realización de esta tesis, con sus altos y bajos y que no necesito nombrar porque tanto ellas como yo sabemos que desde los más profundo de mi corazón les agradezco el haberme brindado todo el apoyo, colaboración, ánimo y sobre todo cariño y amistad.



## DEDICATORIA

*A mi madre*

*De manera especial para ti, soy lo que soy por ti. Gracias  
por recordarme que los cambios siempre son buenos.*

*A Benjamín*

*Por tu amor y apoyo incondicional en este camino que  
emprendimos juntos. T.A.*







## ÍNDICE

RESUMEN.....	5
ABSTRACT .....	5
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL .....	8
1.1. INTRODUCCIÓN .....	8
1.2. ANTECEDENTES GENERALES.....	10
1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS .....	13
1.3.1. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	13
1.3.2. HIPÓTESIS .....	13
1.4. OBJETIVOS.....	13
1.4.1. OBJETIVO GENERAL.....	13
1.4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	13
1.6. REFERENCIA .....	16
CAPÍTULO II. TAXONOMÍA DE DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS .....	23
2.1. INTRODUCCIÓN .....	23
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	26
2.2.1. IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES .....	26
2.2.2. CARACTERES MORFOLÓGICOS ÚTILES PARA LA DETERMINACIÓN DE ESPECIES.....	26
2.2.2.1. FORMA.....	26
2.2.2.2. TABULACIÓN .....	28
2.3. RESULTADOS.....	30
2.3.1. <i>Amphidinium</i> .....	32
2.3.2. <i>Coolia</i> .....	33
2.3.3. <i>Gambierdiscus</i> .....	35
2.3.4. <i>Ostreopsis</i> .....	37
2.3.5. <i>Prorocentrum</i> .....	43
2.3.6. <i>Sinophysis</i> .....	52
2.2. DISCUSIÓN .....	55
2.3. REFERENCIA .....	61

CAPÍTULO III. DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS .....	73
3.1. INTRODUCCIÓN .....	73
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	76
3.2.1. MUESTREO .....	76
3.2.2. PROCESAMIENTO DE MUESTRAS.....	77
3.2.3. CONTEO Y ESTIMACIÓN DE LA DENSIDAD DE LOS DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS.....	77
3.3. RESULTADOS.....	79
3.3.1. DENSIDADES TOTALES DE DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS.....	79
3.3.2. DENSIDADES PROMEDIO DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS DE DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS.....	80
3.3.2.1. ESPECIES SELECCIONADAS .....	80
3.3.2.2. DENSIDADES TOTALES DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS.....	80
3.4. DISCUSIÓN.....	96
CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL .....	105
4.1. DISCUSIÓN GENERAL .....	105
4.2. CONCLUSIONES GENERALES .....	109
4.3. REFERENCIAS.....	110

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Sitios de muestreo del norte de Quintana Roo.....	14
<b>Figura 2.</b> Condiciones del sitio arrecifal de Ixlaché en Isla Contoy.....	15
<b>Figura 3.</b> Condiciones del sitio arrecifal de Bonanza en Puerto Morelos.....	16
<b>Figura 4.</b> División de los dinoflagelados de acuerdo al arreglo de los flagelos.....	26
<b>Figura 5.</b> Clasificación de los dinoflagelados.....	27
<b>Figura 6.</b> Tipos de cíngulo.....	28
<b>Figura 7.</b> Sistema de tabulación Kofoid.....	29
<b>Figura 8.</b> Especies de <i>Amphidinium</i> : vistas generales del cuerpo de las células.....	32
<b>Figura 9.</b> <i>Coolia cf. areolata</i> .....	34
<b>Figura 10.</b> <i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i> .....	36
<b>Figura 11.</b> Especies del género <i>Ostreopsis</i> .....	38
<b>Figura 12.</b> <i>Ostreopsis cf. marinus</i> .....	40
<b>Figura 13.</b> <i>Ostreopsis heptagona</i> .....	42
<b>Figura 14.</b> <i>Prorocentrum arenarium</i> .....	44
<b>Figura 15.</b> <i>Prorocentrum belizeanum</i> .....	46
<b>Figura 16.</b> <i>Prorocentrum elegans</i> .....	47
<b>Figura 17.</b> <i>Prorocentrum emarginatum</i> .....	48
<b>Figura 18.</b> <i>Prorocentrum hoffmannianum</i> A-C, <i>Prorocentrum lima</i> D-F.....	50
<b>Figura 19.</b> <i>Prorocentrum rathymum</i> .....	51
<b>Figura 20.</b> <i>Sinophysis canaliculata</i> .....	53
<b>Figura 21.</b> <i>Sinophysis microcephalus</i> .....	54
<b>Figura 22.</b> Gráfica de densidades totales de dinoflagelados bentónicos en los dos sitios de muestreo, en los dos géneros de macroalga.....	79
<b>Figura 23.</b> Gráficas de las variaciones en las densidades de los dinoflagelados.....	82
<b>Figura 24.</b> Gráficas de densidades de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos en Puerto Morelos.....	84
<b>Figura 25.</b> Gráficas de densidades de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos en Isla Contoy.....	85
<b>Figura 26.</b> Correlaciones entre especies en Puerto Morelos <i>Dictyota</i> .....	88
<b>Figura 27.</b> Correlaciones entre especies en Isla Contoy en la macroalga <i>Dictyota</i> .....	89
<b>Figura 28.</b> Correlaciones entre especies en Puerto Morelos en la macroalga <i>Amphiroa</i> .....	90
<b>Figura 29.</b> Correlaciones entre especies en Isla Contoy en la macroalga <i>Amphiroa</i> .....	91
<b>Figura 30.</b> Correlaciones entre densidades de la misma especie entre sitios.....	93
<b>Figura 31.</b> Correlaciones de temperatura.....	94
<b>Figura 32.</b> Correlaciones de nutrientes en Puerto Morelos en <i>Dictyota</i> .....	95

## INDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Estudios realizados en el Caribe mexicano .....	25
<b>Cuadro 2.</b> Listado de especies encontradas en los sitios de Isla Contoy y Puerto Morelos. .....	31
<b>Cuadro 3.</b> Especies distinguidas del género de <i>Amphidinium</i> .....	33
<b>Cuadro 4.</b> Tamaño de las especies del género <i>Ostreopsis</i> . .....	37
<b>Cuadro 5.</b> Fechas de muestreos. ....	76
<b>Cuadro 6.</b> Especies de dinoflagelados seleccionados y su presencia en los muestreos. 80	
<b>Cuadro 7.</b> Valores promedios de las densidades de los dinoflagelados bentónicos en <i>Dictyota</i> .....	86
<b>Cuadro 8.</b> Valores promedios de las densidades de los dinoflagelados bentónicos en <i>Amphiroa</i> . ....	87
<b>Cuadro 9.</b> Correlaciones entre especies de dinoflagelados bentónicos en <i>Dictyota</i> . .....	92
<b>Cuadro 10.</b> Correlaciones entre especies de dinoflagelados bentónicos en <i>Amphiroa</i> ....	92
<b>Cuadro 11.</b> Especies reportadas en este estudio y su relación con la producción de toxinas .....	105

## RESUMEN

Los dinoflagelados bentónicos son un componente muy importante en los ecosistemas arrecifales donde suelen formar asociaciones epifitas con una gran variedad de macroalgas. Algunos de ellos producen toxinas que pueden generar intoxicaciones en el humano. En el Caribe Mexicano se ha observado un incremento masivo de macroalgas, lo cual tendrá como consecuencia el aumento del hábitat para estos organismos. Este estudio determinó las variaciones poblacionales de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos en función de las variaciones naturales de temperatura y nutrientes en dos sistemas arrecifales del norte de Quintana Roo (Puerto Morelos e Isla Contoy) sobre los géneros de macroalgas *Amphiroa* y *Dictyota*, durante abril-noviembre de 2015. Se determinaron 20 especies de dinoflagelados bentónicos distribuidas en 6 géneros: *Amphidinium*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Sinophysis*, *Gambierdiscus* y *Coolia*. Se presentan tres nuevos registros para la zona: *Ostreopsis cf. marinus*, *Coolia cf. areolata* y *Prorocentrum elegans*. En la zona arrecifal de Puerto Morelos se presentó la mayor densidad de dinoflagelados: 43,367 cel·g<sup>-1</sup> en *Dictyota* y 9,110 cel·g<sup>-1</sup> en *Amphiroa*. El patrón de variabilidad de los dinoflagelados totales estuvo influenciado por la variabilidad de *Ostreopsis*, género que contribuyó con el 80% - 90% a la densidad total en ambos sitios. En Isla Contoy *O. cf. marinus* fue la especie numéricamente dominante y en Puerto Morelos la contribución conjunta de *O. cf. marinus* y *O. heptagona* registró una mayor abundancia en los meses de abril-mayo. Las densidades del resto de los géneros considerados (*Coolia*, *Gambierdiscus* y *Prorocentrum*) presentaron un patrón diferente en un orden de magnitud menor con respecto a la densidad de *Ostreopsis*. Las asociaciones con la temperatura se presentaron negativamente con la especie de *O. cf. marinus* lo que sugiere que estas especies prosperan mejor en las temporadas menos cálidas. Las correlaciones significativas con los nutrientes se encontraron sólo en Puerto Morelos en la macroalga *Dictyota*; *O. heptagona* se correlacionó negativamente con las concentraciones de  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ , debido a que las mayores abundancias de esta especie se presentaron con las concentraciones más bajas de nutrientes en este estudio. El escenario que presenta el Caribe Mexicano podría ser el incremento de las densidades de género *Ostreopsis*, debido a su dominancia sobre la macroalga *Dictyota*, género de alga carnosa dominante en la zona.

## ABSTRACT

Benthic dinoflagellates are an important component in reef ecosystems where they often form epiphytic relationships with a variety of macroalgae. Some of them produce toxins that can cause human poisoning. The Mexican Caribbean has experienced a massive increase in macroalgae, resulting in a potential increase of habitat for these organisms. This study determined the population variations of the most important species of benthic dinoflagellates depending on natural variations in temperature and nutrients. For this, genera of the macroalgae *Amphiroa* and *Dictyota* were taken from two reef systems in northern Quintana Roo (Puerto Morelos and Isla Contoy) from April to November 2015. Twenty species of benthic dinoflagellates in six genera were determined: *Amphidinium*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Sinophysis*, *Gambierdiscus* and *Coolia*. Three new records were found for the area: *Ostreopsis cf. marinus*, *Coolia cf. areolata* and *Prorocentrum elegans*. The highest density of dinoflagellates was found in Puerto Morelos reef: 43,367 cel·g<sup>-1</sup> on *Dictyota* and 9,110 cel·g<sup>-1</sup> on *Amphiroa*. The pattern of variability of total dinoflagellates was influenced by the variability of *Ostreopsis*, which contributed from 80% to 90% to the total density at both sites. At Isla Contoy, *O. cf. marinus* was the numerically dominant species and at Puerto Morelos, the joint contribution of *O. cf. marinus* and *O. heptagona* recorded a greater abundance in the months of April-May. Densities of other genera considered (*Coolia*, *Gambierdiscus* and *Prorocentrum*) showed a difference of an order of magnitude lower with respect to the density of *Ostreopsis*. Temperature was negatively correlated with the species of *O. cf. marinus*, suggesting that these species thrives best in the less warm seasons. Significant correlations with nutrients were found only in Puerto Morelos in *Dictyota*, *O. heptagona* was negatively correlated with the concentrations of  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ , because of the highest abundance of this species occurred in the lowest nutrient concentrations in this study. The scenario presented in the Mexican Caribbean could be the increased densities of *Ostreopsis* genus, due to its dominance over *Dictyota*, which is the dominant fleshy macroalgae in the area.





## CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1.1. INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados son un grupo importante de productores primarios en ambientes acuáticos. En el plancton marino constituyen uno de los grupos más diversos y abundantes después de las diatomeas. Son células eucariontes con formas diversas que poseen características únicas, la más importante es su núcleo denominado dinocarión, el cual es haploide, donde el ADN se encuentra permanentemente condensado (Gómez, 2005). Su tamaño varía entre 20 y 500  $\mu\text{m}$  aunque algunos dinoflagelados como los del género *Noctiluca* puede alcanzar hasta 2 mm de diámetro. Existen especies fotosintéticas, mixótrofas y heterótrofas. El ciclo vital de las especies de muchos dinoflagelados presenta dos estadios principales, uno móvil en la cual la célula se encuentra en vida libre y otro donde esta inmóvil y se encuentra dentro de una estructura denominada quiste. Las células en estadio móvil presentan dos flagelos, uno transversal que se encuentra en el cíngulo, y el otro flagelo longitudinal, que se aloja en el sulcus, estos dos flagelos le proporcionan a los dinoflagelados un característico movimiento rotacional (Steidinger y Tangen, 1997).

Algunos dinoflagelados presentan vesículas que contienen placas de celulosa que les dan un aspecto rígido, los cuales se denominan tecados, el número, la forma y ornamentación de las placas se utiliza para la determinación de las especies. En general, se utiliza el sistema descrito por Kofoid (1909; 1911) y modificado por Balech (1980). Existen otras especies que cuentan con la cubierta celular pero es más fina y no permite distinguir fácilmente las placas, son los llamados dinoflagelados atecados o desnudos.

Los hábitats en donde se pueden localizar son diversos, desde mares, manglares, ríos, lagunas, etc. Se pueden encontrar formando parte del medio pelágico o bentónico. Como parte del bentos, los dinoflagelados son un componente muy importante en los ecosistemas arrecifales, donde, suelen formar asociaciones epifitas con una gran variedad de macroalgas y pastos marinos (Cruz-Rivera y Villareal, 2006; Okoldokov *et al.*, 2007) ó formando parte de la flora epibentónica en sustratos arenosos (Faust, 2000).

Los dinoflagelados bentónicos son un componente esencial en la captación de energía vía fotosíntesis y en su transferencia a la cadena trófica mediada por herbivoría. Además de transferir materia y energía, muchos dinoflagelados también son productores de toxinas,

que en casos graves pueden afectar a la salud humana o a la vida marina (Hallegraeff, 1995). Estos aspectos propiciaron estudios de diversidad, taxonomía y ecológica de estos organismos (Yasumoto *et al.*, 1977 y 1980).

La taxonomía de los dinoflagelados basada en caracteres morfológicos, utiliza la ornamentación superficial (poros, areolas, espinas, etc.), la tabulación, número y disposición de placas, entre otros. Desde hace al menos dos de décadas la taxonomía ha ido avanzando conforme la disponibilidad de nuevas herramientas. En 1960 se realizaron los primeros estudios de microscopía electrónica que permitieron visualizar mayores detalles en la morfología externa. En la última década, las técnicas de filogenia molecular han permitido el avance en el conocimiento taxonómico de los dinoflagelados. Sin embargo, queda mucho trabajo por hacer, debido al descubrimiento de nuevas especies y géneros y la reorganización de estos mismos (Gómez *et al.*, 2011).

La abundancia de estos organismos se ha atribuido a cambios que afectan sus asociaciones con las macroalgas, tales como: temperatura, turbulencia, nutrientes, cambios en el sustrato, fuentes de agua dulce, oleaje, sedimentos, así como los efectos de los huracanes y frentes fríos (Taylor, 1985; Grzebyk *et al.*, 1994). Además de las condiciones ambientales que influyen sobre la dinámica poblacional de las especies de dinoflagelados bentónicos, las relaciones interespecíficas también pueden afectar los patrones demográficos de las poblaciones, particularmente la asociación que mantienen con las macroalgas sobre las que se adhieren (Nakahara *et al.*, 1996). Al parecer, la densidad y la composición de los dinoflagelados epífitos es variable entre especies de macroalgas. Entre los grupos más importantes de macroalgas en ecosistemas arrecifales se encuentran las algas coralinas que contribuyen a la formación y mantenimiento de arrecifes mediante la calcificación (Chisholm, 2003; Kitamura *et al.*, 2007; Petersen *et al.*, 2005) y las algas carnosas que sirven como reservorio de alimento y además tienen la capacidad de crecer masivamente a altas concentraciones de nutrientes (Cohen y Neori, 1991; Lapointe *et al.*, 1997; Ferrari *et al.*, 2012). Estos dos grupos de macroalgas juegan papeles ecológicos diferentes y cada una domina en extremos de gradientes ambientales. Las algas carnosas dominan en un ambiente arrecifal perturbado debido al incremento de nutrientes, o por ausencia de herbivoría; por su parte, las algas coralinas se encuentran en ambientes con baja concentración de nutrientes y/o alta herbivoría. Por lo tanto, si existen preferencias de sustrato en los dinoflagelados bentónicos, es posible que se

observen diferentes especies sobre cada uno de estos grupos funcionales. A pesar de la importancia que tienen los dinoflagelados bentónicos en estos ecosistemas, en especial aquellos con potencial tóxico en el Caribe Mexicano, aún es muy poco el conocimiento que se tiene de este grupo de organismos.

El Caribe Mexicano comparte con otros países la presencia del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) que es uno de los más importantes a nivel mundial. Sin embargo, estos ecosistemas se enfrentan a perturbaciones sin precedentes (Done, 1992; Knowlton, 1992; Hughes 1994; McManus y Polsenberg, 2004). Destaca el incremento masivo de macroalgas que tendría como consecuencia el aumento potencial del hábitat para los organismos epífitos, entre ellos, los dinoflagelados bentónicos. (Chinain *et al.*, 1999 y Lewis, 1986). El estudio de dinoflagelados bentónicos es importante no sólo porque algunas especies producen toxinas, sino también por su papel en las redes tróficas microbianas y en el mantenimiento de las funciones de los ecosistemas de arrecifes, entre otros. Sin embargo, estos aspectos ecológicos son prácticamente desconocidos (Almazán-Becerril *et al.*, 2015).

Por lo anterior y debido a que en el Caribe Mexicano es un sitio ideal para la presencia de los dinoflagelados y donde frecuentemente se registran casos de ciguatera, el objetivo de este trabajo es determinar las fluctuaciones poblacionales de estos organismos en dos sistemas arrecifales de la zona norte de Quintana Roo (Puerto Morelos e Isla Contoy) sobre dos géneros de algas, *Amphiroa* y *Dictyota* que predominarían en condiciones ambientales diferentes. Esta información será determinante para poder comprender cuál sería el escenario de los arrecifes coralinos si el cambio de fase es el estado permanente de los sistemas arrecifales en la zona.

## **1.2. ANTECEDENTES GENERALES**

Tal vez el principal motivo que originó los estudios de diversidad, taxonomía y ecología de los dinoflagelados bentónicos fue la sospecha de que estaban involucrados en la producción de toxinas (Yasumoto *et al.*, 1980). Estos organismos son particularmente abundantes en las capas epibentónicas de los ecosistemas de arrecifes de coral (Fukuyo, 1981). Las especies tóxicas de dinoflagelados epífitos se encuentran en las regiones tropicales y subtropicales del Océano Pacífico, Océano Índico y el Mar Caribe (Yasumoto *et al.*, 1980; Bomber *et al.*, 1985; Faust, 1991; Hernández-Becerril y Almazán-Becerril,

2004). Esta última región se considera un área ciguatoxigénica ya que en la zona existen registros de la presencia del síndrome de ciguatera (CFP). Desde que Yasumoto *et al.*, (1977, 1980) descubrieron que el principal agente productor de ciguatoxinas, era un nuevo género de dinoflagelado, *Gambierdiscus* (Adachi y Fukuyo, 1979), otros estudios demostraron que la producción de toxinas se extendía a otras especies bentónicas e incluía los géneros *Prorocentrum*, *Ostreopsis*, *Coolia* y *Amphidinium* (Yasumoto *et al.*, 1987). Por lo cual se iniciaron estudios taxonómicos y ecológicos, esencialmente sobre la dinámica poblacional de estos organismos para poder comprender que factores afectaban sus densidades a través del tiempo. (Morton y Faust, 1997; Vila *et al.*, 2001; Delgado *et al.*, 2006; Tan *et al.*, 2013; Okolodkov *et al.*, 2014).

En el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), en la porción que corresponde a las costas de Belice se han descrito una gran cantidad de especies nuevas entre los géneros considerados tóxicos: una especie de *Gambierdiscus*, cuatro especies de *Ostreopsis* y once especies de *Prorocentrum* (Faust 1990, 1993a, 1993b, 1994, 1995a, 1995b, 1997 y 1999), además del género no tóxico *Plagiodinium* (Faust y Balech, 1993).

En el Caribe Mexicano el conocimiento de los dinoflagelados bentónicos es aún muy limitado. Sin embargo, se ha registrado la presencia de los géneros potencialmente tóxicos como *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, *Coolia*, *Prorocentrum* y *Amphidinium* en muestras de Puerto Morelos, Majahual, Xcalak, Isla Mujeres, Cancún y Bahía de la Ascensión (Almazán-Becerril, 2000; Hernández-Becerril y Almazán-Becerril, 2004). Almazán-Becerril *et al.* (2015) muestrearon 42 puntos de muestreo en 11 sitios a lo largo de la parte mexicana del Sistema Arrecifal Mesoamericano, incluyendo ocho áreas naturales protegidas del estado de Quintana Roo, con el objetivo de determinar la riqueza de dinoflagelados epífitos en la zona. Las macroalgas colectadas en cada sitio fueron de los géneros *Dictyota*, *Halimeda*, *Laurencia*, *Sargassum* y *Styopodium*. Reportaron un total de 24 especies de dinoflagelados distribuidos entre los géneros *Amphidinium*, *Bysmatrum*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Plagiodinium* y *Sinophysis*. El estudio reportó que *Prorocentrum* fue el género más diverso en el medio epífito con 13 especies. Este trabajo también incluyó 15 nuevos registros de especies del Caribe Mexicano. La existencia de nuevos registros en la zona es un reflejo de la diversidad de dinoflagelados bentónicos que alberga el Caribe Mexicano.

En el ámbito ecológico en el Caribe Mexicano no se cuenta con información, pero se tienen evidencia de que la densidad poblacional de los dinoflagelados bentónicos responde a cambios ambientales de diferente magnitud, ya sean abruptos y episódicos como tormentas y huracanes, típicos de regiones tropicales, o graduales, determinados por la variabilidad estacional de la temperatura, salinidad y concentración de nutrientes, especialmente las especies químicas del nitrógeno (Hales *et al.*, 1999, Chinain *et al.*, 1999; Chateau-Degat *et al.*, 2005; Anderson *et al.*, 2008; Lartigue *et al.*, 2009; Roeder *et al.*, 2010).

Además de las condiciones ambientales que influyen sobre la dinámica poblacional de especies de dinoflagelados, las relaciones interespecíficas también pueden afectar los patrones demográficos de las poblaciones, particularmente la asociación que mantienen con las macroalgas sobre las que se adhieren (Nakahara *et al.*, 1996). La densidad y la composición de los dinoflagelados epífitos es variable entre especies de macroalgas. Esta preferencia tendría origen en las diferencias de las áreas foliares de las macroalgas o en la producción de exudados orgánicos que estimularían el crecimiento de los dinoflagelados (Morton y Faust, 1997; Grzebyk, *et al.*, 1994).

En estado de Quintana Roo solo se cuenta con información sobre la cobertura de macroalgas con los Programas de Monitoreo Biológico promovidos por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (PROMOBI-PNAPM) en Puerto Morelos, Quintana Roo, donde se detectaron porcentajes de coberturas de macroalgas sobre los arrecifes de coral superiores al 70%, siendo *Dictyota* el género dominante para todo los sitios. Por otro lado, en evaluaciones realizadas en el arrecife Ixlaché del Parque Nacional Isla Contoy se detectaron coberturas de macroalgas superiores 60% siendo las especies de macroalgas dominantes pertenecientes a los géneros *Halimeda* y *Dictyota* (datos no publicados), esto nos da indicios que en estos sitios se cuenta con alta abundancia de sustrato lo cual generaría un incremento en dinoflagelados bentónicos.

### **1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS**

#### **1.3.1. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.**

- ¿Cuál es el comportamiento de las poblaciones de dinoflagelados bentónicos sobre dos géneros de macroalga (*Dictyota* y *Amphiroa*) en las zonas arrecifales del norte de Quintana Roo respecto a los cambios de temperatura y nutrientes?

#### **1.3.2. HIPÓTESIS**

- Si las poblaciones de dinoflagelados bentónicos aumentan durante periodos cálidos, entonces se espera observar la mayor densidad (células·g<sup>-1</sup> de macroalga) cuando la temperatura superficial del mar alcance los valores máximos (aprox. 30°C) que son los valores más altos reportados en el Caribe Mexicano.
- Aun cuando exista una temperatura óptima de crecimiento para las especies de dinoflagelados su crecimiento dependerá de la concentración de nutrientes que tengan disponibles.
- Si las macroalgas de los géneros *Dictyota* y *Amphiroa* representan dos grupos funcionales que predominan en escenarios ecológicos diferentes, entonces la composición taxonómica de la comunidad de dinoflagelados asociada será diferente.

### **1.4. OBJETIVOS**

#### **1.4.1. OBJETIVO GENERAL**

Determinar los patrones de crecimiento poblacional de los dinoflagelados bentónicos en dos géneros de macroalgas *Dictyota* y *Amphiroa* en la zona norte de Quintana Roo.

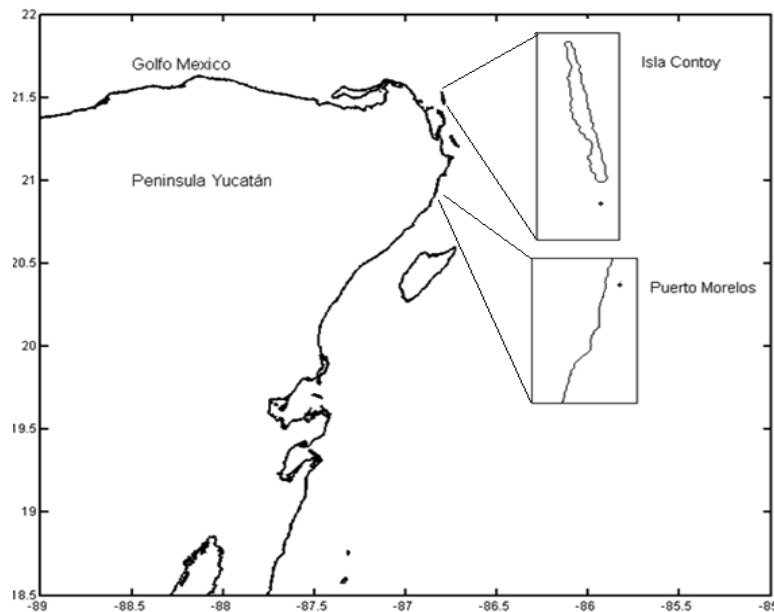
#### **1.4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Identificar al máximo nivel taxonómico mediante caracteres morfológicos de los dinoflagelados bentónicos más importantes en los dos géneros de macroalgas
- Identificar la riqueza de dinoflagelados bentónicos en los dos géneros de macroalgas.

- Determinar la densidad poblacional de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos en las macroalgas *Amphiroa* spp. y *Dictyota* spp.
- Determinar si las variaciones de temperatura y concentración de nutrientes modifican la densidad poblacional de los dinoflagelados bentónicos en los dos géneros de macroalgas.

## 1.5. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en dos sitios de la zona norte del Estado de Quintana Roo: el arrecife de Ixlaché en Isla Contoy, y el Arrecife Bonanza en Puerto Morelos (Figura 1). Estos sitios presentan comunidades coralinas muy impactadas donde la abundancia de macroalgas es superior al 70%.



**Figura 1.** Sitios de muestreo del norte de Quintana Roo.

### 1.5.1. ISLA CONTOY: ARRECIFE DE IXLACHÉ.

Isla Contoy llamada también Isla Pájaros, tiene una superficie de 238.18 ha incluyendo sus lagunas interiores. Se localiza en el estado de Quintana Roo, a 30 km al norte de Isla Mujeres, a 32.3 km de Cabo Catoche (distancia entre faros), y a una distancia de 12.8 km de la costa noreste de la península de Yucatán. Sus coordenadas geográficas son: 21°27'40" y 21°32'10" de latitud norte y 86°46'40" y 86°47'50" de longitud oeste (Carabias-

Lillo *et al.*, 1997). El arrecife de Ixlaché se ubica 1 km al sur del Parque Nacional de Isla Contoy tiene gran influencia de corrientes litorales permanentes, oleaje, mareas y vientos dominantes del sureste (Salazar-Vallejo *et al.*, 1993). Es un sitio pequeño de 800 m de largo y 60 m de ancho, presenta coberturas de macroalgas de un 60% (Figura 2).



**Figura 2.** Condiciones del sitio arrecifal de Ixlaché en Isla Contoy. Fotografía tomada por Delgado Pech B., Marzo 2015.

### **1.5.2. PUERTO MORELOS: ARRECIFE DE BONANZA**

El Parque Nacional de Arrecifes de Puerto Morelos, forma parte de la barrera arrecifal denominada “Gran Cinturón de Arrecifes del Atlántico Occidental”, considerada como la segunda barrera arrecifal más grande del mundo. Asimismo, esta sección de la barrera, ubicada frente a Puerto Morelos, se extiende al norte hasta la colindancia con el Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc (Carabias-Lillo *et*



*al.*, 2000). La barrera arrecifal de Puerto Morelos abarca 15 km de longitud (Dreckmann *et al.*, 1996). En los arrecifes de Puerto Morelos se encuentra el sitio de Bonanza, ubicado en las coordenadas 20.96544 °N y 86.81451 °W uno de los sitios más someros aproximadamente 0.75m, el cual presenta coberturas de macroalgas superiores al 75% (Figura 3).



**Figura 3.** Condiciones del sitio arrecifal de Bonanza en Puerto Morelos. Fotografía tomada por Delgado-Pech B., Marzo 2015.

## 1.6. REFERENCIA

Adachi, R. y Y. Fukuyo (1979). The thecal structure of a marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. *et* sp. nov. collected in a ciguatera endemic area. Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish, 45, 67-71.

- Almazán-Becerril, A. (2000). Estudio taxonómico de algunos dinoflagelados potencialmente tóxicos en el Caribe Mexicano. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF. 75 p.
- Almazán-Becerril, A., S. Escobar-Morales, G. Rosiles-González, y F. Valadez (2015). Benthic-epiphytic dinoflagellates from the northern portion of the Mesoamerican Reef System. *Botanica Marina*, 58(2), 115-128.
- Anderson, D. M., J. M. Burkholder, W. P. Cochlan, P. M. Glibert, C. J. Gobler, C. A. Heily G. A. Vargo (2008). Harmful algal blooms and eutrophication: examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae*, 8(1), 39-53.
- Balech, E. (1980). On thecal morphology of dinoflagellates with species emphasis on cingular and sulcal plates. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México, 7, 55-64.
- Bomber, J. W. (1985). Ecological studies of benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. Tesis de Maestría. Florida Institute of Technology. Melbourne, FL.
- Carabias-Lillo, J., E. Provencio, J. de la Maza-Elvira, D. Gutiérrez Carbonell y M. Gómez-Cruz (2000). Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, México. Instituto Nacional de Ecología, 224p.
- Carabias-Lillo, J., G. Quadri de la Torre, J. de la Maza-Elvira y D. Gutiérrez Carbonell (1997). Programa de Manejo del Parque Nacional de Isla Contoy, México. Instituto Nacional de Ecología, 125p.
- Chateau-Degat, M. L., M. Chinain, N. Cerf, S. Gingras, B. Hubert y É. Dewailly (2005). Seawater temperature *Gambierdiscus* spp. variability and incidence of ciguatera poisoning in French Polynesia. *Harmful Algae*, 4(6), 1053-1062.
- Chinain, M., M. Germain, S. Paulliac, y A. M. Legrand (1999). Seasonal abundance and toxicity of the dinoflagellate *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae), the causative agent of ciguatera in Tahiti French Polynesia. *Marine Biology*, 135, 259–267.

- Chisholm, J. R. (2003). Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnology and Oceanography*, 48(4), 1376-1387.
- Cohen, I. y A. Neori (1991). *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. I. Ammonia uptake kinetics and nitrogen content. *Botanica Marina*, 34(6), 475-482.
- Cruz-Rivera, E. y T. A. Villareal (2006). Macroalgal palatability and the flux of ciguatera toxins through marine food webs. *Harmful Algae*, 5, 497-525.
- Delgado, G., C. H. Lechuga-Devéze, G. Popowski, L. Troccoli y C. A. Salinas (2006). Epiphytic dinoflagellates associated with ciguatera in the northwestern coast of Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 54(2), 299-310.
- Done, T. J. (1992). Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, 247, 121- 132.
- Dreckmann, K. M., I. Stout y A. Sentíes-Granados (1996). Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe mexicano. *Polibotánica*, 3, 1-17.
- Faust, M. A. (1991). Morphology of ciguatera-causing *Prorocentrum lima* (Pyrrophyta) from widely differing sites. *Journal of Phycology*, 27, 642-648.
- Faust, M. A. (1995a). Benthic, toxic dinoflagellates: an overview, in: P. Lassus, G. Arzul, E. Erard-Le Denn, P. Gentien y C. Marcaillou-Le Baut (eds). *Harmful Marine Algal Blooms*. Lavoisier, Paris. pp. 847-854.
- Faust, M. A. (1990). Morphologic details of six benthic species of *Prorocentrum* (Pyrrophyta) from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including two new species. *Journal of Phycology*, 26, 548-558.
- Faust, M. A. (1993a). *Prorocentrum belizeanum*, *Prorocentrum elegans* and *Prorocentrum caribbaeum*, three new benthic species (Dinophyceae) from mangrove island Twin Cays, Belize. *Journal of Phycology*, 29, 100-107.
- Faust, M. A. (1993b). Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from a mangrove island Twin Cays, Belize. *Journal of Phycology*, 32, 410-418.

- Faust, M. A. (1994). Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Carrie Bow Cay, Belize: *P. sabulosum* sp. nov., *P. sculptile* sp. nov., and *P. arenarium* sp. nov. *Journal of Phycology*, 30, 755–763.
- Faust, M. A. (1995b). Observation of sand-dwelling toxic dinoflagellates (Dinophyceae) from widely differing sites, including two new species. *Journal of Phycology*, 31, 996–1003.
- Faust, M. A. (1997). Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae), from Belize: *P. norrisianum* sp. nov., *P. tropicalis* sp. nov. and *P. reticulatum* sp. nov. *Journal of Phycology*, 33, 851–858.
- Faust, M. A. (1999). Three new *Ostreopsis* species (Dinophyceae): *O. marinus* sp. nov., *O. belizeanus* sp. nov. and *O. caribbeanus* sp. nov. *Phycologia*, 38, 92-99.
- Faust, M. A. (2000). Dinoflagellate associations in a Coral-Reef Mangrove Ecosystem: Pelican and Associated Cays, Belize. *Natural History of the Pelican Cays, Belize*, 133-150.
- Faust, M. A. y E. Balech (1993). A further study of marine benthic dinoflagellates from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including *Plagiodinium belizeanum* gen et sp. nov. *Phycologia*, 37, 47-52.
- Ferrari, R., M. Gonzalez-Rivero, J. C. Ortiz, y P. J. Mumby (2012). Interaction of herbivory and seasonality on the dynamics of Caribbean macroalgae. *Coral Reefs*, 31(3), 683-692.
- Fukuyo, Y. (1981). Taxonomical study on benthic dinoflagellates collected in coral reefs. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 47, 967–978.
- Gómez, F. (2005). A list of dinoflagellates in the world's oceans. *Acta Botanica Croatica*, 64 (1), 129-212.
- Gómez, F., D. Moreira, y P. López-García (2011). Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica*, 21(3), 343-364.

- Grzebyk, D., B. Berland, B. A. Thomassin, C. Bosi, y A. Arnoux (1994). Ecology of ciguateric dinoflagellates in the coral reef complex of Mayotte Island (SW Indian Ocean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 178(1), 51-66.
- Hales, S., P. Weinstein y A. Woodward (1999). Ciguatera (fish poisoning), El Niño, and Pacific sea surface temperatures. *Ecosystem Health*, 5(1), 20-25.
- Hallegraeff, G. (1995). Harmful algal blooms: A global overview. *Manual on Harmful Marine Microalgae*, 1-22.
- Hernández-Becerril, D. U. y A. Almazán-Becerril (2004). Especies de dinoflagelados del género *Gambierdiscus* (Dinophyceae) en el Caribe Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 52(1), 77-87.
- Hughes, T. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large scale degradations of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547-1551.
- Kitamura, M., T. Koyama, Y. Nakano y D. Uemura (2007). Characterization of a natural inducer of coral larval metamorphosis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 340(1), 96-102.
- Knowlton, N. (1992). Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *American Zoologist*, 32, 674-682.
- Kofoed, C. A. (1909). On *Peridinium steinii* Jørgensen, with a note on nomenclature of the skeleton of Peridinidae. *Archiv für Protistenkunde*, 16, 25-47.
- Kofoed, C. A. (1911). On the skeletal morphology of *Gonyaulax catenata*. *University of California Publications in Zoology*, 8, 287-294.
- Lapointe, B. E. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms and coral reefs. *Limnology and Oceanography*, 44, 1586-1592.
- Lartigue, J., E. L. Jester, R. W. Dickey y T. A. Villareal (2009). Nitrogen source effects on the growth and toxicity of two strains of the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus*. *Harmful Algae*, 8(5), 781-791.

- Lewis, N. D. (1986). Disease and development: ciguatera fish poisoning. *Social Science & Medicine*, 23(10), 983-993.
- McManus, J. W. y J. F. Polsenberg (2004). Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*, 60(2), 263-279.
- Morton, S. L., y M. A. Faust (1997). Survey of toxic epiphytic dinoflagellates from the Belizean barrier reef ecosystem. *Bulletin of Marine Science*, 61(3), 899-906.
- Nakahara, H., T. Sakami, M. Chinain y Y. Ishida. (1996). The role of macroalgae in epiphytism of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). *Phycological Research*, 44(2), 113-117.
- Okolodkov, Y. B., F. D. C. M. Virgilio, J. A. A. Castillo, A. C. A. Trujillo, S. Espinosa-Matias y A. H. Silveira (2014). Seasonal changes in epiphytic dinoflagellate assemblages near the northern coast of the Yucatan Peninsula, Gulf of Mexico. *Acta Botánica Mexicana*, (107), 121-151.
- Okolodkov, Y., G. Campos-Bautista, I. Gárate-Lizárraga, J.A.G. González-González, M. Hoppenrath y V. Arenas (2007). Benthic and epiphytic dinoflagellates in the Gulf of Mexico. *Aquatic Microbial Ecology*, 47, 223–237.
- Petersen, D., M. Laterveer y H. Schuhmacher (2005). Innovative substrate tiles to spatially control larval settlement in coral culture. *Marine Biology*, 146 (5), 937-942.
- Roeder, K., K. Erler, S. Kibler, P. Tester, H. Van-The, L. Nguyen-Ngoc, G. Gerdts, y B. Luckas (2010). Characteristic profiles of ciguatera toxins in different strains of *Gambierdiscus* spp. *Toxicon*, 56, 731–738.
- Salazar-Vallejo, S., J. C. Zurita, N. E. González, F. Pérez-Castillo, y H. C. Gamboa (1993). Áreas costeras protegidas de Quintana Roo. Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO-CIQRO. Chetumal, Q.Roo, 687-708.
- Steidinger, K. A. y K. Tangen (1997). Dinofalgellates, in: Identifying marine phytoplankton, Tomas, C. R. (ed). Academic Press. San Diego, California. pp. 387-584.

- Tan, T. H., P. T. Lim, A. Mujahid, G. Usup y C. P. Leaw (2013). Benthic harmful dinoflagellate assemblages in a fringing reef of Sampadi Island, Sarawak, Malaysia. *Marine Research in Indonesia*, 38(2), 77-87.
- Taylor F. J. R. (1985). The taxonomy and relationship of red tide flagellates, in: Anderson, D. M., White, A. W. y Baden, D. G. (eds). *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, New York. pp. 11-26.
- Vila, M., E. Garcés y M. Masó (2001). Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecology*, 26(1), 51-60.
- Yasumoto, T., A. Inoue, O. Tadashi, K. Fujimoto, Y. Oshima, Y. Fukuyo, R. Adachi y R. Bagnis (1980). Environmental studies on a toxic dinoflagellate responsible for ciguatera. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 46, 1397–1404.
- Yasumoto, T., I. Nakajima, R. Bagnis, y R. Adachi. (1977). Finding of a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 43(102), 1-26.
- Yasumoto, T., N. Seino, Y. Murakami y M. Murata (1987). Toxins produced by benthic dinoflagellates. *The Biological Bulletin*, 172(1), 128-131.

## CAPÍTULO II. TAXONOMÍA DE DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS

### 2.1. INTRODUCCIÓN

A finales de 1970, con el descubrimiento de que una especie bentónica, nombrada *Gambierdiscus toxicus* era la responsable de la producción de toxinas que originaban la ciguatera (Yasumoto *et al.*, 1977), se iniciaron investigaciones sobre aspectos ecológicos, toxinológicos y taxonómicos de estos organismos. Desde entonces, los estudios sobre dinoflagelados bentónicos se han incrementado globalmente tanto por el número de especies tóxicas dentro del grupo (Yasumoto *et al.*, 1980; Fukuyo, 1981; Hallegraeff, 1991; Faust y Gullede, 2002; Parsons *et al.*, 2002); como por el hecho de que los eventos de envenenamiento son más recurrentes y la distribución de los organismos que las producen parece expandirse hacia latitudes subtropicales y templadas (Monti *et al.*, 2007; Shears y Ross, 2009; Scaldo *et al.*, 2012; Hoppenrath *et al.*, 2014). Además, la descripción de nuevas especies ofrece un panorama de mayor diversidad que la que podría pensarse en un inicio.

Los dinoflagelados poseen características únicas, son microorganismos eucariotas unicelulares de nado libre con un movimiento propulsado por dos flagelos, uno longitudinal y otro transversal. Poseen un el núcleo celular (llamado dinocarionte) con los cromosomas condensados permanentemente, cloroplastos, mitocondrias y aparato de Golgi (Spector *et al.*, 1981; Spector, 1984), así como un complejo de cuatro ó cinco membranas que rodean a la célula denominado anfiesma. Las especies fotosintéticas del grupo pueden poseer pigmentos específicos como peridinina, dinoxantina y gyroxantina diester. Los dinoflagelados se reproducen asexualmente, principalmente a través de la fisión binaria, pero algunas especies se reproducen sexualmente y forman quistes de reposo. Sus hábitos alimenticios pueden ser autotróficos (fotosíntesis), heterotróficos (osmotrofia o fagotrofia) o mixotróficos (células autótrofas que adquirir carbono de manera heterótrofa).

Los dinoflagelados presentan una amplia divergencia en su morfología y tamaño, por lo que éstas son características esenciales para la determinación de las especies, además de la ornamentación superficial (poros, areolas, espinas, etc.). Existen especies que presentan una teca (cubierta rígida constituida de placas de celulosa) y se les denomina tecados, mientras que las que no la presentan son más delicados y se designan como atecados o desnudos. Para la determinación taxonómica de la mayoría de los dinoflagelados tecados, son caracteres importantes el patrón de las placas y la forma de



las mismas. En general, se utiliza el sistema descrito por Kofoed (1909; 1911) modificado por Balech (1980) que se basa en la disposición de las series de placas sobre la superficie de la célula. Sin embargo, para la determinación de especies atecadas, es necesario analizar células vivas porque muchas de las características morfológicas pueden ser destruidas por la fijación (Steidinger y Tangen, 1997).

La taxonomía en los dinoflagelados bentónicos puede ser confusa y controversial, al igual que muchos otros grupos taxonómicos. Sin embargo, con el advenimiento de nuevas técnicas taxonómica basadas en el uso de caracteres moleculares ha habido una revolución en el campo de la sistemática que ha llevado a la reasignación de muchos taxa en algún otro género conocido o la creación de nuevas especies y/o nuevos géneros (Gómez *et al.*, 2011; Hoppenrath *et al.*, 2014). En algunos casos, es la falta de claridad en las primeras descripciones lo que suscita la confusión en la determinación de las especies. La alta diversidad del grupo y sus hábitos alimenticios, provocan también un debate en su clasificación, ya que son clasificados en diferentes categorías taxonómicas botánicas (como algas) o zoológicas (como protozoarios).

En el Caribe mexicano el conocimiento de los de dinoflagelados bentónicos es muy escaso, sólo se cuenta con tres trabajos, donde se tiene registro de 27 especies distribuidas en los géneros *Gambierdiscus*, *Coolia*, *Prorocentrum*, *Ostreopsis*, *Bysmatrum*, *Sinophysis*, *Amphidinium* y *Plagidinium* reportadas en Puerto Morelos, Bahía de la Ascensión, Majahual, Xcalak, Xel-Ha, Isla Mujeres, Yum Balam, Isla Contoy, Cozumel, Sian Ka'an y Banco Chinchorro (Cuadro 1). Una conclusión de dichos trabajos es que se está lejos de conocer la diversidad de este grupo en la zona de estudio y por ello este capítulo tiene como objetivo principal identificar al máximo nivel taxonómico mediante caracteres morfológicos los dinoflagelados bentónicos más importantes presentes en los dos sitios de estudio (Isla Contoy y Puerto Morelos).

Cuadro 1. Estudios realizados en el Caribe mexicano

Especies	Almazán-Becerril, 2000.	Hernández-Becerril y Almazán-Becerril, 2004.	Almazán-Becerril et al., 2015.
<i>Amphidinium cf. carterae</i> ,			√
<i>Bysmatrum caponii</i>			√
<i>Bysmatrum granulosum</i>			√
<i>Bysmatrum subsalsum</i>			√
<i>Coolia cf. tropicalis</i>			√
<i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i>			√
<i>Gambierdiscus belizeanus</i>	√	√	
<i>Gambierdiscus toxicus</i> +	√	√	
<i>Gambierdiscus yasumotoi</i>	√	√	
<i>Ostreopsis heptagona</i>			√
<i>Ostreopsis siamensis</i>			√
<i>Plagiodinium belizeanum</i>			√
<i>Prorocentrum arenarium</i>			√
<i>Prorocentrum belizeanum</i>	√		√
<i>Prorocentrum caribbaeum</i>	√		√
<i>Prorocentrum concavum</i>	√		√
<i>Prorocentrum emarginatum</i>	√		√
<i>Prorocentrum fukuyoi</i>			√
<i>Prorocentrum gracile</i> *	√		√
<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	√		√
<i>Prorocentrum lima</i>	√		√
<i>Prorocentrum maculosum</i>			√
<i>Prorocentrum mexicanum</i> +	√		
<i>Prorocentrum rathymum</i>			√
<i>Prorocentrum reutzlarianum</i>	√		
<i>Prorocentrum robustum</i>	√		
<i>Prorocentrum lebourae</i> ,*			√
<i>Sinophysis canaliculata</i>			√
<i>Sinophysis microcephalus</i>			√

\*Especies planctónicas, encontradas accidentalmente en las muestras

+Especies erróneamente identificadas

## 2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.2.1. IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

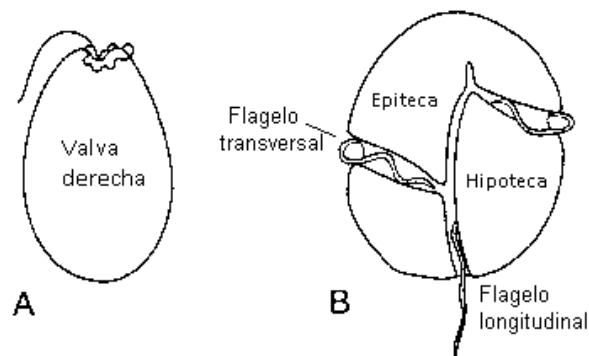
Para la identificación de los dinoflagelados bentónicos se analizaron numerosos especímenes montados en laminillas de vidrio bajo microscopía de luz, en distintos microscopios compuestos con campo claro, contraste de fases (CF) y contraste diferencial de interferencias (CDI). Los equipos utilizados fueron un microscopio invertido Carl Zeiss Modelo Axiovert 40 CFL y el microscopio Axio Imager A2. Se registran gráficamente con una cámara digital Canon PowerShot A650 IS G4 y la cámara del imager AxioCam ICc 1 y el software Axiovision (Carl Zeiss AG, Oberkochen, Alemania).

### 2.2.2. CARACTERES MORFOLÓGICOS ÚTILES PARA LA DETERMINACIÓN DE ESPECIES

#### 2.2.2.1. FORMA

La característica morfológica más común entre los dinoflagelados es la presencia de dos flagelos distintos (Steidinger y Tangen, 1997). De acuerdo al arreglo de los flagelos estos pueden dividirse en dos tipos:

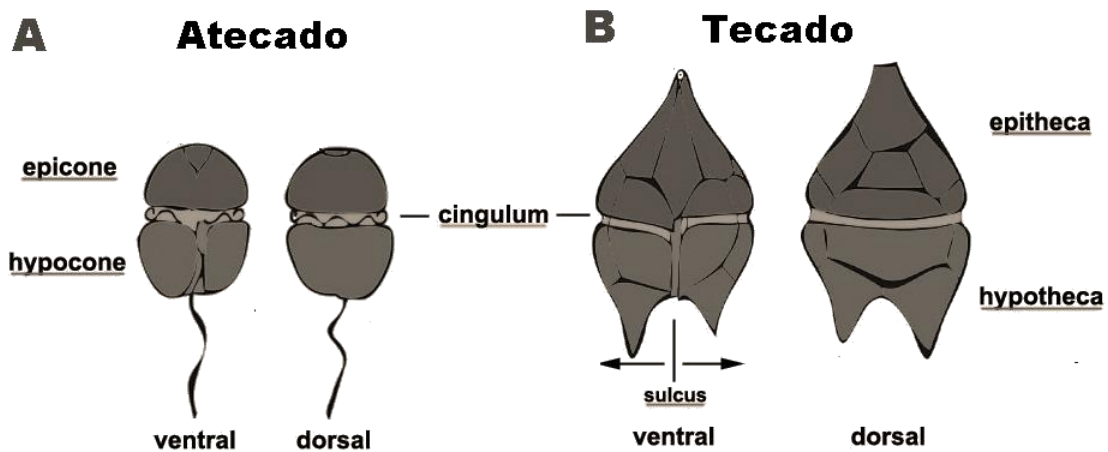
- *Desmocontes*, como en el género *Prorocentrum* donde los flagelos emergen de la parte anterior de la célula (Figura 4A)
- *Dinocontes*, como en el género *Peridinium* en donde uno de los flagelos forma un círculo lateral y se denomina flagelo transversal, mientras que el otro se extiende hacia abajo y se denomina flagelo longitudinal (Figura 4B).



**Figura 4.** División de los dinoflagelados de acuerdo al arreglo de los flagelos. A. Vista lateral de una célula tipo desmoconte (dos flagelos diferentes insertados apicalmente); B. Vista ventral de una célula tipo dinoconte (dos flagelos diferentes insertados ventralmente). Figura tomada de Steidinger y Tangen, 1997.

El flagelo transversal proporciona la mayor parte de la fuerza que propulsa a la célula e imparte a menudo un movimiento giratorio distintivo; el flagelo longitudinal funciona principalmente como timón, aunque también produce una cierta fuerza propulsora (Taylor, 1987).

Balech (1988) agrupó a los dinoflagelados en dos grandes grupos, los tecados y los desnudos o atecados. Los primeros tienen una célula encerrada en una teca (Figura 5A) formada por placas separables mientras que los segundos (Figura 5B) carecen de ella.



**Figura 5.** Clasificación de los dinoflagelados. A. Atecados o desnudos B. Tecados. Figura tomada de Hoppenrath y Saldarriaga, 2008.

El cuerpo celular de los dinoflagelados desnudos se divide en dos regiones: una superior llamada epicono y una inferior llamada hypocono, ambas separadas por el *cingulum* (o cíngulo) que corresponde a un surco transversal que rodea a toda la célula y que aloja al flagelo transversal en su porción ventral. En el hypocono, y en posición ventral, se encuentra el *sulcus*, el cual corresponde a un surco longitudinal que aloja al flagelo longitudinal. La cara por la que se puede ver el *sulcus* se llama ventral y la contraria dorsal (Llorente y Cereceda, 2001). En los organismos tecados, la estructura celular se basa también en dos regiones denominadas epitheca, la superior, e hypotheca la inferior. Las características del cíngulo y su ubicación varían entre las especies; de este modo, se pueden encontrar cuatro tipos (Figura 6): 1) Circular o nivelado, 2) Ascendente o cavozono, 3) Descendente o planozono y 4) Ascendente con entrecruzamiento.



**Figura 6.** Tipos de cíngulo. 1) Circular o nivelado. 2) Ascendente o cavozono. 3) Descendente. 4) Ascendente con entrecruzamiento. Figura tomada de Balech, 1974).

### 2.2.2.2. TABULACIÓN

Los dinoflagelados se clasifican normalmente según la forma de la célula y sus apéndices (membranas, aletas, espinas, etc.), la posición del cingulum y el número y disposición de las placas que conforman la teca. Las placas se unen entre sí por medio de engrosamientos simples que reciben el nombre de suturas y forman parte de la pared celular son consideradas como la característica taxonómica más importante, ya que su forma, número y posición, son propios de cada especie. La disposición de las placas conlleva a la necesidad de utilizar una tabulación (Figura 7). La que más se utiliza es la de Kofoid (1909), quien asigna la siguiente nomenclatura:

- Apicales: la serie apical comienza con la placa ventral (localizada en el plano sagital llamada primera apical (1')). Esta placa está en contacto con el cíngulo y el sulcus. Le siguen en sentido contrario a las manecillas del reloj, las placas 2', 3' y 4' apicales.
- Precingulares : se abrevian 1'', 2'', 3'' (en adelante)
- Intercalares anteriores: se denotan 1a, 2a, 3a.
- Postcingulares: se nombran 1''', 2''', 3''' (en adelante)
- Antapicales: se asignan 1'''', 2'''', 3'''', etcétera
- Intercalares posteriores: 1p, 2p, 3p

Las placas del cíngulo se simbolizan de la siguiente forma:

- C-1: es la placa de menor tamaño que se ubica a la izquierda de la apertura del sulcus
- C-2: placa de mayor tamaño que rodea completamente a la célula dorsalmente
- C-3: placa de tamaño medio ubicada a la derecha de la apertura del sulcus

Las placas del sulcus son las siguientes

- t: placa de transición, ubicada en la región superior del sulcus a la izquierda

- Sa: placa sulcal anterior, ubicada en la región superior del sulcus a la derecha
- Si: placa sulcal izquierda, ubicada en la región media del sulcus a la izquierda
- Sd: placa sulcal derecha, ubicada en la región media del sulcus a la derecha
- Sm: placa sulcal media, ubicada en la región media del sulcus entre la Si y Sd
- Sp: placa sulcal posterior, ubicada en la región inferior del sulcus.

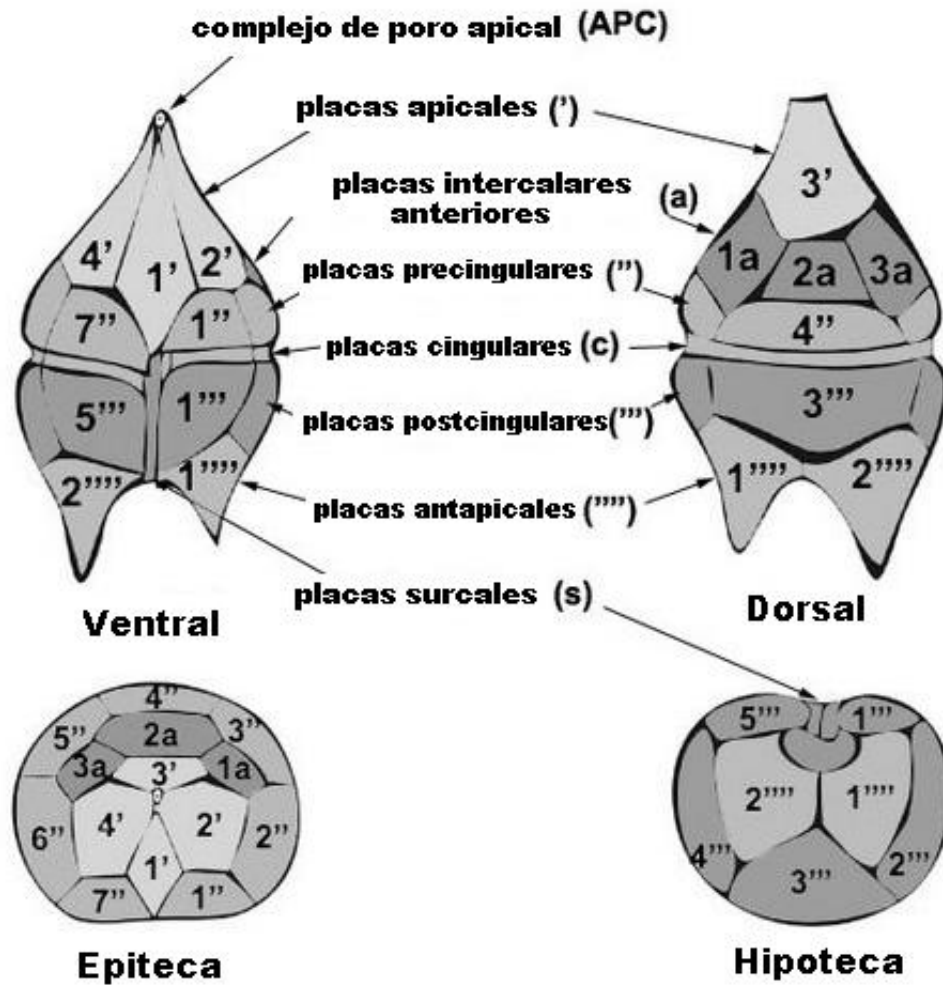


Figura 7. Sistema de tabulación Kofoid. Tomado de Hoppenrath y Saldarriaga, 2008.

### 2.3. RESULTADOS

El total de especies encontradas durante los muestreos realizados del mes de abril a noviembre del 2015 de las macroalgas *Amphiroa* y *Dictyota* colectadas aleatoriamente en los dos sitios de muestreo (Isla Contoy y Puerto Morelos) fue de 20 especies de dinoflagelados bentónicos distribuidas en seis géneros: *Amphidinium*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Sinophysis*, *Gambierdiscus* y *Coolia* (Cuadro 2). Para algunas especies es necesario continuar con un análisis más minucioso para la correcta identificación.

El género *Prorocentrum* fue el más diverso con ocho especies, mientras que del género *Ostreopsis* se distinguieron cinco especies, de las cuales *O. cf. marinus* y *O. heptagona* fueron identificadas y las mejor representadas en los sitios de estudio encontrándose presentes en todos los muestreos. El género *Gambierdiscus* sólo se determinó una especie, la cual se encontró en baja densidad en los conteos (<15 células). *Coolia* se observó una especie, su presencia fue importante para la zona de Isla Contoy. Para el género *Sinophysis* se observaron dos especies y del género *Amphidinium* se distinguieron tres especies, las cuales no fue posible determinarlas debido a la necesidad de la revisión de muestras vivas para su identificación. Cabe destacar que en este trabajo se registran por primera vez las especies *O. cf. marinus*, *P. elegans* y *Coolia cf. areolata* en esta zona.

**Cuadro 2.** Listado de especies encontradas en los sitios de Isla Contoy y Puerto Morelos.

<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Género Especie</b>
Dinophysiales Lindemann 1928	Dinophysiaceae Stein 1883	<i>Sinophysis</i> Nie et Wang 1944 <i>Sinophysis canaliculata</i> Quod, Ten-Hage, Turquet, Mascarell et Couté 1999 <i>Sinophysis microcephalus</i> Nie et Wang 1994
Gymnodiniales Lemmermann 1910	Gymnodiniaceae Lankester 1885	<i>Amphidinium</i> Claparède et Lachmann 1859 <i>Amphidinium</i> sp.1 <i>Amphidinium</i> sp.2 <i>Amphidinium</i> sp.3
Gonyaulacales Haeckel 1894	Goniodomaceae Lindemann 1928  Ostreopsidaceae Lindemann 1928	<i>Gambierdiscus</i> Adachi et Fukuyo 1979 <i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i> Litaker, Vandersea, Faust, Kibler, Holland et Tester 2009 <i>Coolia</i> Meunier 1919 <i>Coolia cf. areolata</i> Ten-Hage, Turquet, Quod et Couté 2000. <i>Ostreopsis</i> Schmidt 1901 <i>Ostreopsis cf. marinus</i> Faust 1999 <i>Ostreopsis heptagona</i> Norris, Bomber et Balech 1985 <i>Ostreopsis</i> sp.1 <i>Ostreopsis</i> sp.2 <i>Ostreopsis</i> sp.3
Prorocentrales Lemmermann 1910	Prorocentraceae Stein 1883	<i>Prorocentrum</i> Ehrenberg 1834 <i>Prorocentrum arenarium</i> Faust 1994 <i>Prorocentrum belizeanum</i> Faust 1993 <i>Prorocentrum elegans</i> Faust 1993 <i>Prorocentrum emarginatum</i> Fukuyo 1981 <i>Prorocentrum hoffmannianum</i> Faust 1990 <i>Prorocentrum lima</i> (Ehrenberg) Dodge 1975 <i>Prorocentrum rathymum</i> Loeblich, Shirley et Schmidt 1979 <i>Prorocentrum</i> sp.1



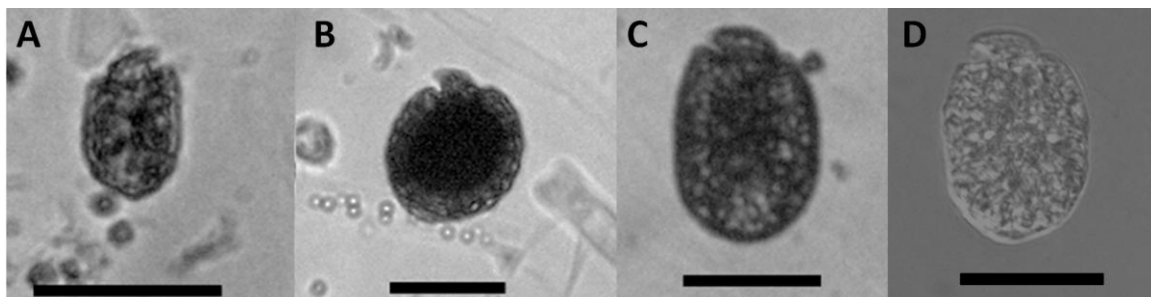
### 2.3.1. *Amphidinium*

El género *Amphidinium* fue erigido por Claparède y Lachmann en 1859 para designar a una especie de dinoflagelado (*A. operculatum*) descubierta en las cercanías de Bergen, Noruega. En la descripción original mencionan que la talla del epicono se encuentra “reducida al estado de una placa delgada, comparable a un opérculo” (Claparède y Lachmann 1859). Sin embargo, hoy sabemos que los dinoflagelados del género *Amphidinium* carecen de placas de celulosa en la superficie de la célula y por tanto se consideran desnudos.

Las especies de este género poseen como característica común un cíngulo localizado en la región anterior de la célula, por lo que el epicono tiene un tamaño menor o abarca una menor proporción con respecto a la longitud total de la célula (Escobar-Morales y Hernández-Becerril, 2015). Una de las características principales de los miembros de este género es el epicono reducido, pero de morfología variable que va de la irregular, triangular o de forma “tallo” (Larsen, 2002; Jørgensen *et al.*, 2004), se encuentran sobre todo en hábitats de agua salada o salobre, y muchas de ellas son bentónicas.

Por otra parte, es bien sabido que tanto *A. carterae* como *A. operculatum* pueden producir compuestos hemolíticos y ambas especies podrían estar implicadas en el síndrome de la ciguatera (Tindall y Morton, 1998).

En este trabajo se distinguieron 3 especies, diferenciándolas principalmente por la forma de la célula y el tamaño (Figura 8, Cuadro 3); sin embargo, para la apropiada identificación se necesitarán células vivas para analizar la inserción de los flagelos y la forma real de las células sin las deformaciones que producen los fijadores.



**Figura 8.** Especies de *Amphidinium*: vistas generales del cuerpo de las células. A. *Amphidinium* sp.1. B. *Amphidinium* sp.2. C-D. *Amphidinium* sp.3. Escala: 20  $\mu$ m.

**Cuadro 3.** Especies distinguidas del género de *Amphidinium*.

<b>Especie</b>	<b>Descripción</b>
<i>Amphidinium</i> sp.1	Longitud: 14.4 $\mu\text{m}$ ( $\pm 3.39$ ), ancho: 8.4 $\mu\text{m}$ ( $\pm 1.69$ ), n=3. Célula muy pequeña, con forma oval, el antiápice en punta.
<i>Amphidinium</i> sp.2	Longitud: 24 $\mu\text{m}$ ( $\pm 3.39$ ), ancho: 18 $\mu\text{m}$ ( $\pm 1.69$ ), n=3. Célula con forma redonda.
<i>Amphidinium</i> sp.3	Longitud 32.5 $\mu\text{m}$ ( $\pm 2.6$ ), ancho 21.65 $\mu\text{m}$ ( $\pm 6.54$ ), n=4. Célula oval, epicono muy cercano al hipocono.

### 2.3.2. *Coolia*

El género *Coolia* fue descrito inicialmente por Meunier (1919) con la especie tipo *C. monotis*, basado en especímenes colectados de Nieuport, Bélgica. Posteriormente, esta especie fue registrada y descrita por otros investigadores durante varias décadas en un amplio rango de regiones geográficas y una alta variedad de hábitats (Leaw *et al.*, 2010).

Las especies del género *Coolia* se distinguen por la arquitectura de las placas y por la ornamentación de la teca; son de talla pequeña, ligeramente comprimidas antero-posteriormente y de forma ovalada. Habitan en un gradiente latitudinal muy amplio y a menudo coexisten con otros dinoflagelados epibentónicos tóxicos como *Gambierdiscus* y *Ostreopsis*, cuya asociación podrían contribuir con el síndrome de la ciguatera en algunas áreas donde este padecimiento es endémico (Tindall y Morton, 1998).

La especie *C. tropicalis* está considerada como potencialmente tóxica, debido a que produce cooliatoxinas, que son análogos neurotóxicos de las yesotoxinas (Nakajima *et al.*, 1981; Holmes *et al.*, 1995).

#### ***Coolia* cf. *areolata* Ten-Hage, Turquet, Quod et Coute 2000**

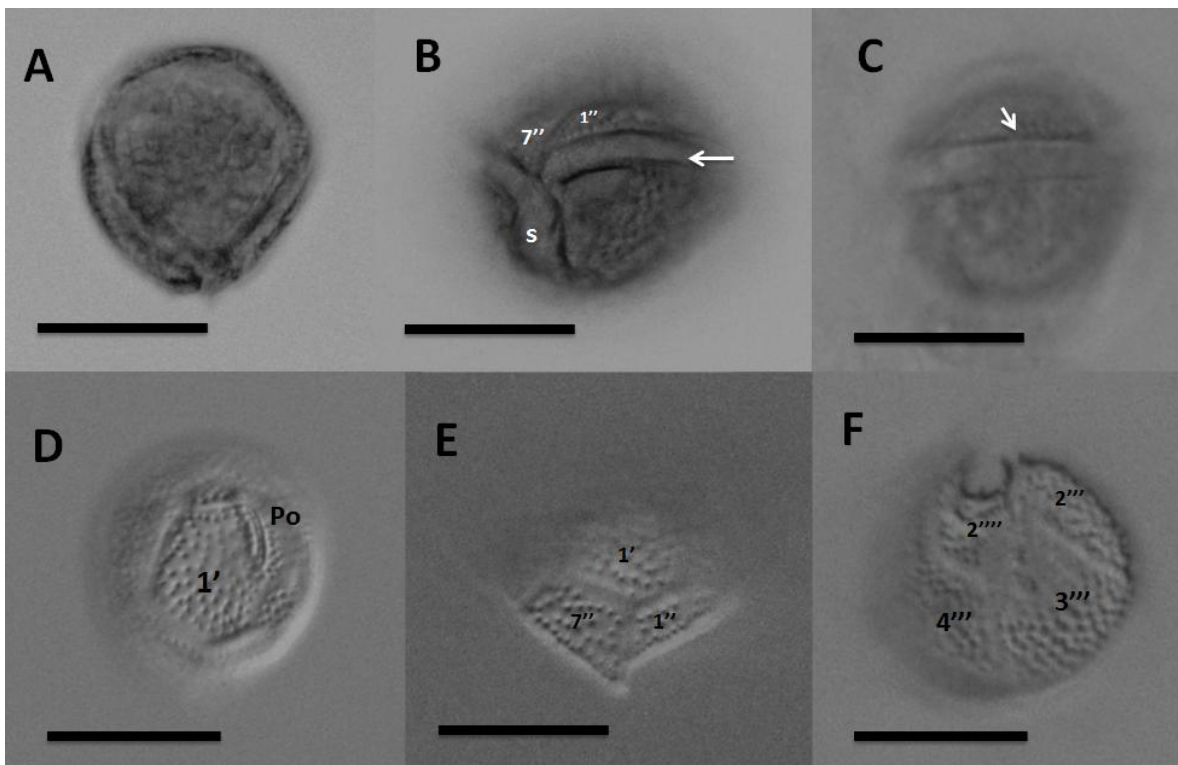
**Referencias:** Ten-Hage *et al.*, 2000a: p. 377-382, figs. 2-20.

**Descripción:** Células redondas, circulares ligeramente comprimidas antero-posteriormente en vista apical (Figura 9A-C). La teca tiene una ornamentación areolada y las placas se encuentran redondeadas con un borde liso (Figura D-F). La epiteca y hipoteca son casi del mismo tamaño. Serie tecal: Po, 3', 7'', 6C, 6S?, 5''' y 2'''''. La placa 1' es hexagonal y la más grande de la epiteca, se encuentra en posición central en vista apical (Figura 9D). La placa 1'' de forma cuadrangular es una de las más pequeñas y la 7''

es alargada; la unión de ambas crea una terminación en forma de punta (Figura 9E). Las placas postcingulares 3''' y 4''' son grandes y casi iguales, mientras que la 2''' es más pequeña. La placa antapical 2'''' hexagonal, pequeña y está situada en la prolongación del surco (Figura 9F). El cíngulo es descendente, profundo y ancho (Figura 9B-C). El surco es profundo y ampliamente abierto en vista ventral (Figura 9B).

**Dimensiones:** Longitud  $29.24 \pm 6.77 \mu\text{m}$ , ancho  $28.81 \pm 6.77 \mu\text{m}$ ,  $n=12$ .

**Distribución:** la especie se ha encontrado en muestras de sedimento en la Bahía La Possession (Isla Reunión, Francia) y en Isla de Mayotte, Madagascar (Ten-Hage *et al.*, 2000a).



**Figura 9.** *Coolia cf. areolata*. A. Vista apical de la célula. B. Vista ventral de la célula, se observa el cíngulo descendente donde se encuentran la placa 1'' y 7'' y el surco (s) ampliamente abierto. C. Vista dorsal de la célula, cíngulo amplio aprox.  $4.79 \mu\text{m}$  (flecha blanca). D. Vista apical, la placa 1' hexagonal y poro (Po). E. Placas precingulares 1'' y 7'' intersección recta formado como un punta. Bordes lisos que delinean las placas y la superficie de la teca es areolada. F. Vista antapical, placas 3''' y 4''' son las más grandes y casi del mismo tamaño y la placa 2'''' es pequeña situada cerca de surco. Escala=  $20 \mu\text{m}$ .

### 2.3.3. *Gambierdiscus*

Este género se estableció con *G. toxicus* descrito por Adachi y Fukuyo (1979), en muestras de las Islas Gambier en la Polinesia Francesa, el descubrimiento de esta especie tuvo especial importancia ya que se pudo determinar como el agente causante de la ciguatera (Yasumoto *et al.*, 1977).

A partir de estos trabajos, Yasumoto *et al.* (1979, 1980) realizaron estudios sobre la toxicidad de algunos dinoflagelados bentónicos asociados a los arrecifes de coral, así como de algunas variables del entorno físico de este hábitat bajo la hipótesis que suponía que la generación de las toxinas por el organismo tenía como origen cambios en uno o varios factores ambientales. El primer registro de *Gambierdiscus* que se hizo para la zona del Caribe fue el de Bomber *et al.* (1985).

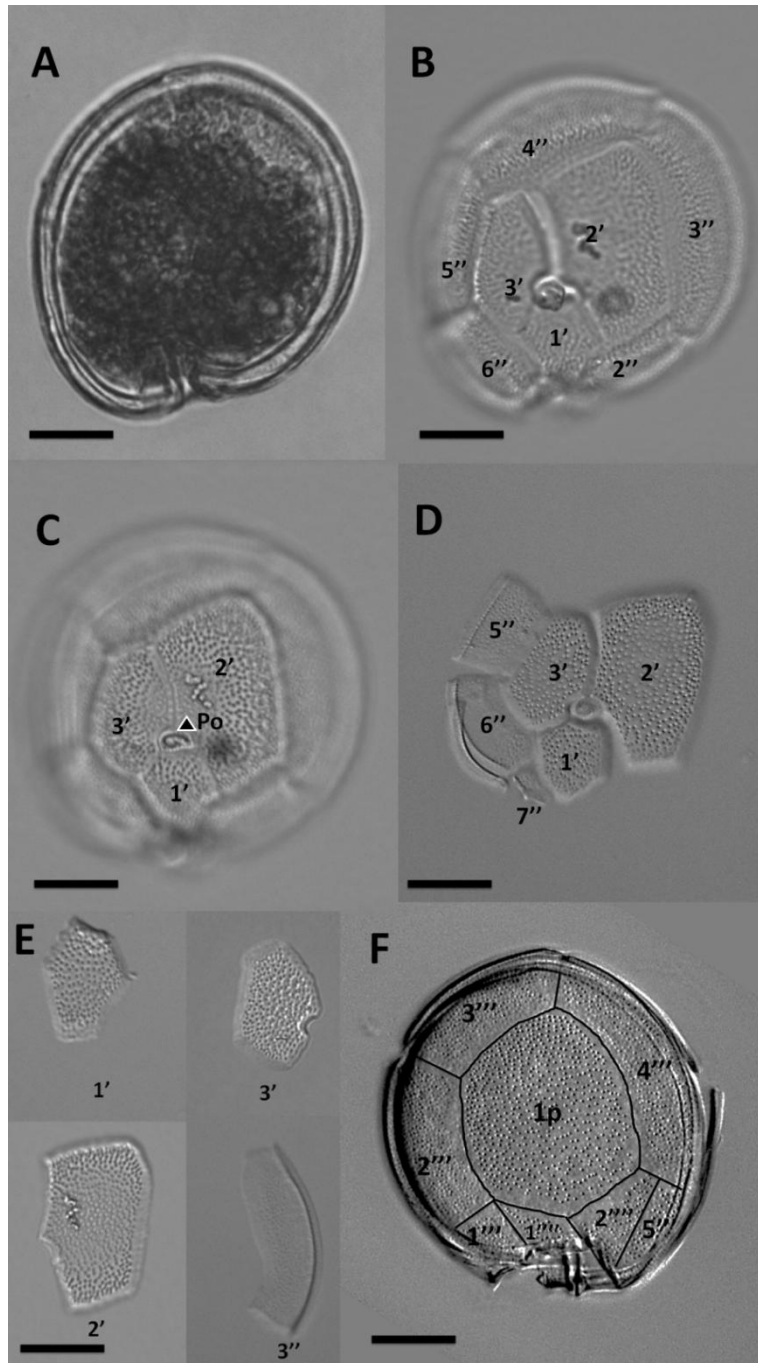
#### ***Gambierdiscus cf. carolinianus* Litaker, Vandersea, Faust, Kibler, Holland et Tester 2009.**

**Referencias:** Litaker *et al.*, 2009: p. 361-362, figs. 25-31; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p. 9-10, figs. 45, 46, 50, 51.

**Descripción:** Células lenticulares, ligeramente alargadas en vista apical (Figura 10A). Tecas redondeadas con un borde liso y con numerosos poros (Figura 10F). Serie tecal: Po, 3', 7'', 6C, 6S, 5''', 1p y 2'''''. La 2' es la placa apical más grande, larga y en forma de hacha (Figura 10B-E). La placa 1' hexagonal y la placa 3' pentagonal son aproximadamente del mismo tamaño, pequeñas en comparación a la placa 2' (Figura 10C-E). Las placas precingulares son de formas cuadrangulares varían de tamaño, 3'' y 4'' son las más grandes (Figura 10B), 2'', 5'' y 6'' son intermedias y 1'' y 7'' son las más pequeñas (Figura 10D). La placa del poro apical tiene forma de lágrima con una apertura grande en forma de anzuelo (Figura C). La placa 1p es la más grande de la hipoteca, es ancha y de forma pentagonal. Las placas 1'''' y 5'''' postcingulares son las más pequeñas, la 3'''' es de tamaño medio y 2'''' y 4'''' son las más grandes (Figura 10F).

**Dimensiones:** Longitud  $70.40 \pm 8.34 \mu\text{m}$ , ancho  $75.5 \pm 8.69 \mu\text{m}$ , n=5.

**Distribución:** Asociado a macroalgas en los sistemas de arrecifes de aguas profundas de Carolina del Norte, Puerto Rico (Litaker *et al.*, 2009) y Caribe mexicano (Almazán-Becerril *et al.*, 2015).



**Figura 10.** *Gambierdiscus cf. carolinianus*. A. Célula entera lenticular, ligeramente alargada. B. Patrón tabular de la epiteca. C. La placa Po (flecha negra) con la forma característica de anzuelo. D. Placas apicales y placas precingulares 5'', 6'' y 7''. E. Placas: 1' hexagonal, 2' en forma de hacha, 3' pentagonal y 3'' cuadrangular. F. Patrón tabular de la hipoteca con las suturas remarcadas. Escala= 20  $\mu\text{m}$ .

### 2.3.4. *Ostreopsis*

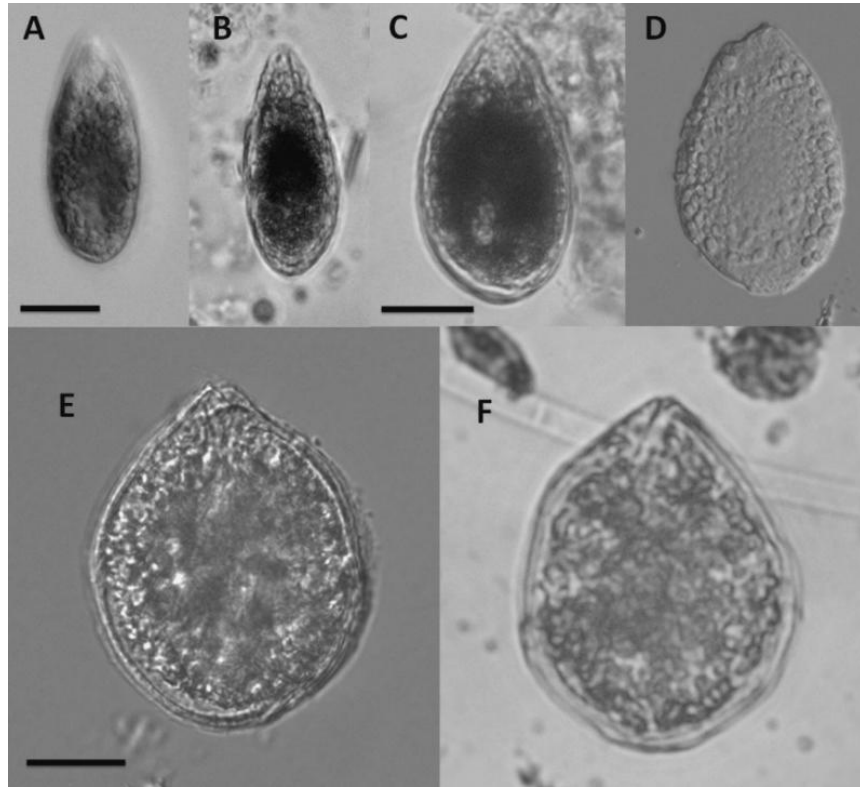
El género fue formado por Schmidt (1902) con *Ostreopsis siamensis* como especie tipo, de muestras del Golfo de Tailandia. Las especies de *Ostreopsis* están distribuidas por todo el mundo en climas tropicales y subtropicales ya que son miembros importantes de sistemas arrecifales y lagunas costeras (Nakajima *et al.*, 1981; Quod, 1994) y están implicados en la producción de las toxinas responsables de la CFP (Nakajima *et al.*, 1981; Faust y Morton, 1995).

La mayoría de las especies de *Ostreopsis* tienen preferencia a vivir en asociaciones epifitas con algas pardas y rojas (Fukuyo 1981; Carlson, 1984, Bomber *et al.*, 1985; Ballantine *et al.*, 1988; Holmes *et al.*, 1988; Quod 1994), y sobre las rocas y restos de coral que quedan expuestas entre mareas (Norris *et al.*, 1985). También se pueden encontrar en los espacios intersticiales de los fondos arenosos y nadando libremente en la columna de agua, como es el caso de *O. labens* (Faust y Morton, 1995).

En este trabajo se distinguieron cinco especies del género. Se describen las dos más importantes para este estudio; las otras tres especies se identificaron principalmente por su tamaño (Cuadro 4, Figura 11), sin embargo no fue relevante su presencia en los conteos.

**Cuadro 4.** Tamaño de las especies del género *Ostreopsis*.

Especie	Medidas
<i>Ostreopsis</i> sp.1	Longitud: 58.54 $\mu\text{m}$ ( $\pm 6.25$ ), ancho: 26.76 $\mu\text{m}$ ( $\pm 3.21$ ), n=10.
<i>Ostreopsis</i> sp.2	Longitud: 69.22 $\mu\text{m}$ ( $\pm 8.30$ ), ancho: 18 $\mu\text{m}$ ( $\pm 4.54$ ), n=7.
<i>Ostreopsis</i> sp.3	Longitud 77.52 $\mu\text{m}$ ( $\pm 6.61$ ), ancho 61.04 $\mu\text{m}$ ( $\pm 5.91$ ), n=7.



**Figura 11.** Especies del género *Ostreopsis*. A-B. *Ostreopsis* sp.1. C-D. *Ostreopsis* sp.2. E-F. *Ostreopsis* sp.3. Escala= 20  $\mu$ m.

***Ostreopsis cf. marinus* Faust 1999**

**Referencias:** Faust, 1999: p. 94, 98, figs. 1-5, 17(2); Carnicer *et al.*, 2015: p.110, figs. 3-9.

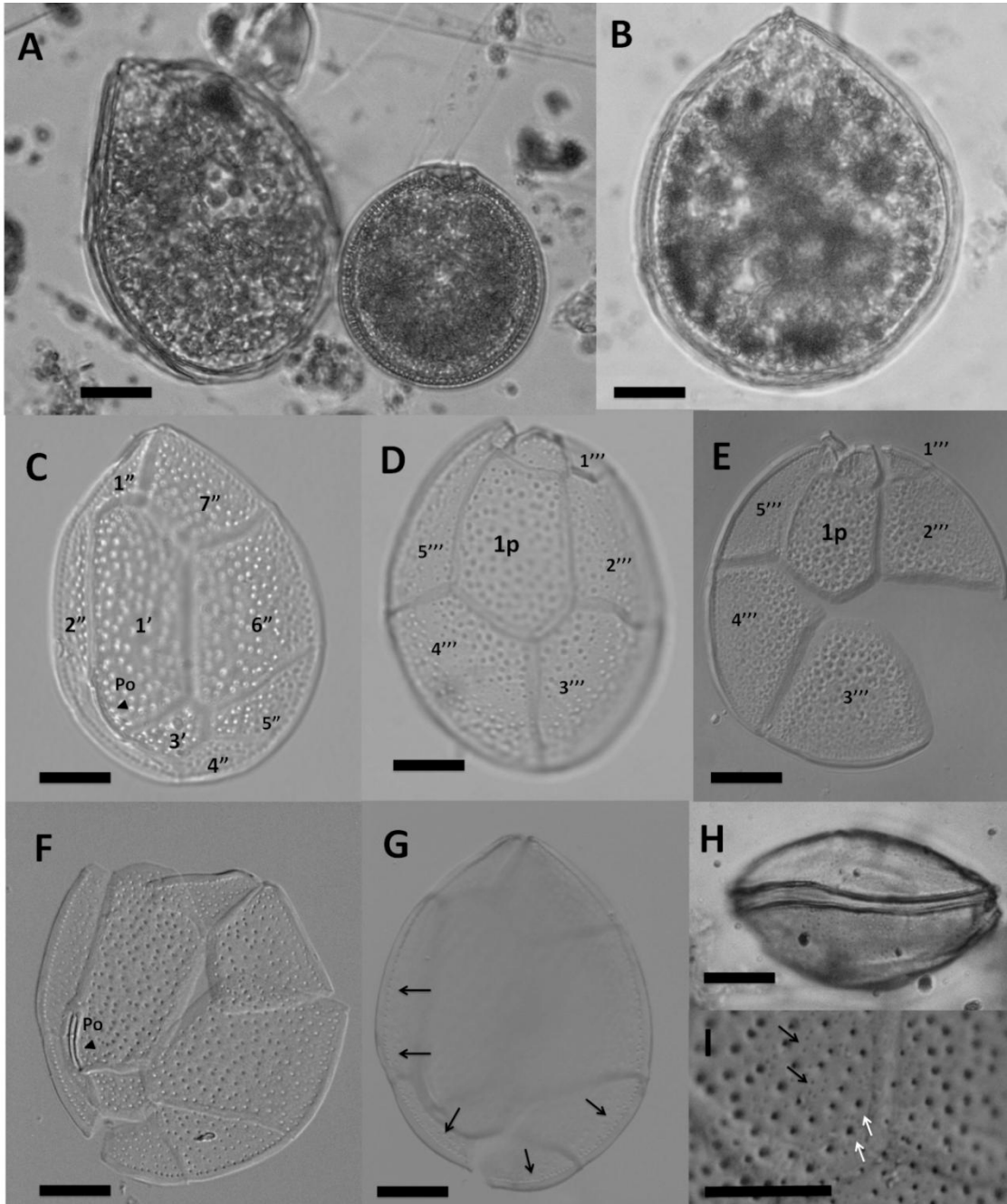
**Descripción:** Célula biconvexa, grande y ovalada, no se observa el pirenóide (Figura 12A B,H). La superficie de la teca es lisa, pero está cubierta por poros (grandes y pequeños), los poros más grandes son redondos uniformemente distribuidos, iguales en tamaño y en un patrón regular mientras que los pequeños se distribuyen en los espacios sobrantes de la teca (Figura 12F,I). La banda intercalar es lisa, alrededor de ella se encuentran poros marginales (Figura 12G). El cingulo tiene un grosor irregular (Figura 12H). La epiteca e hipoteca son aproximadamente del mismo tamaño (Figura 12C,D). La serie tecal es: Po, 3', 7'', 6c, 6s, Vp, Rp, 5''', 1p, 2'''. La epiteca tiene 10 placas. La placa Po está situado en la placa 2', es curvada y estrecha (Figura 12C,F). La 1' es larga y estrecha, y pentagonal, se encuentra en contacto con las placas Po, 2', 3', 1'', 2'' 6'' y 7''. La placa 3' está centrada dorsalmente es irregular y pentagonal. Las placas 1'', 3'', 4'', 5'' y 7'' son cuadrangulares; 2'' y 3'' son oblongas y estrechas y la placa 6'' es pentagonal y la más grande (Figura

12C). Las placas son delineadas por bordes lisos (Figura 12F). La hipoteca se compone de ocho placas. La placa postcingular 1<sup>'''</sup> es la más pequeña de la serie postcingular, mientras que las placas 2<sup>'''</sup>, 3<sup>'''</sup> y 4<sup>'''</sup> son las más grandes y representan 2/3 de la superficie total de la hipoteca. Las placas 5<sup>'''</sup> y 1p son alargadas dorsoventralmente (Figura 12D-E).

**Dimensiones:** Longitud  $107.56 \pm 4.93 \mu\text{m}$ , ancho  $89.45 \pm 5.85 \mu\text{m}$ , n=15.

**Distribución:** Se ha observado en la columna de agua y en la superficie de la arena en Belice. En restos de coral en la Isla de Mayotte y asociada a *Dictyota* sp. en Arrecife Laurel, Belice (Faust, 1999) y en Isla Reunión, Francia (Carnicer *et al.*, 2015).





**Figura 12.** *Ostreopsis cf. marinus*. A. Célula entera grande comparada por su tamaño con *Prorocentrum belizeanum*. B. Célula entera de forma ovalada. C. Patrón tabular de la epiteca. D-E. Patrón tabular de la hipoteca. F. La placa Po (flecha negra), se observa la separación de las placas por bandas y los numerosos poros. G. La banda intercalaria lisa con presencia de poros marginales (flechas negras). H. Vista dorsal. I. Poros grandes señalados con las flechas blancas y los poros pequeños señalados por las flechas negras. Escala= 20  $\mu\text{m}$ .

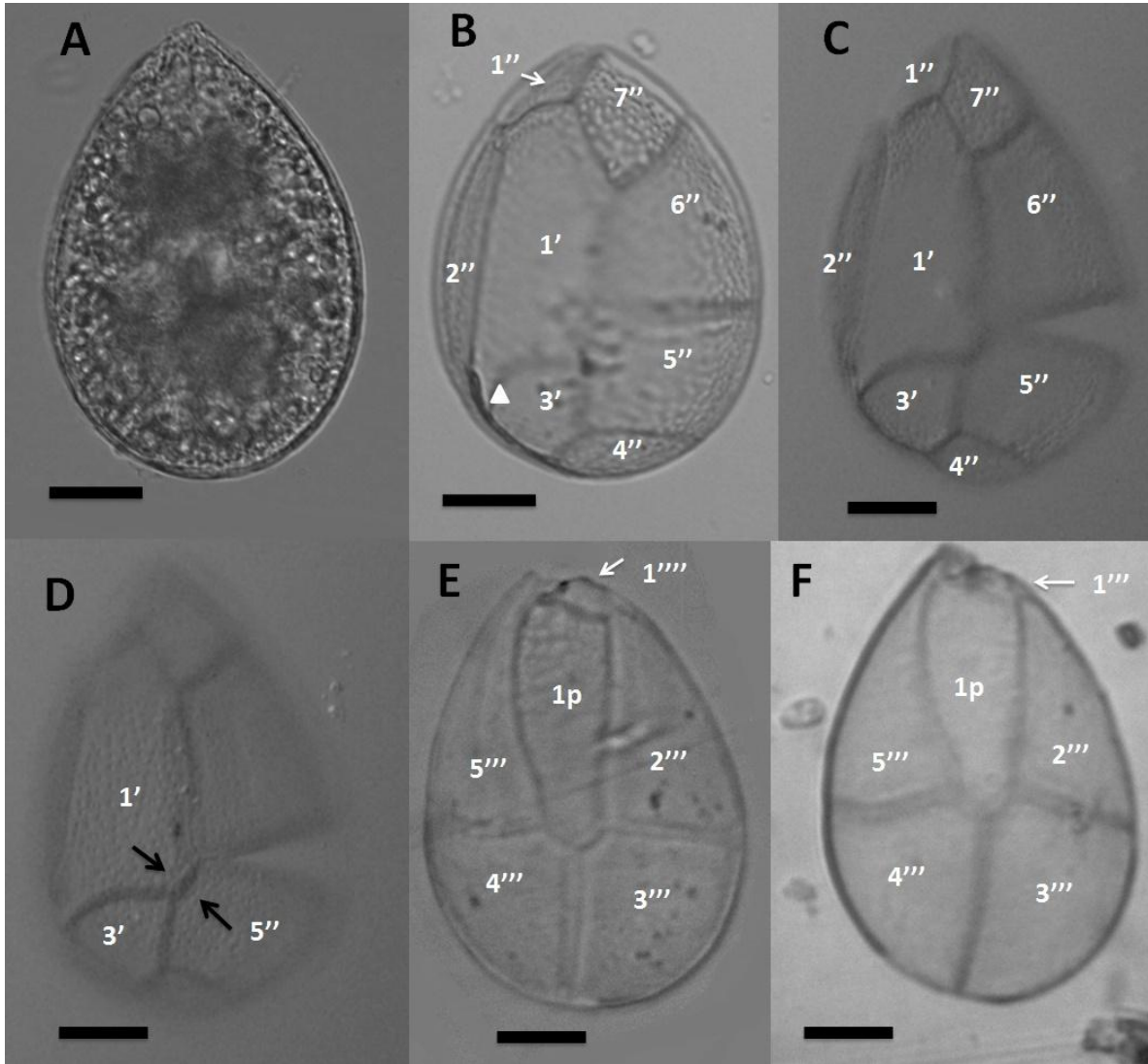
### ***Ostreopsis heptagona* Norris, Bomber et Balech 1985**

**Referencias:** Norris, Bomber y Balech, 1985: pl. 31, figs. 1-6; Faust *et al.*, 1996: p. 1059, figs. 24-30; Steidinger y Tangen, 1997: p. 515, pl. 5; Faust y Gullledge, 2002: p.127, pl. 31, figs. 1-6; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p. 122-124, figs. 32-35,41-42, 52.

**Descripción:** Células comprimidas antero-posteriormente, generalmente ovaladas en vista apical (Figura 13A). La epiteca y la hipoteca son aproximadamente del mismo tamaño. La serie tabular es: Po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2'''''. La epiteca contiene 11 placas. La placa de poro apical (Po) es estrecha y curvada, tiene forma de hendidura (Figura 13B). La placa 1', es la placa distintiva de esta especie, es grande e irregular heptagonal (Figura 13B-D). La placa 5'' es más ancha en la parte media de la célula y toca la placa 1' lo que constituye la característica que le da identidad a esta especie. (Figura 13D). La hipoteca tiene ocho placas. La placa intercalar posterior (1p) es larga y estrecha (Figura 13E-F).

**Dimensiones:** Longitud  $97.57 \pm 3.19 \mu\text{m}$ , ancho  $65.52 \pm 8.42 \mu\text{m}$ , n=10.

**Distribución:** Especie epífitas de macroalgas en el Mar Caribe, Belice (Morton y Faust, 1997) en el arrecife de Veracruz, México (Okolodkov *et al.*, 2007), en el Caribe Mexicano (Almazán-Becerril *et al.*, 2015) y plancton en Florida (Steidinger y Tangen, 1997).



**Figura 13.** *Ostreopsis heptagona*. A. Célula entera generalmente ovalada. B-D. Patrón tabular de la epitheca donde se muestra el contacto entre las placas 5'' y 1'. E-F. Patrón tabular de la hipoteca. Escala = 20  $\mu$ M.

### **2.3.5. *Prorocentrum***

El género *Prorocentrum* fue establecido por Ehrenberg en 1834 siendo la especie tipo *P. micans*. Faust (1990, 1993a, 1993b y 1994) realizó grandes aportaciones sobre el conocimiento taxonómico de especies de *Prorocentrum* de hábitos bentónicos o epífitos asociados a arrecifes coralinos y manglares en el Caribe beliceño. Con esta nueva información sobre la morfología de las especies bénticas, propuso como caracteres taxonómicos importantes los siguientes: la estructura del área periflagelar, el tipo de ornamentación y la arquitectura de la banda intercalar, como también la característica forma y talla de la célula.

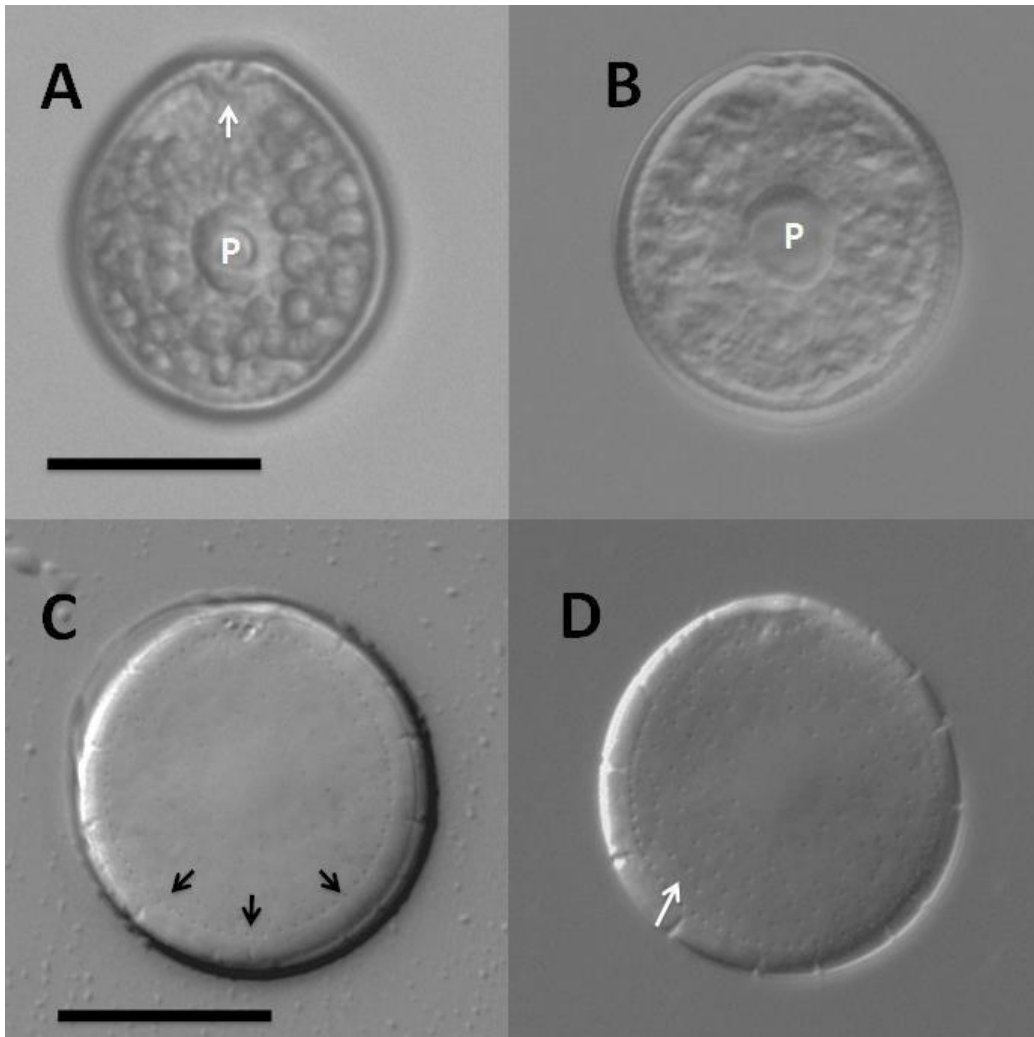
#### ***Prorocentrum arenarium* Faust 1994**

**Referencias:** Faust, 1994: p. 759-761, figs. 14-21, Grzebyk *et al.*, 1998: p. 1059, figs. 1-3; Ten-Hage *et al.*, 2000b: 1043-1054, figs. 1A-B; Faust y Gullledge, 2002: p. 133; pl. 37, figs.1-6; Mohammad-Noor *et al.*, 2007: p. 633, figs. 2a-j, 13a-b; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p. 120, figs.14-15.

**Descripción:** Células redondas a ovaladas en vista valvar, se observa el pirenoide en el centro (Figura 14A-B). La superficie de la teca es lisa, adornada con poros excepto en el centro (Figura 14D). La banda intercalar es lisa con presencia de poros marginales (Figura 14C). La valva derecha tiene una excavación en forma de V donde se encuentra el área periflagelar (Figura 14A).

**Dimensiones:** Longitud  $38.65 \pm 2.96 \mu\text{m}$ , ancho  $33.82 \pm 4.45 \mu\text{m}$ , n=10.

**Distribución:** Asociados a la arena, coral, macroalgas y pastos marinos en el Belice (Faust, 1994), en sur-oeste del Océano Índico (Ten-Hage *et al.*, 2000b; Grzebyk *et al.*, 1998), Malasia (Mohammad-Noor *et al.*, 2007) y Caribe Mexicano (Almazán-Becerril *et al.*, 2015).



**Figura 14.** *Prorocentrum arenarium*. A-B. Células redondas a ovaladas en vista valvar, con una depresión en forma de V en la valva derecha (flecha blanca) y presencia del pirenoide (P). C. Banda intercalar lisa con poros marginales (aprox. 73). D. Superficie de la teca lisa con presencia de poros excepto en el centro (flecha blanca). Escala= 20  $\mu\text{m}$ .

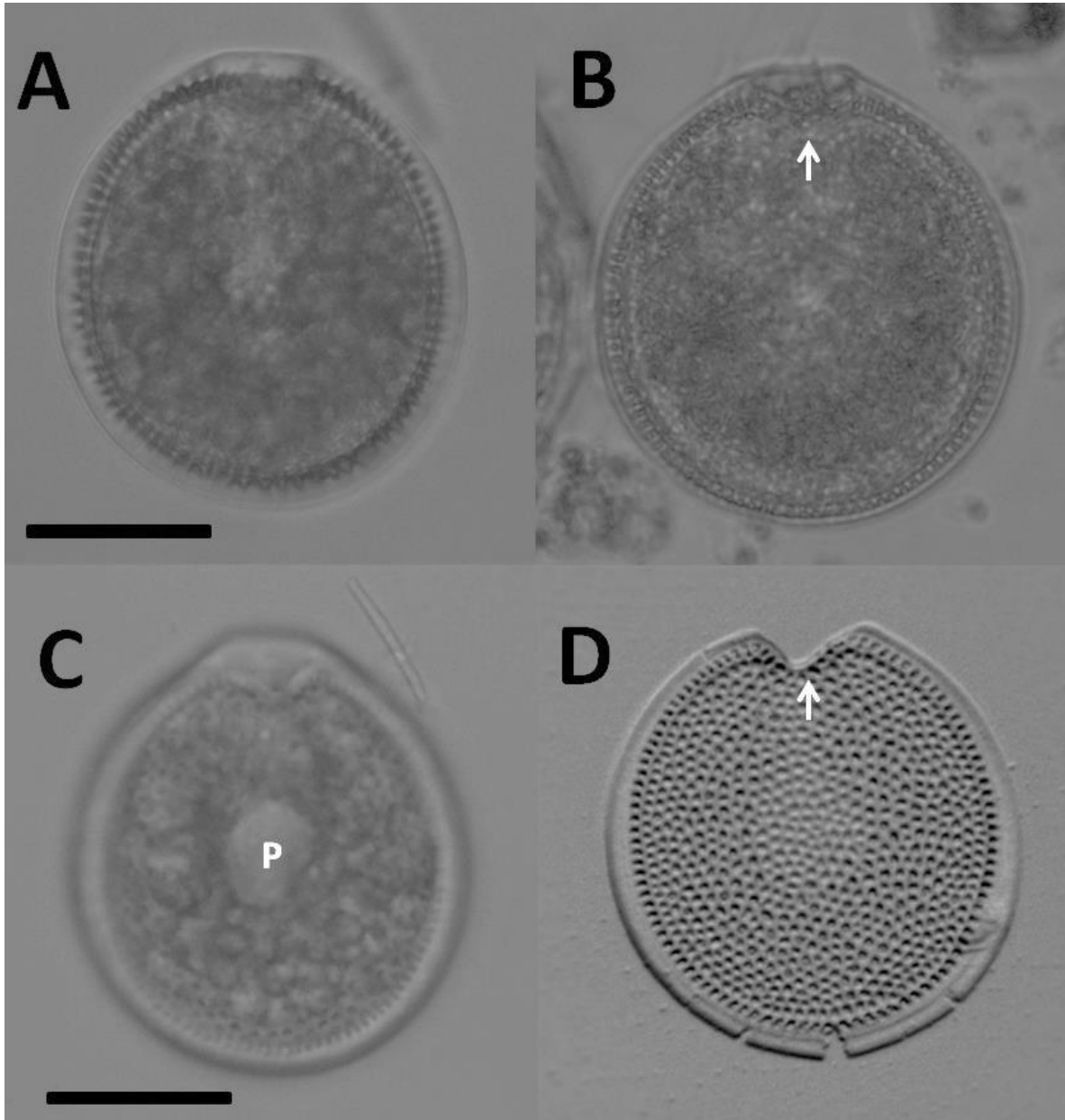
***Prorocentrum belizeanum* Faust 1993**

**Referencias:** Faust, 1993a: p. 101, figs. 1-10; Faust y Gullledge, 2002: p. 135, pl. 39, figs. 1-9; Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006: p. 84; Faust, *et al.*, 2008: p.237, figs. 3a-g.

**Descripción:** Células redondas a ligeramente ovals en vista valvar, se observa el pirenoide en el centro (Figura 15A-C). La valva derecha tiene una excavación en forma de V donde se encuentra el área periflagelar (Figura 15D). La valva izquierda presenta un prominente collar ápical curvado en forma de labio (Figura 15A). La banda intercalar es gruesa y lisa (Figura 15D). La superficie valvar es reticular-foveada (Figura 15D).

**Dimensiones:** Longitud  $57.29 \pm 4.00 \mu\text{m}$ , ancho  $49.04 \pm 3.65 \mu\text{m}$ , n=6.

**Distribución:** En Belice se reportó sobre detritus (Faust, 1993a; Steidinger y Tangen, 1997), al Oeste de la Bahía de Baja California Sur (Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006) y en el Caribe Mexicano como epifitas en macroalgas (Almazán-Becerril *et al.*, 2015).



**Figura 15.** *Prorocentrum belizeanum*. A. Célula circular en vista valvar izquierda. B. Vista valvar derecha. C. Valva derecha con presencia del pirenoide (P). D. La superficie ornamentada reticulada-foveada y área periflagelar en forma de V (flecha blanca). Escala= 20  $\mu\text{m}$ .

***Prorocentrum elegans* Faust 1993**

**Referencia:** Faust, 1993a: figs. 11-12.

**Descripción:** Células pequeñas ovales, con lados casi rectos (Figura 16A-B) y presencia de pirenoide (Figura 16C). El área periflagelar tiene forma triangular (Figura 16C).

**Dimensiones:** Longitud  $21.70 \pm 0.73 \mu\text{m}$ , ancho  $17.60 \pm 1.38 \mu\text{m}$ , n=3.

**Distribución:** Sobre raíces de mangle, detritus, sedimento y plancton, reportada en Belice (Faust, 1993a).



**Figura 16.** *Prorocentrum elegans*. A-C. Tres vistas de la valva derecha. C. Pirenoide en el centro de la célula (P), área periflagelar señalada por una flecha negra. Escala=  $10 \mu\text{M}$ .

***Prorocentrum emarginatum* Fukuyo 1981**

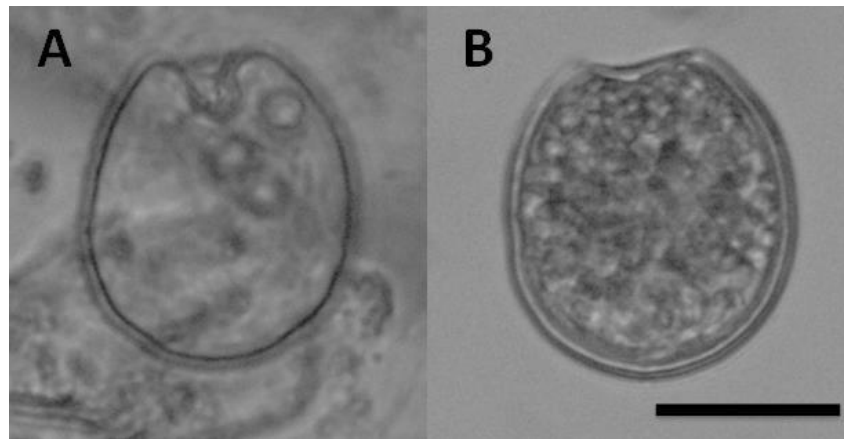
**Referencia:** Fukuyo, 1981: p. 968, figs. 8-12, 48; Faust, 1990: p. 549, figs. 1-4, 29; Mohammad-Noor *et al.*, 2007: p. 639-640, figs. 4a-j, 15a-b; Aligizaki *et al.*, 2009: p.304, fig.3A-F; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p. 119, figs. 8-9, 57.

**Descripción:** Células semi-redondas. La valva derecha tiene una excavación amplia y profunda que se angosta en dirección antero-posterior (Figura 17A). La valva izquierda muestra un amplio surco en la región anterior (Figura 17B).

**Dimensiones:** Longitud  $32.67 \pm 3.67 \mu\text{m}$ , ancho  $27.9 \pm 1.53 \mu\text{m}$ , n=7



**Distribución:** En Japón (Fukuyo, 1981), Belice (Faust, 1990), Malasia (Mohammad-Noor *et al.*, 2007), Kuwait (Al-Yamani y Saburova, 2010) y en los estados de Baja California Sur y Oaxaca en el Pacífico Mexicano (Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006; Herrera-Galindo, 2002).



**Figura 17.** *Prorocentrum emarginatum*. A. Células redondas, vista de la valva derecha con profundamente excavada en forma de V. B. Valva izquierda. Escala = 20  $\mu\text{M}$ .

#### ***Prorocentrum hoffmannianum* Faust 1990**

**Referencia:** Faust, 1990: figs. 13-14; Faust y Gullledge, 2002: p.138, pl. 42, figs. 1-6; Almazán-Becerril, *et al.*, 2015: p.119, figs. 4-5.

**Descripción:** Las células son ovoides, ligeramente piriformes, más amplias en la región media, estrechándose ligeramente en la parte anterior (Figura 18A). En la valva derecha se observa el área periflagelar la cual se ubica dentro de una muesca anterior de forma triangular (Figura 18C); la valva izquierda muestra un collar apical curvado y achatado rodeando (Figura 18B). La banda intercalar es suave y aparece como una cresta ensanchada alrededor de la célula (Figura 18C). La superficie valvar es reticulada-foveada (Figura 18C).

**Dimensiones:** Longitud 53.26  $\mu\text{m}$  ( $\pm 3.13$ ), ancho 43.30  $\mu\text{m}$  ( $\pm 3.10$ ), n=12

**Distribución:** Asociada con detritus flotando en regiones tropicales costeras del Mar Caribe (Faust, 1990). Asociada a macroalgas y pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*) de la Barrera arrecifal en Isla Mujeres, Isla Contoy, Tulum, Puerto Morelos, Akumal, Sian Ka'an, Majahual, Xcalak, Holbox y Cozumel (Almazán-Becerril, *et al.*, 2015).

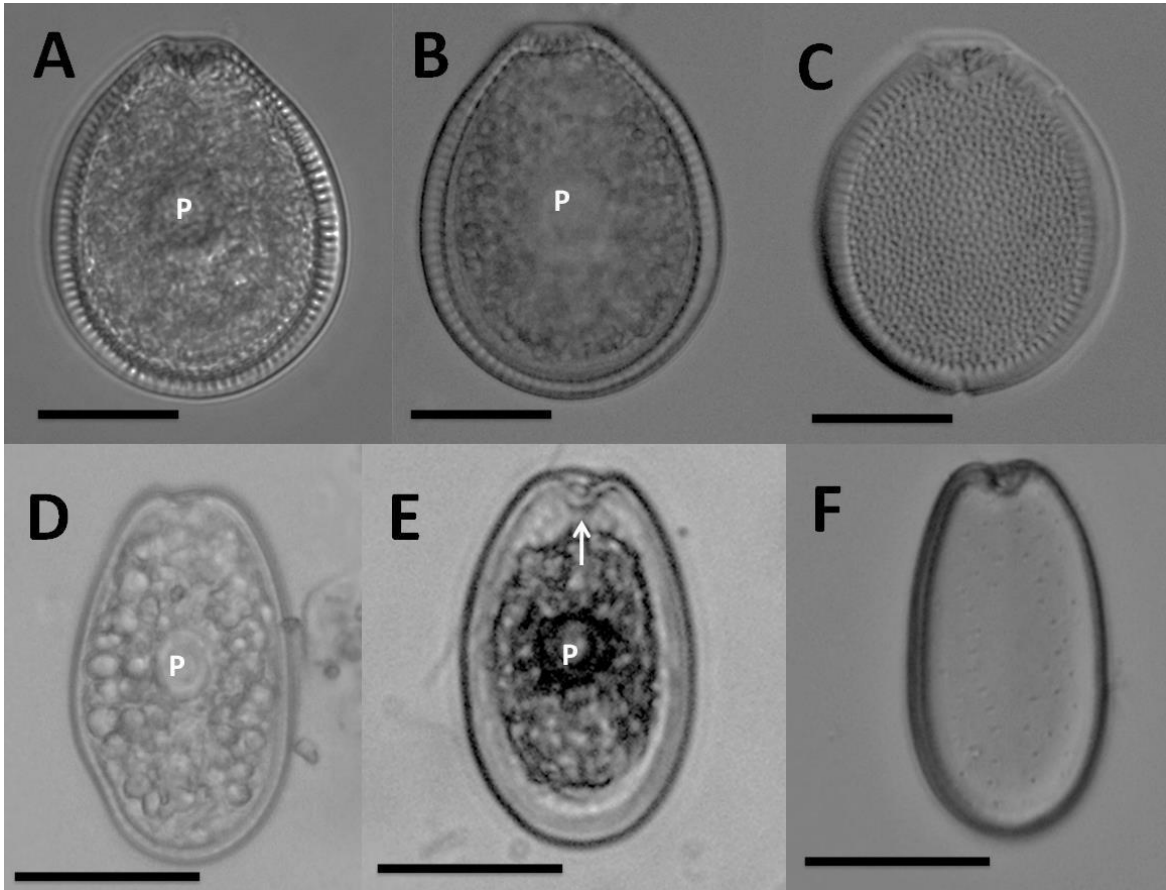
***Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge 1975**

**Referencia:** Dodge, 1975: p. 109, fig. 1e-f, pl. 1 c-d; Fukuyo, 1981: p. 967, figs. 1-4, 46; Steidinger y Tangen, 1997: p. 424, pl 8; Almazán-Becerril, 2000: p. 27, figs. 48-52; Faust y Gullledge, 2002: p. 60-61, pl. 43 figs. 1-7; Mohammad-Noor *et al.*, 2007: p. 644, figs. 8a-j, 19a-b.

**Descripción:** Células oblongas a ovals, ensanchadas en la región media y estrechas en la parte apical (Figura 18D). La valva derecha en el área periflagelar muestra una pequeña depresión en forma de V (Figura 18E). La superficie valvar es lisa con poros dispersos con excepción del centro de la valva (Figura 18F).

**Dimensiones:** Longitud  $42.5 \pm 4.02 \mu\text{m}$ , ancho  $23.80 \pm 2.59 \mu\text{m}$ , n=12.

**Distribución:** Observada en arena, macroalgas, arrecife de coral, detritus y columna de agua; en Japón (Fukuyo, 1981), Kuwait (Al-Yamani y Saburova, 2010), Malasia (Mohammad-Noor, *et al.*, 2007), Belice (Faust, 1991), Pacífico y Caribe Mexicano (Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006; Almazán-Becerril, 2000) y Veracruz (Okolodkov *et al.*, 2007).



**Figura 18.** *Prorocentrum hoffmannianum* A-C, *Prorocentrum lima* D-F. A-B. Célula piriforme mostrando la posición típica del pirenoide (P). C. Vista de la valva derecha reticulada-foveada y presencia de una banda intercalar lisa y robusta. D. Célula ligeramente deforme a un costado, presencia de pirenoide en la región central (P). E. Área periflagelar reducida. F. La superficie de la célula es lisa pero presenta poros pequeños distribuidos en la superficie de la teca, excepto en el centro de las tecas. Escala= 20  $\mu$ M.

### ***Prorocentrum rathymum* Loeblich, Shirley et Schmidt 1979**

**Referencias:** Cortés-Altamirano y Sierra-Beltrán, 2003: p. 222,224, figs.1o-q, 3; Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006: p. 89; Rodríguez-Palacio, 2006: p.102, L.3, figs. a-f; Aligizaki *et al.*, 2009: p.307, fig.7A-H; Caillaud *et al.*, 2010: p.634, fig.1; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p.119, figs. 6, 7,19.

**Descripción:** Célula con forma ovalada a oblonga, no se observa el pirenoide (Figura 19A-B). Tiene una pequeña espina ubicada a un lado del área periflagelar (Figura 19B).

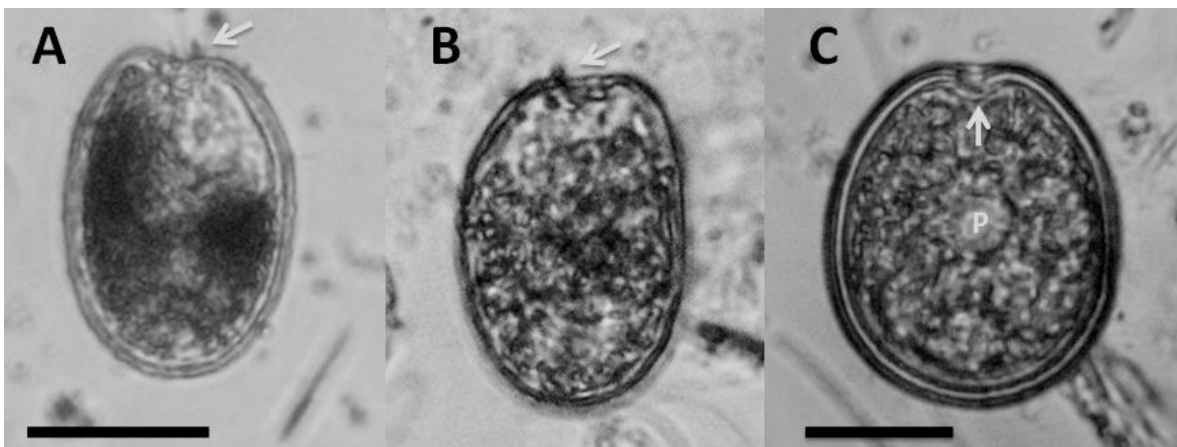
**Dimensiones:** Longitud 34.8  $\mu\text{m}$  ( $\pm 1.38$ ), ancho 25.2  $\mu\text{m}$  ( $\pm 4.15$ ), n=4

**Distribución:** Asociado con detritos flotantes (macroalgas). Localizado en Bahía de Mazatlán (Cortés-Altamirano y Sierra-Beltrán, 2003), en muestras obtenida durante una marea roja en la Paz, México se han identificado previamente como *P. mexicanum* por Gárate-Lizárraga y Martínez-López (1997) y también se menciona como tal por Hernández-Becerril *et al.* (2000) en la costa del Pacífico mexicano. Asociado a macroalgas y a sedimentos en la costa norte del Egeo (Grecia) (Aligizaki *et al.*, 2009) y en el Caribe mexicano (Almazán-Becerril *et al.*, 2015)

### ***Prorocentrum* sp.1**

**Descripción:** Célula circular ligeramente comprimida en la parte anterior con un borde alrededor, se observa el pirenoide. Tiene una depresión angosta en la valva derecha (Figura 19C).

**Dimensiones:** Longitud 48.8  $\mu\text{m}$  ( $\pm 3.39$ ), ancho 41.57  $\mu\text{m}$  ( $\pm 3.78$ ), n=9.



**Figura 19.** *Prorocentrum rathymum*. A-B Célula ovalada, presencia de una espina (flecha blanca). *Prorocentrum* sp.1. C. Célula circular con una depresión angosta (flecha blanca) y se observa el pirenoide (P). Escala=20  $\mu\text{M}$ .

### 2.3.6. *Sinophysis*

El género *Sinophysis* fue establecido por Nie y Wang en 1944, *S. microcephalus* fue designada como la especie tipo. Ha sido reportado para hábitats planctónicos y bentónicos (Nie y Wang, 1944; Campbell, 1973; Hernández-Becerril, 1988; Hansen y Larse, 1992, Almazán-Becerril *et al.*, 2015). Las especies del género *Sinophysis* tienen preferencia a vivir en asociación con detritus (Faust, 1993), arena (Hoppenrat, 2000; Chomérat y Nézan, 2009), sedimentos, fragmentos de coral y epifitas de macroalgas (Quod *et al.*, 1999, Mohammad-Noor *et al.*, 2007). Todas las especies son heterotróficas y carecen de cloroplasto.

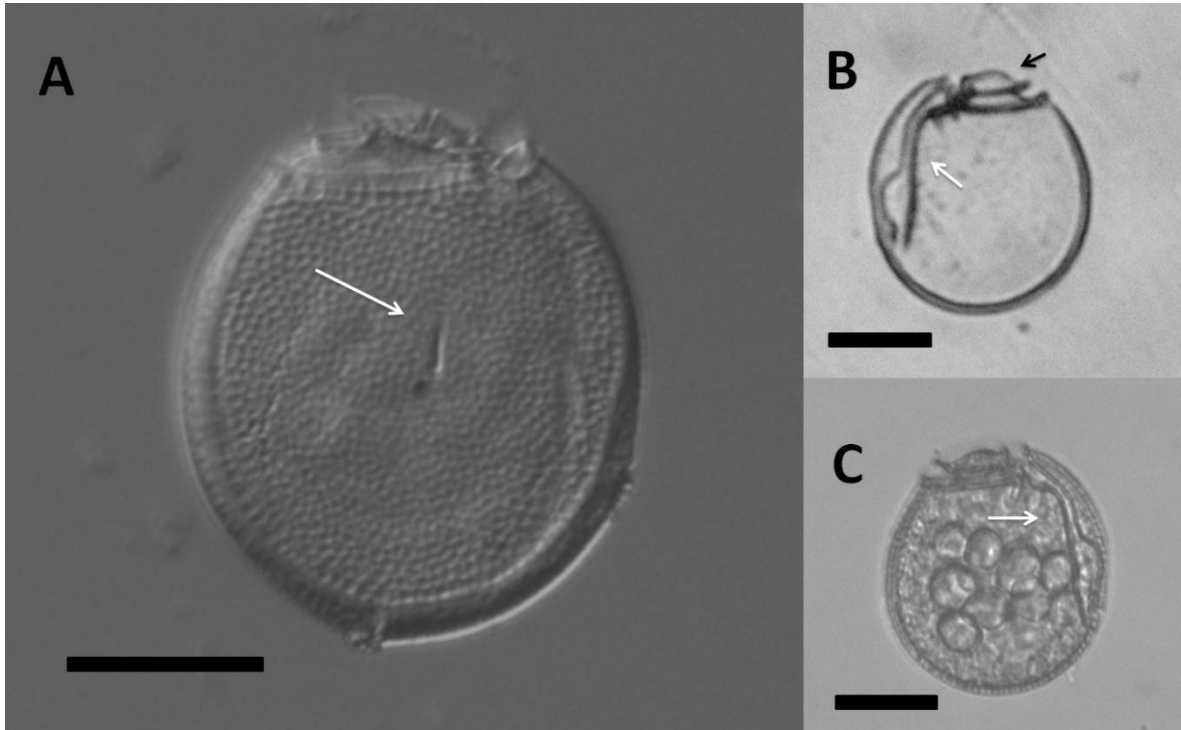
#### ***Sinophysis canaliculata* Quod, Ten-Hage, Turquet, Mascarell et Couté, 1999**

**Referencia:** Quod *et al.*, 1999: p. 88-90, figs. 1-16; Hoppenrath, 2000: p. 161, fig. 43; Mohammad-Noor *et al.*, 2007: p. 660, figs. 24A-K; Aligizaki y Nikolaidis, 2008: p. 80, fig. 3A-D; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p.121, fig. 31.

**Descripción:** Las células son redondas a ligeramente con forma ovoide (Figura 20C). La superficie de la teca es aerolada y perforada por poros (Figura 20A). La epiteca es pequeña (Figura 20B). Un sulcus estrecho y largo se sitúa en la parte lateral derecha (Figura 20B-C). Se caracteriza por tener un corte alargado y estrecho situado en la placa lateral izquierda (Figura 20A).

**Dimensiones:** Longitud  $47.62 \pm 2.96 \mu\text{m}$ , ancho  $41.14 \pm 2.58 \mu\text{m}$ , n=13

**Distribución:** Sedimentos, macroalgas, arrecifes de coral en St. Leu, parte suroeste del Océano Indico (Quod *et al.*, 1999), asociada a macroalgas (*Sargassum* sp. y *Padina* sp.) al este de Malasia (Mohammad-Noor *et al.*, 2007), en Oaxaca, en el Pacífico Mexicano (Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006), en la Isla Creta del Mar Mediterráneo asociada a macroalgas (*Padina pavonica*, *Corallina elongata*, *Jania* sp. y *Cystoseira* sp.) y en el Caribe Mexicano (Puerto Morelos) epifitas en macroalgas (Almazán-Becerril *et al.*, 2015).



**Figura 20.** *Sinophysis canaliculata*. A. Valva izquierda señalando la depresión alargada sobre el cuerpo de la teca que le da el nombre a la especie (flecha blanca). B-C. Valva derecha de la célula en microscopía de luz. Célula semicircular, con sulcus amplio (flechas blancas) y epiteca pequeña (flecha negra). Escala = 20  $\mu$ M.

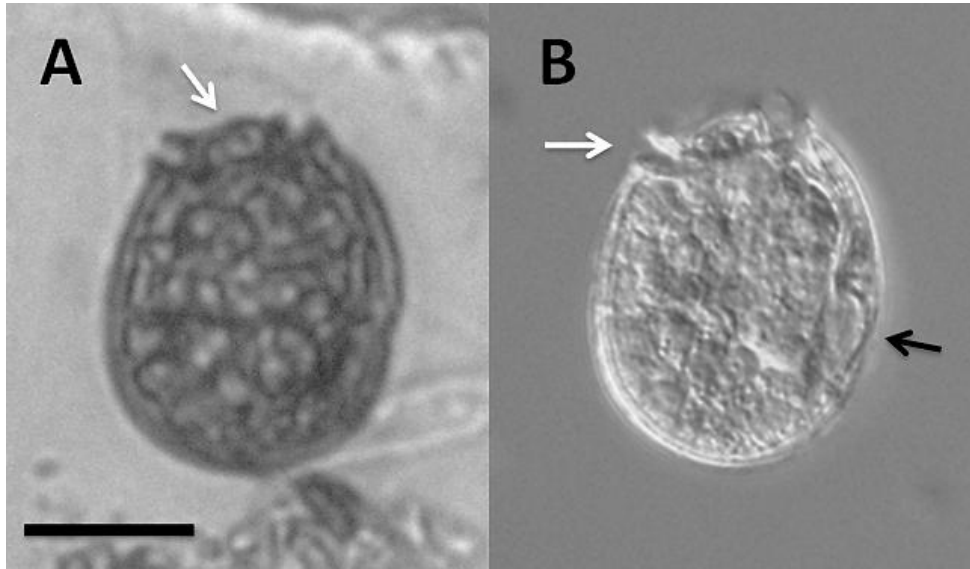
### ***Sinophysis microcephalus* Nie et Wang 1944**

**Referencia:** Faust, 1993c: p. 356-361, figs. 1-11; Mohammad-Noor *et al.*, 2007: p. 660-662, figs. 25a-h; Al-Yamani y Saburova, 2010: p. 50, pl. 11; Almazán-Becerril *et al.*, 2015: p.121, figs. 29,30.

**Descripción:** Células alargadas en vista lateral (Figura 21A). La epiteca es pequeña. El sulcus estrecho y largo, se sitúa en la parte lateral derecha, es casi tan largo como la hipoteca y tiene una amplia abertura en el extremo posterior (Figura 21B).

**Dimensiones:** Longitud  $40.65 \pm 0.43 \mu\text{m}$ , ancho  $34.1 \pm 2.65 \mu\text{m}$ , n=13

**Distribución:** Plancton, detritus, macroalgas, pastos marinos y corales muertos, al sur del Mar de China (Nie y Wang, 1944), Belice (Faust, 1993c), Malasia (Mohammad-Noor *et al.*, 2007), Kuwait (Al-Yamani y Saburova, 2010) y en el Caribe Mexicano (Almazán-Becerril *et al.*, 2015).



**Figura 21.** *Sinophysis microcephalus*. A-B. Vista lateral derecha de la célula, epitoca pequeña (flechas blancas) y región inferior del sulcus es amplia (flecha negra). Escala= 20  $\mu$ M.

## 2.2. DISCUSIÓN

En este trabajo se registraron 20 especies distribuidas en 6 géneros: *Amphidinium*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Sinophysis*, *Gambierdiscus* y *Coolia*. La riqueza de dinoflagelados bentónicos presente en este estudio se asemeja a la reportada en esta región por Almazán-Becerril *et al.*, 2015, donde se identificaron 24 especies de dinoflagelados distribuidos en los géneros *Amphidinium*, *Bysmatrum*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Plagiodinium*, y *Sinophysis*, siendo *Prorocentrum* el género más diverso para esta zona. Estos géneros también han sido registrados en otras áreas del Caribe como Belice (Morton y Faust, 1997). En el arrecife de Belice se reportaron especies de los géneros *Gambierdiscus*, *Prorocentrum* y *Ostreopsis* mientras que en el Noroeste de Cuba aparte de los géneros anteriores mencionados se reportó la presencia del género *Coolia* (Delgado *et al.*, 2006). En la costa norte de la Península de Yucatán (Okolodkov *et al.*, 2014) reportaron 20 especies mientras en Veracruz se registraron 17 (Okolodkov *et al.*, 2007). En estos sitios se tiene presencia de los géneros ya citados pero también reportaron géneros como *Cabra*, *Peridinium*, *Protoperidinium* y *Durinskia*, que no se detectaron en este trabajo. En diferentes estudios realizados en otros lugares del mundo la diversidad es semejante: en Malasia se reportado 24 especies distribuidas en los géneros *Prorocentrum*, *Sinophysis*, *Gambierdiscus*, *Coolia*, *Ostreopsis*, *Amphidinium*, *Pileidinium*, *Bysmatrum* y *Peridinium*, (Mohammad-Noor *et al.*, 2007); mientras que en Hawái se reportaron 26 especies (Parsons y Preskitt, 2007) y en el Mar Mediterráneo se ha reportado especies de los géneros *Ostreopsis*, *Coolia* y *Prorocentrum* (Vila *et al.*, 2001).

La principal causa de esta diversidad de especies sea aparentemente un poco menor se podría deber al enfoque del estudio, el cual fue dirigido únicamente a macroalgas. Es importante mencionar que la forma de vida epifita es sólo una fracción del hábitat bentónico, y que las nuevas especies y géneros se han encontrado en los espacios intersticiales de sustratos de arena (Murray y Patterson, 2002; Tamura y Horigucki, 2005). De igual manera este trabajo está dirigido a dos géneros de macroalgas (*Dictyota* y *Amphiroa*), mientras que otras investigaciones realizadas sobre dinoflagelados en diferentes sustratos, han demostrado que la preferencia por los grupos de macroalgas varía de acuerdo a la región. Por ejemplo en los cayos de La Florida (Bomber *et al.*, 1985), en las Islas Vírgenes (Carlson y Tindall, 1985) y en Océano Índico (Saint-Martin *et al.*, 1988) encontraron que eran más abundantes sobre las algas rojas; mientras que la



región noroeste de Cuba (Delgado *et al.*, 2006 y Popowski *et al.*, 2002) encontraron preferencia por las algas pardas.

### ***Amphidinium***

El género *Amphidinium* en la actualidad, cuenta con más de 120 especies, las especies *Amphidinium carterae*, *A. operculatum* y *A. klebsii*, son muy comunes y se encuentran entre las especies más citadas del género. En los últimos 10 años, el interés por este género se ha incrementado debido a que algunas especies (*A. carterae* y *A. operculatum*) pueden producir compuestos hemolíticos y ambas especies podrían estar implicadas en el síndrome de la ciguatera (Tindall y Morton, 1998). En Caribe mexicano se ha reportado sólo una especie, *A. cf. carterae*. En este trabajo se distinguieron tres especies de *Amphidinium*, sin embargo no se pudieron determinar las especies debido a que muchas de sus características para una apropiada identificación se perdieron al ser fijadas las muestras. *Amphidinium* sp.1 se asemeja al *A. carterae* por la forma y tamaño, *A. sp. 2* es más grande en comparación de *A. sp.1*; ésta tiene una forma circular. *Amphidinium* sp.3 es similar al *A. operculatum* en tamaño y forma ya que se encuentra entre los rangos 33-53  $\mu\text{m}$  de longitud y 23-38  $\mu\text{m}$  de ancho (Mohammad-Noor *et al.*, 2007). En estas células no se observó el núcleo, cloroplastos, ranuras apicales, flagelos, entre otras características que son relevantes para una apropiada identificación de las especies. Debido a las limitantes presentes en este trabajo y en otros, podría suponerse que este género no está representado adecuadamente en esta zona. La identidad de muchas especies de *Amphidinium* permanecen confusa, las descripciones originales con frecuencia están basadas en células fijadas, en lugar de las células vivas, en las que el cíngulo, sulcus y ranuras apicales no son claramente visibles (Murray y Patterson, 2002). Para la mejor descripción de éste género es necesario realizar investigaciones con células vivas preferentemente de poblaciones naturales.

### ***Coolia***

Las especies del género *Coolia* son células muy pequeñas y similares entre sí morfológicamente. Habitan en un gradiente latitudinal muy amplio, y a menudo coexisten con otros dinoflagelados epibentónicos tóxicos como *Gambierdiscus* y *Ostreopsis*, cuya asociación puede contribuir con el síndrome de la ciguatera en algunas áreas donde este padecimiento es endémico (Tindall y Morton, 1998). En el Caribe Mexicano se ha reportado *Coolia tropicalis*, que es una especie muy conspicua y común; se puede

encontrar a lo largo de toda la costa en una variedad de macroalgas (Almazán-Becerril *et al.*, 2015). En este trabajo se identificó una especie de este género, *Coolia cf. areolata*, esta especie es similar en tamaño con *C. tropicalis* pero su principal característica es la ornamentación areolada de la teca, la cual presenta numerosos poros. Esta especie es un nuevo registro para la zona. Es necesario seguir trabajando en la diversidad de este género debido al aumento en el número de especies que se ha descrito en los últimos años (Ten-Hage *et al.*, 2000a; Fraga *et al.*, 2008; Leaw *et al.*, 2010; Jeong *et al.*, 2012; Rhodes *et al.*, 2014, Karafas *et al.*, 2015; Leaw *et al.*, 2016).

### ***Gambierdiscus***

Las especies de *Gambierdiscus* son probablemente las principales especies responsables de la producción de la ciguatoxina. De las 12 especies descritas se ha reportado la presencia de cinco especies en el Mar Caribe, *G. carolinianus*, *G. belizeanus*, *G. caribeus*, *G. carpenteri* y *G. ruetzleri* (Hernández-Becerril y Almazán-Becerril, 2004; Litaker *et al.*, 2010; Tester *et al.*, 2013, Almazán-Becerril *et al.*, 2015). Anteriormente en el Caribe Mexicano se había reportado la presencia de *G. toxicus*, sin embargo estudios posteriores basados en caracteres moleculares y una amplia revisión del género sugieren que *G. toxicus* no está presente en la zona del Caribe (Litaker *et al.*, 2009), La especie *G. carolinianus* fue descrita por Litaker *et al.* (2009) y hallada posteriormente por Almazán-Becerril *et al.* (2015). Basado en el estudio de las especies del género se diferencian principalmente por la forma de la célula y las placas 1p y 2'. Las especies identificadas en el Caribe en su mayoría son células antero-posteriormente comprimidas excepto *G. ruetzleri*. La placa 1p de *G. cf carolinianus* es amplia en comparación del *G. belizeanus* donde esta placa es angosta y alargada. La placa 2' la tiene en forma de hacha, muestra similitudes con el *G. toxicus* y *G. polynesiensis* pero se pueden diferenciar por las tallas de las células, a diferencia que las especies *G. caribeus* y *G. carpenteri* que cuentan con esta placa apical en forma rectangular. Gómez *et al.* (2015) separaron formalmente a *Gambierdiscus* en dos géneros en base a las distancias observadas en la construcción de los árboles filogenéticos basados en caracteres moleculares. Las formas lenticulares permanecieron en *Gambierdiscus* y las globulares fueron asignadas al nuevo género *Fukuyoa*. De esta forma, sigue aumentando la diversidad taxonómica de los dinoflagelados bentónicos.

## ***Ostreopsis***

El género *Ostreopsis* ha recibido especial atención en todo el mundo debido a su aparente invasión a latitudes templadas (Monti *et al.*, 2007; Shears y Ross, 2009) donde las células se han asociado con las florecimientos masivos, la producción de toxinas y problemas respiratorios en los seres humanos (Rhodes, 2010; Aligizaki y Nikolaidis, 2006; Ciminiello *et al.*, 2006). El género *Ostreopsis* (Schmidt, 1902) fue monoespecífico durante 80 años con *O. siamensis* como la única especie. Durante ese período, esta especie rara vez era reportada. Sin embargo, en trabajos relacionados con CFP en algunas islas del Océano Pacífico, se encontraron células de *Ostreopsis* y se describieron dos nuevas especies, *O. ovata* y *O. lenticularis* (Fukuyo, 1981). A medida que el interés en dinoflagelados bentónicos aumentó, se describen nuevas especies: *O. heptagona* (Norris *et al.*, 1985), *O. mascareniensis* (Quod, 1994), *O. labens* (Faust y Morton, 1995), *O. marinus*, *O. belizeanus* y *O. caribbeanus* (Faust, 1999). Todas estas especies fueron descritas basándose sólo en la morfología de las células, cabe mencionar que la mayoría de las especies están comprimidas anterior-posteriormente, tienen forma ovalada y comparten el mismo patrón de las placas. El Mar Caribe alberga ocho de las nueve especies de *Ostreopsis* que se han descrito hasta ahora (Faust *et al.*, 1996, Faust, 1999). En el Caribe Mexicano se ha reportado a *O. heptagona* y *O. siamensis*. En este trabajo se reporta la especie de *O. heptagona* y se cuenta con un nuevo registro de un morfotipo que se asemeja en sus características morfológicas a *O. cf. marinus*. También se distinguieron aparentemente tres especies más, diferenciadas principalmente por su tamaño, debido a que el material era muy poco no logró la disección de tecas. Generalmente estas especies se observan en vista apical o antapical. *O. heptagona* es un de las especies más sencillas de identificar debido a que las placas 1' y 5" están en contacto, lo cual no sucede con otras especies. La descripción de *O. cf. marinus* coincide con la realizada por Faust (1999), siendo una célula oval de gran tamaño y biconvexa. Este último trabajo era el único que había registrado esta especie. Sin embargo. Carnicer *et al.*, 2015 reportaron un morfotipo con dimensiones y forma similar al descrito como *O. marinus* por Faust (1999). Hay que considerar que no hay suficiente información para diferenciar las especies basándose sólo en caracteres morfológicos debido a que las descripciones son incompletas, o muy semejantes entre especies similares. Por ello, se ha clamado por la revisión taxonómica de este género (Pin *et al.*, 2001; Penna *et al.*, 2005; 2010).

## ***Prorocentrum***

Del género *Prorocentrum* se han descrito cerca de 60 especies (Murray *et al.*, 2009) son casi todas marinas, con sólo dos especies descritas en ambientes de agua dulce (Croome y Tyler, 1987). Las especies de *Prorocentrum* se distribuyen en todo el mundo en hábitats planctónicos y los bentónicos. Durante los últimos 20 años, la diversidad conocida de especies bentónicas ha aumentado considerablemente, especialmente en los trópicos, donde varias especies nuevas fueron descritos por Faust (1991, 1993a, 1993b, 1994, 1997) y Faust *et al.* (2008). Durante la última década, el conocimiento sobre las especies bentónicas de las zonas templadas también ha aumentado (Hoppenrath, 2000; Murray *et al.*, 2007; Hoppenrath y Leander, 2008; Chomérat *et al.*, 2010, 2011, Hoppenrath *et al.*, 2013). La teca de *Prorocentrum* consiste en dos placas principales (también conocidos como valvas) que se unen en por un línea de sutura denominada banda intercalar y un conjunto de placas diminutas (5-14) alrededor de dos poros en el área periflagelar dispuesta anteriormente (Fensome *et al.*, 1993; Faust *et al.*, 1999). La clasificación de las especies *Prorocentrum* se ha basado en la forma y el tamaño de la célula, la morfología de superficie de la teca (patrones de ornamentación y de poro), la morfología de la banda intercalar y los detalles arquitectónicos del área periflagelar. Debido al aumento de información morfológica del mismo taxón en diferentes sitios, Hoppenrath *et al.* (2013) propusieron una nomenclatura estándar para el género a partir de la descripción de 29 especies bentónicas, donde destaca la clasificación de la ornamentación de la teca y la descripción de las placas del área periflagelar. En el Caribe mexicano el género *Prorocentrum* es el más diverso con 16 especies reportadas. En este trabajo solo se identificaron 9 especies, teniendo como nuevo registro a *P. elegans* aunque también se distingue otra especie a la cual es necesario realizar un examen más detallado. *P. belizeanum* y *P. hoffmannianum* son las especies más grandes del género reportadas en la región se identifican fácilmente por su tamaño y forma de la célula comparten características como la forma del área periflagelar y la ornamentación de la teca la cual es foveada-reticulada. *Prorocentrum lima* es una especie muy variable en tamaño, sin embargo es más angosta en comparación *P. hoffmannianum* y *P. belizeanum* y la superficie de su teca es lisa con la presencia de pequeños poros excepto en la región central. *Prorocentrum emarginatum* se diferencia de otras especies por su tamaño, la forma semicircular de la célula y la excavación del área periflagelar sobre la valva derecha. *P. rathymum* ha sido erróneamente determinada como *P. mexicanum* (Steidinger, 1983; Faust, 1990; Gárate-Lizárraga y Martínez-López, 1997; Hernández-

Becerril *et al.*, 2000). Cortés-Altamirano y Sierra-Beltrán (2003) presentaron evidencia para que estas dos especies no sean tomadas como sinónimos, *P. mexicanum* tiene la presencia de un pirenoide grande en el centro de la célula el cual no se observa en *P. rhathymum*; las células de *P. mexicanum* son más anchas en la región anterior mientras que *P. rhathymum* tiene una marcada forma oval, principalmente se ha asociado a *P. mexicanum* como una especie planctónica, mientras que *P. rhathymum* es una especie bentónica. *P. elegans* es una de las células más pequeñas del género, y por lo mismo, es la de menor talla entre las especies de esta zona, en este estudio fue observado el pirenoide en esta especie. Dada la presencia y diversidad de este género a lo largo de toda la costa caribeña de México y debido a que algunas de sus especies se han considerado como productores de toxinas (Nakajima *et al.*, 1981), este género, puede ser responsable de una fracción importante de la producción de toxinas.

### ***Sinophysis***

El género *Sinophysis* se ha reportado tanto en los hábitats bentónicos y planctónicos (Nie y Wang, 1944; Campbell, 1973; Hernandez-Becerril, 1988; Hansen y Larsen, 1992). En el Caribe mexicano se ha identificado la presencia de *Sinophysis microcephalus* y *Sinophysis canaliculata*, estas especies también fueron determinadas en este estudio. Las especies se pueden determinar por la forma de la célula, longitud, ancho, tamaño y arquitectura epiteca, la longitud del surco y el patrón de los poros de la teca. *S. microcephalus* es la especie tipo, se distingue por la forma de la célula siendo alargada y angosta. *S. canaliculata* su principal característica es la presencia de una depresión estrecha en la valva izquierda. Estas especies no se ha reportado como potencialmente tóxicas, sin embargo contribuyen a la diversidad de dinoflagelados bentónicos en la zona.

### 2.3. REFERENCIA

- Adachi, R. y Y. Fukuyo (1979). The thecal structure of a marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera endemic area. Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish, 45, 67-71.
- Aligizaki, K. y G. Nikolaidis (2006). The presence of the potentially toxic genera *Ostreopsis* and *Coolia* (Dinophyceae) in the North Aegean Sea, Greece. Harmful algae, 5(6), 717-730.
- Aligizaki, K. y G. Nikolaidis (2008). Morphological identification of two tropical dinoflagellates of the genera *Gambierdiscus* and *Sinophysis* in the Mediterranean Sea. Journal of Biological Research-Thessaloniki, 9, 75-82
- Aligizaki, K., G. Nikolaidis, P. Katikou, A. D. Baxevanis, y T. J. Abatzopoulos (2009). Potentially toxic epiphytic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species in Greek coastal waters. Harmful Algae, 8(2), 299-311.
- Almazán-Becerril, A. (2000). Estudio taxonómico de algunos dinoflagelados potencialmente tóxicos en el Caribe Mexicano. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF. 75 p.
- Almazán-Becerril, A., S. Escobar-Morales, G. Rosiles-González, y F. Valadez (2015). Benthic-epiphytic dinoflagellates from the northern portion of the Mesoamerican Reef System. Botanica Marina, 58(2), 115-128.
- Al-Yamani, F. Y., y M. A. Saburova (2010). Illustrated guide on the flagellates of Kuwait's intertidal soft sediments. Kuwait Institute for Scientific Research. Safat, Kuwait.
- Balech, E. (1974). El género "*Protoperidinium*" Bergh, 1881 (*Peridinium* Ehrenberg, 1831, partim).
- Balech, E. (1980). On thecal morphology of dinoflagellates with species emphasis on cingular and sulcal plates. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, 7, 55-64.
- Balech, E. (1988). Dinoflagelados del Atlántico sudoccidental. Publicaciones especiales del Instituto Español de Oceanografía / España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Instituto Español de Oceanografía, 4, 5-20.

- Ballantine, D. L., T. R. Tosteson, A. T. Bardales (1988). Population dynamics and toxicity of natural populations of benthic dinoflagellates in southwestern Puerto Rico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119, 201–212.
- Bomber, J. W., D. R. Norris y L. E. Mitchell (1985). Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. II. Temporal, spatial and substrate heterogeneity of *Prorocentrum lima*, in: *Toxic Dinoflagellates*, Anderson D. M., White S. W. y Baden D. G. (eds). Elsevier. New York. pp. 45-50.
- Caillaud, A., P. de la Iglesia, M. Campàs, L. Elandaloussi, M. Fernández, N. Mohammad-Noor y J. Diogène (2010). Evidence of okadaic acid production in a cultured strain of the marine dinoflagellate *Prorocentrum rhathymum* from Malaysia. *Toxicon*, 55(2), 633-637.
- Campbell P.H. (1973). Studies on brackish water phytoplankton. Tesis de Maestría. University of North Carolina, Sea Grant Publication, UNC-SG-73–07, 403 p.
- Carlson R. D. y D. R. Tindall (1985). Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in Virginia Islands, in: *Toxic Dinoflagellates*, Anderson D.M., White S.W. y Baden D.G. (eds). Elsevier. New York. pp. 171-176.
- Carlson, R. D. (1984). Distribution, periodicity, and culture of benthic/epiphytic dinoflagellates in a ciguatera endemic región of the Caribbean. Ph.D. dissertation, Southern Illinois University, Carbondale, 308.
- Carnicer, O., A. Tunin-Ley, K. B. Andree, J. Turquet, J. Diogène y M. Fernández-Tejedor (2015). Contribution to the genus *Ostreopsis* in Reunion Island (Indian Ocean): molecular, morphologic and toxicity characterization. *Cryptogamie Algologie*, 36(1), 101-119.
- Chomérat N. y E Nézan (2009) *Sinophysia verruculosa* sp. nov. (Dinophysiales, Dinophyceae), a new sand-dwelling dinoflagellate from South Brittany, Northwestern France. *Botanica Marina*, 52, 70–75.
- Chomérat, N., D. Y. Sellos, F. Zentz y E. Nézan (2010). Morphology and molecular phylogeny of *Prorocentrum consutum* sp. nov. (Dinophyceae), a new benthic dinoflagellate from South Brittany (Northwestern France). *Journal of Phycology*, 46(1), 183-194.

- Chomérat, N., F. Zentz, S. Boulben, G. Bilien, A. van Wormhoudt y E. Nézan (2011). *Prorocentrum glenanicum* sp. nov. and *Prorocentrum pseudopanamense* sp. nov. (Prorocentrales, Dinophyceae), two new benthic dinoflagellate species from South Brittany (Northwestern France). *Phycologia*, 50(2), 202-214.
- Ciminiello, P., C. Dell'Aversano, E. Fattorusso, M. Forino, G. S. Magno, L. Tartaglione y N. Melchiorre (2006). The genoa 2005 outbreak. Determination of putative palytoxin in Mediterranean *Ostreopsis ovata* by a new liquid chromatography tandem mass spectrometry method. *Analytical chemistry*, 78(17), 6153-6159.
- Claparède, E. y J. Lachmann (1859). *Études sur les Infusoires et les Rhizopodes*. 2. Mémories Institute Nationale Gêneve. 6, 261-482.
- Cortes-Altamirano, R. y A. P. Sierra-Beltran (2003). Morphology and taxonomy of *Prorocentrum mexicanum* and reinstatement of *Prorocentrum rhathymum* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 39(1), 221-225.
- Croome, R. L. y P. A. Tyler (1987). *Prorocentrum playfairi* and *Prorocentrum foveolata*, two new dinoflagellates from Australian freshwaters. *British Phycological Journal*, 22(1), 67-75.
- Delgado, G., C. H. Lechuga-Devéze, G. Popowski, L. Troccoli y C. A. Salinas (2006). Epiphytic dinoflagellates associated with ciguatera in the northwestern coast of Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 54(2), 299-310.
- Dodge, J. D. (1975). The Prorocentrales (Dinophyceae).II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 71(2), 103-125.
- Ehrenberg C. G. (1834). Dritter Beitrag zur Erkenntnis grosser Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. *Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. Aus dem Jahre, 145-336.
- Escobar-Morales, S., y D. U. Hernández-Becerril (2015). Free-living marine planktonic unarmoured dinoflagellates from the Gulf of Mexico and the Mexican Pacific. *Botanica Marina*, 58(1), 9-22.



- Faust, M. A. (1990). Morphological details of six benthic species of *Prorocentrum* (Pyrrophyta) from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including two new species. *Journal of Phycology*, 26, 548-558.
- Faust, M. A. (1991). Morphology of ciguatera-causing *Prorocentrum lima* (Pyrrophyta) from widely differing sites. *Journal of Phycology*, 27, 642-648.
- Faust, M. A. (1993a). *Prorocentrum belizeanum* sp. nov., *Prorocentrum elegans* sp. nov. and *Prorocentrum caribbaeum* sp. nov., three new benthic species (Dinophyceae) from a Mangrove Island, Twin Cays, Belize. *Journal of Phycology*, 29, 100–107.
- Faust, M. A. (1993b). Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Twin Cays, Belize: *P. maculosum* sp. nov., *P. foraminosum* sp. nov. and *P. formosum* sp. nov. *Phycologia*, 32, 410–418.
- Faust, M. A. (1993c). Surface morphology of the marine dinoflagellate *Sinophysis microcephalus* (Dinophyceae) from a mangrove Island, Twin Cays, Belize. *Journal of Phycology*, 29(3), 355-363.
- Faust, M. A. (1994). Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Carrie Bow Cay, Belize: *P. sabulosum* sp. nov., *P. sculptile* sp. nov., and *P. arenarium* sp. nov. *Journal of Phycology*, 30, 755–763.
- Faust, M. A. (1999). Three new *Ostreopsis* species (Dinophyceae): *O. marinus* sp. nov., *O. belizeanus* sp. nov., and *O. caribbeanus* sp. nov. *Phycologia*, 38(2), 92-99.
- Faust, M. A. y R. A. Gullledge (2002). Identifying harmful marine dinoflagellates. *Contributions from the United States National Herbarium*, 42, 1-144.
- Faust, M. A. y S. L. Morton (1995). Morphology and ecology of the marine dinoflagellate *Ostreopsis labens* sp. nov. (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 31, 456–463.
- Faust, M. A., M. W. Vandersea, S. R. Kibler, P. A. Tester y R. W. Litaker (2008). *Prorocentrum levis*, a new benthic species (Dinophyceae) from a Mangrove Island, Twin Cays, Belize. *Journal of Phycology*, 44(1), 232-240.
- Faust, M. A., S. L. Morton y J. P. Quod (1996). Further SEM study of marine dinoflagellates: the genus *Ostreopsis* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 32(6), 1053-1065.

- Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A.S. Sarjeant, D. I. Wharton y G. L. Williams (1993). A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology Special*, 7, 351.
- Fraga, S., A. Penna, I. Bianconi, B. Paz, y M. Zapata (2008). *Coolia canariensis* sp. nov. (Dinophyceae), a new non-toxic epiphytic benthic dinoflagellate from the Canary Islands. *Journal of Phycology*, 44(4), 1060-1070.
- Fukuyo Y. (1981). Taxonomical study on benthic dinoflagellates collected in coral reefs. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 47, 967–978.
- Gárate-Lizárraga I. y A. Martínez-López (1997). Primer registro de marea roja de *Prorocentrum mexicanum* (Prorocentraceae) en el Golfo de California. *Biología Tropical*, 45(3), 1263-1271.
- Gómez, F., D. Moreira y P. López-García (2011). Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica*, 21(3), 343-364.
- Gómez, F., D. Qiu, R. M. Lopes, y S. Lin (2015). *Fukuyoa paulensis* gen. et sp. nov., a new genus for the globular species of the dinoflagellate *Gambierdiscus* (Dinophyceae). *PloS one*, 10(4), e0119676.
- Grzebyk, D., Y. Sako, y B. Berland (1998). Phylogenetic analysis of nine species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) inferred from 18S ribosomal DNA sequences, morphological comparisons, and description of *Prorocentrum panamensis*, sp. nov. *Journal of Phycology*, 34(6), 1055-1068.
- Hallegraeff, G. M., y C. J. Bolch, (1991). Transport of toxic dinoflagellate cysts via ships' ballast water. *Marine Pollution Bulletin*, 22(1), 27-30.
- Hansen, G. y J. Larsen (1992). Dinoflagellates is danske farvande, in: Plankton i de indre danske farvande, Thomsen, H. A. (ed). Havforskning. Miljøstyrelsen. pp. 331.
- Hernández-Becerril, D. U. (1988). Observaciones de algunos dinoflagelados (Dinophyceae) del Pacífico Mexicano con microscopios fotónico y electrónico de barrido. *Investigación Pesquera*, 52(4), 515-529.

- Hernández-Becerril, D. U. y A. Almazán-Becerril (2004). Especies de dinoflagelados del género *Gambierdiscus* (Dinophyceae) del Mar Caribe Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 52, 77–87.
- Herrera-Galindo, J. E. (2002). Composición, abundancia y distribución de las dinoflageladas en la zona cercana a la línea de costa y marina adyacente al Río Copalita. Bahías de Huatulco, Oaxaca (diciembre de 97-enero de 98). Tesis de Maestría. Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México.
- Holmes J. H., R. J. Lewis y A. W. W. Hoy (1995). *Coolia* toxin, the first toxin from *Coolia monotis* (Dinophyceae). *Natural Toxins*, 3, 355–362.
- Holmes, M.J., N. C Gillespie y R. J. Lewis (1988). Toxicity and morphology of *Ostreopsis* cf. *siamensis* cultured from a ciguatera endemic region of Queensland, Australia. *Proceedings of 6th International of Coral Reef Symposium*, 3, 49-54.
- Hoppenrath M., S. A. Murray, N. Chomérat y T. Horiguchi (2014). *Marine Benthic Dinoflagellates-Unveiling their Worldwide Biodiversity*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 276.
- Hoppenrath, M. y J. F. Saldarriaga (2008). Dinoflagellates. Version 05 August 2008 (under construction). <http://tolweb.org/Dinoflagellates/2445/2008.08.05> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Hoppenrath, M. (2000). Morphology and taxonomy of *Sinophysis* (Dinophyceae, Dinophysiales) including two new marine sand-dwelling species from the North German Wadden Sea. *European Journal of Phycology*, 35, 153–162.
- Hoppenrath, M. y B. S. Leander (2008). Morphology and molecular phylogeny of a new marine sand-dwelling *Prorocentrum* species, *P. tsawwassenense* (Dinophyceae, Prorocentrales), from British Columbia, Canada. *Journal of Phycology*, 44(2), 451-466.
- Hoppenrath, M., N. Chomérat, T. Horiguchi, M. Schweikert, Y. Nagahama y S. Murray (2013). Taxonomy and phylogeny of the benthic *Prorocentrum* species (Dinophyceae)-A proposal and review. *Harmful Algae*, 27, 1-28.

- Jeong, H. J., W. Yih, N. S. Kang, S. Y. Lee, E. Y. Yoon, Y. D. Yoo y J. H. Kim (2012). First report of the epiphytic benthic dinoflagellates *Coolia canariensis* and *Coolia malayensis* in the waters off Jeju Island, Korea: morphology and rDNA sequences. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59(2), 114-133.
- Jørgensen, M. F., S. Murray y N. Daugbjerg (2004). *Amphidinium* revisited I. Redefinition of *Amphidinium* (Dinophyceae) based on cladistic and molecular phylogenetic analyses. *Journal of Phycology*, 40(2), 351-365.
- Karafas, S., R. York y C. Toma (2015). Morphological and genetic analysis of the *Coolia monotis* species complex with the introduction of two new species, *Coolia santacroce* sp. nov. and *Coolia palmyrensis* sp. nov. (Dinophyceae). *Harmful Algae*, 46, 18-33.
- Kofoed, C. A. (1909). On *Peridinium steinii* Jørgensen, with a note on nomenclature of the skeleton of *Peridinidae*. *Archiv für Protistenkunde*, 16, 25-47.
- Kofoed, C. A. (1911). On the skeletal morphology of *Gonyaulax catenata*. *University of California Publications in Zoology*, 8, 287-294.
- Larsen, J. (2002). Dinoflagelados atecados potencialmente tóxicos en el Cono Sur Americano, in: *Floraciones algales nocivas en el cono sur americano*, Sar E. A., Ferrario M. E. y Reguera B. (eds). Instituto Español de Oceanografía. Madrid. pp. 147-154.
- Leaw, C. P., P. T. Lim, K. W. Cheng y G. Usup (2010). Morphology and molecular characterization of a new species of thecate benthic dinoflagellate, *Coolia malayensis* sp. nov. (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 46, 162-171.
- Leaw, C. P., T. H. Tan, H. C. Lim, S. T. Teng, H. L. Yong, K. F. Smith y R. W. Litaker (2016). New scenario for speciation in the benthic dinoflagellate genus *Coolia* (Dinophyceae). *Harmful Algae*, 55, 137-149.
- Litaker, R. W., M. W. Vandersea, M. A. Faust, S. R. Kibler, A. W. Nau, W. C. Holland y P. A. Tester (2010). Global distribution of ciguatera causing dinoflagellates in the genus *Gambierdiscus*. *Toxicon*, 56(5), 711-730.

- Litaker, R. W., M. W. Vandersea, M. A. Faust, S. R. Kibler, M. Chinain, M. J. Holmes y P. A. Tester (2009). Taxonomy of *Gambierdiscus* including four new species, *Gambierdiscus caribaeus*, *Gambierdiscus carolinianus*, *Gambierdiscus carpenteri* and *Gambierdiscus ruetzleri* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Phycologia*, 48(5), 344-390.
- Llorente I. M. y I. Cereceda (2001). Dinoflagelados, in: *Micropaleontología 2000-200* Universidad de Salamanca USAL (ed). España. pp. 12
- Mohammad-Noor, N., N. Daugbjerg, Ø. Moestrup y A. Anton (2007). Marine epibenthic dinoflagellates from Malaysia, a study of live cultures and preserved samples based on light and scanning electron microscopy. *Nordic Journal of Botany*, 24, 629- 690.
- Momigliano, P., L. Sparrow, D. Blair y K. Heimann, (2013). The Diversity of *Coolia* spp. (Dinophyceae Ostreopsidaceae) in the Central Great Barrier Reef Region. *PLoS ONE*, 8, e79278.
- Monti, M., M. Minocci, A. Beran y L. Iveša (2007). First record of *Ostreopsis* cf. *ovata* on macroalgae in the Northern Adriatic Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 54(5), 598-601.
- Morton, S. L., y M. A. Faust, (1997). Survey of toxic epiphytic dinoflagellates from the Belizean barrier reef ecosystem. *Bulletin of Marine Science*, 61(3), 899-906.
- Murray, S. y D. J. Patterson (2002). The benthic dinoflagellate genus *Amphidinium* in south-eastern Australian waters, including three new species. *European Journal of Phycology*, 37(02), 279-298.
- Murray, S., C. L. C. Ip, R. Moore, Y. Nagahama y Y. Fukuyo (2009). Are prorocentroid dinoflagellates monophyletic? A study of 25 species based on nuclear and mitochondrial genes. *Protist*, 160(2), 245-264.
- Murray, S., Y. Nagahama y Y. Fukuyo (2007). Phylogenetic study of benthic, spine-bearing prorocentroids, including *Prorocentrum fukuyoi* sp. nov. *Phycological Research*, 55(2), 91-102.
- Nakajima I, Y. Oshima y T. Yasumoto (1981). Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 47, 1029–1033.

- Nie D. y C. C. Wang (1944). Dinoflagellata of the Hainan Region. VIII. On *Sinophysis microcephalus*, a new genus and species of Dinophysidae. *Sinensia*, 15, 145–151.
- Norris D. R., J. W. Bomber y E. Balech (1985). Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. I. *Ostreopsis heptagona* sp. nov., in: Toxic dinoflagellates, Anderson D. M., White A. W., Baden D. G. (eds). Elsevier Science. New York. pp 39–44.
- Okolodkov, Y. B. y I. Gárate-Lizárraga (2006). An annotated checklist of dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. *Acta Botánica Mexicana*, 74, 1-154.
- Okolodkov, Y. B., F. D. C. M. Virgilio, J. A. A. Castillo, A. C. A. Trujillo, S. Espinosa-Matias y A. H. Silveira (2014). Seasonal changes in epiphytic dinoflagellate assemblages near the northern coast of the Yucatan Peninsula, Gulf of Mexico. *Acta Botánica Mexicana*, (107), 121-151.
- Okolodkov, Y. B., G. Campos-Bautista, I. Gárate-Lizárraga, J. A. G. González-González, M. Hoppenrath y V. Arenas (2007). Seasonal changes of benthic and epiphytic dinoflagellates in the Veracruz reef zone, Gulf of Mexico. *Aquatic Microbial Ecology*, 47(3), 223.
- Parsons, M. L. y L. B. Preskitt (2007). A survey of epiphytic dinoflagellates from the coastal waters of the island of Hawai. *Harmful Algae*, 6(5), 658-669.
- Parsons, M. L., Q. Dortch y R. E. Turner (2002). Sedimentological evidence of an increase in *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) abundance in response to coastal eutrophication. *Limnology and Oceanography*, 47, 551-558
- Penna, A., M. Vila, S. Fraga, M. G. Giacobbe, F. Andreoni, P. Riobó, y C. Vernesi (2005). Characterization of *Ostreopsis* and *Coolia* (Dinophyceae) isolates in the Western Mediterranean sea based on morphology, toxicity and Internal Transcribed Spacer 5.8 S rDNA sequences. *Journal of Phycology*, 41(1), 212-225.
- Penna, A., S. Fraga, C. Battocchi, S. Casabianca, M. G. Giacobbe, P. Riobó y C. Vernesi (2010). A phylogeographical study of the toxic benthic dinoflagellate genus *Ostreopsis* Schmidt. *Journal of Biogeography*, 37(5), 830-841.

- Pin, L. C., L. P. Teen, A. Ahmad, y G. Usup (2001). Genetic diversity of *Ostreopsis ovata* (Dinophyceae) from Malaysia. *Marine Biotechnology*, 3(3), 246-255.
- Popowski, G., J. N. Alvarez-Cadena, G. Delgado y M. Sánchez. 2002. Inventario de la flora microfitoplanctónica de La Laguna Bojorquez, Caribe Mexicano. *Revista de Investigaciones Marinas*, 23 (3), 173-178.
- Quod, J. P. (1994). *Ostreopsis mascarenensis* sp. nov. (Dinophyceae), a new toxic Dinoflagellate from coral reefs in the South West Indian Ocean. *Cyptogamie Algologie*, 15, 243–252.
- Quod, J. P., L. Ten-Hage, J. Turquet, G. Mascarell y A. Couté. (1999). *Sinophysis canaliculata* sp. nov. (Dinophyceae), a benthic dinoflagellate from western Indian Ocean islands. *Phycologia*, 38(2), 87-91.
- Rhodes, L. (2011). World-wide occurrence of the toxic dinoflagellate genus *Ostreopsis* Schmidt. *Toxicon*, 57(3), 400-407.
- Rhodes, L. L., K. F. Smith, R. Munday, A. I. Selwood, P. S. McNabb, P. T. Holland y M.Y. Bottein (2010). Toxic dinoflagellates (Dinophyceae) from Rarotonga, Cook Islands. *Toxicon*, 56(5), 751-758.
- Rhodes, L., K. Smith, G. G. Papiol, J. Adamson, T. Harwood y R. Munday (2014). Epiphytic dinoflagellates in sub-tropical New Zealand, in particular the genus *Coolia* Meunier. *Harmful Algae*, 34, 36-41.
- Rodríguez-Palacio, M. C. (2006). Establecimiento de cultivos de dinoflagelados del Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. 108 p.
- Saint-Martin, K., M. Durand-Clement y P. Bourdeau (1988). Contribution a l'étude des rapports entre les macroalgues et *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae), agent causal de la ciguatera. *Cryptogamie Algologie*, 9(3), 195-202.
- Schmidt, J. (1902). Flora of Koh Chang. Contribution to the knowledge of the vegetation in the Gulf of Siam. Part IV. Peridinales. *Journal de Botanique de la Société Botanique de France*, 23, 212-218.

- Shears, N. T. y P. M. Ross (2009). Blooms of benthic dinoflagellates of the genus *Ostreopsis* an increasing and ecologically important phenomenon on temperate reefs in New Zealand and worldwide. *Harmful Algae*, 8, 916-925.
- Spector, D. L., A. C. Vasconcelos, y R. E. Triemer (1981). DNA duplication and chromosome structure in the dinoflagellates. *Protoplasma*, 105, 185–194.
- Spector, D. L. (1984). Dinoflagellates nuclei, in: *Dinoflagellates*, Spector, D. L. (ed). Academic Press. Orlando. pp. 107-141.
- Steidinger, K. A. (1983). A re-evaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology. *Progress in Phycological Research*, 2, 147–188.
- Steidinger, K. A. y K. Tangen (1997). Dinoflagellates, in: *Identifying Marine Phytoplankton*, Tomas, C. R. (ed). Academic Press. San Diego. pp. 387-584.
- Tamura, M., S. Shimwia y T. Horigucki (2005). *Galeidinium rugatum* gen. et sp. nov. (Dinophyceae), a new coccoid dinoflagellate with a diatom endosymbiont. *Journal of Phycology*, 41(3), 658-671.
- Taylor, F. J. R. (1987). *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publications, 785.
- Ten-Hage, L., J. Turquet, J. P. Quod y A. Couté (2000a). *Coolia areolata* sp. nov. (Dinophyceae), a new sand-dwelling dinoflagellate from the southwestern Indian Ocean. *Phycologia*, 39(5), 377-383.
- Ten-Hage, L., N. Delaunay, V. Pichon, A. Couté, S. Puisseux-Dao y J. Turquet (2000b). Okadaic acid production from the marine benthic dinoflagellate *Prorocentrum arenarium* Faust (Dinophyceae) isolated from Europa Island coral reef ecosystem (SW Indian Ocean). *Toxicon*, 38(8), 1043-1054.
- Tester, P. A., M. W. Vandersea, C. A. Buckel, S. R. Kibler, W. C. Holland, E. D. Davenport y E. L. Hickerson (2013). *Gambierdiscus* (Dinophyceae) species diversity in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, Northern Gulf of Mexico, USA. *Harmful Algae*, 29, 1-9.
- Tindall D. R. y S. L. Morton (1998). Community dynamics and physiology of epiphytic/benthic dinoflagellates associated with ciguatera, in: *Physiological Ecology*



of Harmful Algal Blooms, Anderson D. M., Cembella A. D., Hallegraeff G. M. (eds). NATO ASI Series, Series G: Ecological Sciences 41. Springer-Verlag. Berlin.pp. 293–313.

Vila, M., E. Garcés y M. Masó (2001). Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecology*, 26(1), 51-60.

Yasumoto, T., A. Inoue, O. Tadashi, K. Fujimoto, Y. Oshima, Y. Fukuyo, R. Adachi y R. Bagnis (1980). Environmental studies on a toxic dinoflagellate responsible for ciguatera. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 46, 1397–1404.

Yasumoto, T., I. Nakajima, R. Bagnis, y R. Adachi. (1977). Finding of a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 43, 102 1-26.

Yasumoto, T., I. Nakajima, Y. Oshima y R. Bagnis (1979). A new toxic dinoflagellate (Algae, Gambier Islands) found in association with ciguatera (Ciguatoxin, maitotoxin, French Polynesia). *Developments in marine biology*.

## CAPÍTULO III. DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS

### 3.1. INTRODUCCIÓN

Desde que se demostró que varias especies de dinoflagelados bentónicos producen toxinas, fue necesario realizar estudios ecológicos para poder comprender cuales eran los factores que intervenían en la dinámica poblacional de estos organismos. Existe evidencia de que la densidad poblacional de los dinoflagelados bentónicos responde a cambios ambientales de diferente magnitud, ya sean abruptos y episódicos como tormentas y huracanes, típicos de regiones tropicales, o graduales, determinados por la variabilidad estacional de la temperatura, salinidad y concentración de nutrientes, especialmente las especies químicas del nitrógeno (Hales *et al.*, 1999, Chinain *et al.*, 1999; Chateau-Degat *et al.*, 2005; Anderson *et al.*, 2008; Lartigue *et al.*, 2009; Roeder *et al.*, 2010). Esta información es relevante en el contexto de salud pública pues existe la probabilidad de que las toxinas lleguen a los humanos a través de la cadena alimenticia. Si partimos de la premisa de que entre mayor sea la concentración de células mayor es la concentración de toxinas en el medio, resulta evidente la necesidad de conocer estos cambios poblacionales.

Los principales estudios llevados a cabo sobre la variabilidad estacionalidad de las especies de dinoflagelados bentónicos fueron realizados en la Polinesia (Bagnis *et al.*, 1985; Chinain *et al.*, 1999), el Caribe (Carlson y Tindall, 1985; Faust y Morton, 1997; Tindall y Morton, 1998; Ballantine *et al.*, 1988; Delgado *et al.*, 2006; Peraza-Escarrá y Moreira-González, 2012, Tester *et al.*, 2014), el estado de Florida en los Estados Unidos (Bomber *et al.*, 1988); el Golfo de México (Okolodkov *et al.*, 2007; 2014) y en la región occidental del Mar Mediterráneo (Vila *et al.*, 2001).

Diversos trabajos asocian el crecimiento de estas microalgas con altas temperaturas, por ejemplo, se acepta que la abundancia de *G. toxicus* está positivamente correlacionada con la temperatura del agua (Bagnis *et al.*, 1990; Morton *et al.*, 1992; Hokama *et al.*, 1996; Chateau-Degat *et al.*, 2005; Parsons *et al.*, 2010; Tester *et al.*, 2010). Una densidad alta de *G. toxicus* se observó a una temperatura relativamente alta (30°C) en los Cayos de Florida (Bomber *et al.*, 1988), mientras que en Polinesia se reportó que las máximas abundancias de esta especie coincidían con el inicio y el final de la temporada cálida (Chinain *et al.*, 1999) y en Belice durante el mes de mayo (época cálida) se observaron las mayores abundancias de los géneros *Ostreopsis*, *Gambierdiscus* y *Prorocentrum*

(Tester *et al.*, 2014). Respecto al efecto de la concentración y disponibilidad de nutrientes sobre la abundancia de dinoflagelados estos no presentan resultados concluyentes. Se ha observado una mayor abundancia de *G. toxicus* en condiciones de alta concentración de nutrientes en las Islas Vírgenes (Carlson y Tindall, 1985), pero Parsons y Preskitt (2007) no encontraron este patrón en Hawái aunque reportaron la mayor abundancia de *G. toxicus* en una estación donde se midió la mayor concentración de  $\text{NO}_3$  y  $\text{NO}_2$  ( $2.5 \mu\text{M}$ ). Sin embargo, Lartigue *et al.* (2009) no encontraron evidencia de que la fuente de nitrógeno (orgánico o inorgánico) afectara la toxicidad. Lo anterior implica que no hay datos concluyentes sobre cuál o cuáles podrían ser los factores que determinan la abundancia de las poblaciones de éstos dinoflagelados.

Además de las condiciones ambientales que influyen sobre la dinámica poblacional de las especies de dinoflagelados bentónicos, las relaciones interespecíficas también pueden afectar los patrones demográficos de las poblaciones, particularmente la asociación que mantienen con los sustratos sobre los que se adhieren (Nakahara *et al.*, 1996). Se ha demostrado que son más abundantes en el sustrato de macroalgas y la preferencia por los grupos de macroalgas varía de acuerdo a la región (Bomber *et al.*, 1985; Carlson y Tindall, 1985; Saint-Martin *et al.*, 1988; Delgado *et al.*, 2006). Al parecer, la densidad y la composición de los dinoflagelados epífitos es variable entre especies de macroalgas. Entre los grupos más importantes de macroalgas en ecosistemas arrecifales se encuentran las algas coralinas que contribuyen a la formación y mantenimiento de arrecifes mediante la calcificación (Kitamura *et al.*, 2007; Petersen *et al.*, 2005), mientras que las algas carnosas aparte de servir como reservorio de alimento tienen la capacidad de crecer masivamente a altas concentraciones de nutrientes y alta temperatura (Cohen y Neori, 1991; Lapointe *et al.*, 1997; Ferrari *et al.*, 2012). Estos dos grupos de macroalgas juegan papeles ecológicos diferentes y cada una domina en extremos de gradientes ambientales. Las algas carnosas dominan en un ambiente arrecifal perturbado debido al incremento de nutrientes, o por ausencia de herbivoría; por su parte, las algas coralinas se encuentran en ambientes con baja concentración de nutrientes y alta herbivoría. Actualmente el deterioro de los sistemas arrecifales se encuentra en un proceso denominado cambio de fase en donde la pérdida de coral ha llevado a la dominancia de macroalgas. Por lo mismo, el conocimiento de la dinámica poblacional de los dinoflagelados bentónicos sobre estos dos géneros de macroalgas es importante para poder comprender cuál sería el escenario de los arrecifes coralinos si el cambio de fase es un hecho en todos estos ecosistemas.

En el Caribe Mexicano se desconoce la forma en que los dinoflagelados bentónicos responden a estos cambios, pero uno de los probables efectos del cambio de fase es el incremento masivo de macroalgas, lo que tendría como consecuencia un posible aumento del hábitat para estos organismos epífitos. Por lo tanto, este estudio está enfocado a determinar los cambios poblacionales de las especies más importantes dinoflagelados bentónicos en función de las variaciones de temperatura en dos sistemas arrecifales de la costa de Quintana Roo (Puerto Morelos e Isla Contoy) sobre los géneros de macroalgas *Amphiroa* (alga coralina) y *Dictyota* (alga carnosa).

## 3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 3.2.1. MUESTREO

Se realizaron 9 muestreos aproximadamente cada 20 días, desde el mes de abril hasta el mes noviembre de 2015, en cada uno de los sitios de estudio (Isla Contoy y Puerto Morelos) (Cuadro 5). En cada muestreo se colectaron 10 especímenes de cada género de macroalga *Amphiroa* y *Dictyota* de manera aleatoria de acuerdo a Lobel *et al.* (1988) quienes demostraron que un tamaño de  $n=10$  era el mínimo para estimar los promedios de abundancia de dinoflagelados minimizando el error estándar de la media (Figura 21). Se obtuvieron un total de 40 muestras por muestreo, siendo recolectadas 360 muestras en total. Cada macroalga fue almacenada en una bolsa sellada y mantenida a temperatura ambiente hasta su procesamiento y fijación en el laboratorio. De igual manera, en cada sitio se tomaron muestras puntuales de nutrientes, 4 muestras por sitio y se colocaron sensores data logger marca HOBO para las mediciones de temperatura a una frecuencia de una hora en cada sitio.

**Cuadro 5.** Fechas de muestreos.

<b>Num. de muestreo</b>	<b>Fechas de los muestreos</b>
<b>1</b>	16 de Abril
<b>2</b>	8 de Mayo
<b>3</b>	29 de Mayo
<b>4</b>	22 de Junio
<b>5</b>	09 de Julio
<b>6</b>	10 de Agosto
<b>7</b>	28 de Agosto
<b>8</b>	17 de Septiembre
<b>9</b>	04 de Noviembre

### 3.2.2. PROCESAMIENTO DE MUESTRAS.

Para el análisis de cada muestra de macroalga se realizaron los siguientes pasos:

- Se agitó vigorosamente la bolsa durante 2 min para desprender los dinoflagelados asociados a las macroalgas.
- Se retiró la macroalga y el volumen de agua remanente se depositó en una probeta para obtener el volumen de la muestra
- Del volumen total se tomó una submuestra de 100 ml que se fijó con formaldehído al 4% de concentración final. Esta muestra etiquetada y sellada se almacenó hasta su análisis.
- Se pesó la macroalga después de haberle eliminado el exceso de agua con papel absorbente.

### 3.2.3. CONTEO Y ESTIMACIÓN DE LA DENSIDAD DE LOS DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS

El análisis cuantitativo de los dinoflagelados bentónicos se realizó con la ayuda de un microscopio invertido Carl Zeiss Modelo Axiovert 40 CFL. Sólo se contabilizaron las células con contenido celular. Para el conteo se utilizaron dos técnicas dependiendo de la densidad de especímenes en las muestras. Para altas densidades se utilizó la cámara de conteo Sedgewick-Rafter, mientras que para densidades bajas se usó la cámara de sedimentación de Utermöhl. Este método se recomienda cuando la densidad de dinoflagelados es más baja, o bien se realiza el conteo de una especie poco abundante, en cuyo caso se debe realizar el conteo de la cámara de sedimentación completa.

Para estimar la concentración de dinoflagelados bentónicos, expresada en  $\text{cel}\cdot\text{g}^{-1}$  de macroalga, se realizaron los siguientes cálculos:

- Si se utiliza una cámara de conteo Sedgewick-Rafter:

$$D = N \times \left( \frac{1000}{Cc} \right) \times \left( \frac{Vm}{Pm} \right)$$

Dónde:

*D*: densidad celular en  $\text{cel/g}$

*N*: Número de células contadas de una especie determinada

*Cc*: Número de cuadraditos barridos

*Vm*: Volumen de la muestra original (mL)

*Pm*: Peso húmedo de la macroalga (g)

- Si se utiliza el método Utermöhl:

$$D = N \times \left(\frac{S}{s}\right) \times \left(\frac{Vm}{Vs}\right) \times \left(\frac{1}{Pm}\right)$$

Dónde:

*D*: densidad celular en cel/g

*N*: Número de células contadas de una especie determinada

*S*: Área total de la cámara de conteo (mm<sup>2</sup>)

*s*: Área de la placa de sedimentación barrida (mm<sup>2</sup>)

*V<sub>m</sub>*: Volumen de la muestra original

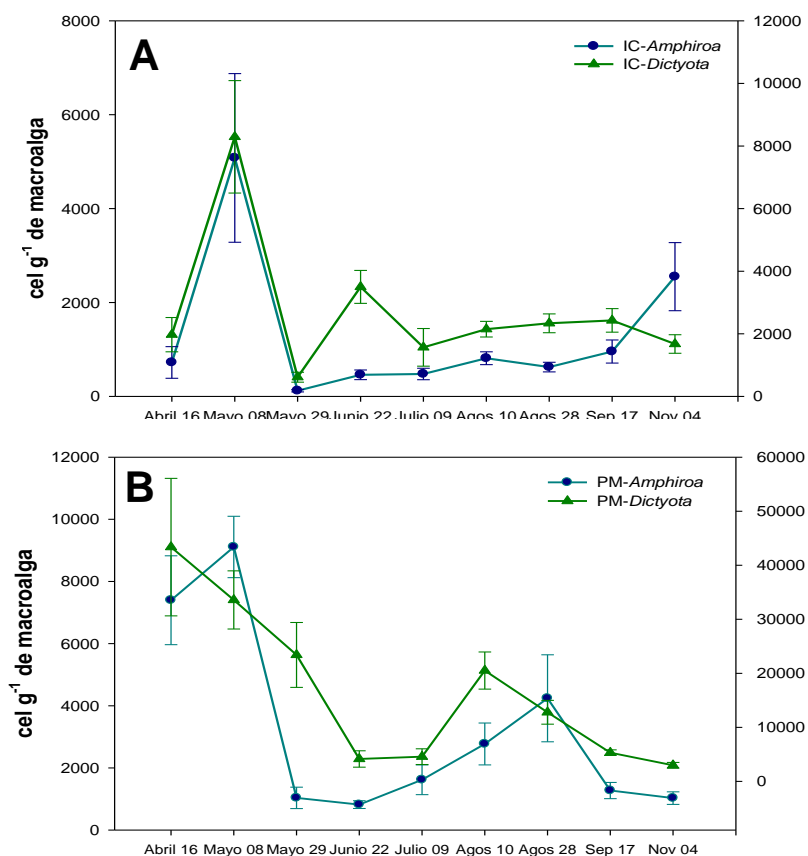
*V<sub>s</sub>*: Volumen sedimentado en la cámara de conteo (mL)

*P<sub>m</sub>*: Peso húmedo de la macroalga (g).

### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. DENSIDADES TOTALES DE DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS

El género *Dictyota* registró los mayores valores promedio en las densidades de células dinoflagelados bentónicos totales durante los muestreos en los dos sitios, siendo Puerto Morelos (PM) donde se presentaron las mayores abundancias de hasta 43,367 cel·g<sup>-1</sup> macroalga, mientras que Isla Contoy (IC) presentó densidades de hasta 8,293 cel·g<sup>-1</sup> macroalga. El género *Amphiroa* en Puerto Morelos presentó las densidades más altas de 9,110 cel·g<sup>-1</sup> y en Isla Contoy alcanzó cifras de 5,080 cel·g<sup>-1</sup>. La mayor densidad se observó el 8 de Mayo en Isla Contoy en ambas macroalgas, aunque antes (16 de abril) y después (29 de mayo) las densidades fueron semejantes a los demás meses. En Puerto Morelos la mayor abundancia se observó el 16 de abril sobre *Dictyota* y el 8 de mayo en *Amphiroa* (Figura 22).



**Figura 22.** Gráfica de densidades totales de dinoflagelados bentónicos en los dos sitios de muestreo, en los dos géneros de macroalga. A) Isla Contoy (IC). B) Puerto Morelos (PM).



### 3.3.2. DENSIDADES PROMEDIO DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS DE DINOFLAGELADOS BENTÓNICOS.

#### 3.3.2.1. ESPECIES SELECCIONADAS

En este estudio se reportaron 20 especies de seis géneros, de las cuales se seleccionaron las 10 especies mostradas en el Cuadro 6. El criterio de selección fue que estuvieran presentes en la mayoría de los muestreos para poder conocer las variaciones de su abundancia respecto al tiempo. Ocho especies fueron identificadas plenamente durante los conteos, excepto las especies de *Coolia*, sobre las cuales no hay evidencia de que todos los organismos observados pertenezcan a la misma especie, aunque es posible determinar la identidad de *Coolia* como género, por ello se agrupó como *Coolia* spp a todos los especímenes de este género. En el caso del género *Gambierdiscus*, los especímenes registrados se asignaron a *G. cf. carolinianus* debido a que fue la especie a la que más se asemejaron los especímenes a los que se les hizo el análisis de placas, aunque es posible que haya otras especies no detectadas contribuyendo a las densidades de este taxa.

**Cuadro 6.** Especies de dinoflagelados seleccionados y su presencia en los muestreos.

Especies	Isla Contoy		Puerto Morelos	
	<i>Dictyota</i>	<i>Amphiroa</i>	<i>Dictyota</i>	<i>Amphiroa</i>
<i>Coolia</i> spp	-	2,3	-	-
<i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i>	-	-	-	-
<i>Ostreopsis heptagona</i>	1,2,3,4,5,6	1,2,3,4,5,6,7	-	-
<i>O. cf. marinus</i>	-	-	-	-
<i>Prorocentrum belizeanum</i>	-	3	-	-
<i>P. elegans</i>	3,9	3,5	-	4,5
<i>P. emarginatum</i>	-	9	-	7
<i>P. hoffmannianum</i>	-	-	-	-
<i>P. lima</i>	-	-	-	-
<i>P. rathymum</i>	3	6,7,9	-	-

El guión (-) significa que la especie se encontró presente en todos los muestreos  
1-9 Números correspondientes a los muestreos del cuadro 5.

#### 3.3.2.2. DENSIDADES TOTALES DE LAS ESPECIES SELECCIONADAS

Las densidades totales promedio de los dinoflagelados seleccionados en el género *Dictyota* en Puerto Morelos presentaron la mayor densidad en el mes de abril con  $38,471 \pm 2,220 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$ , disminuyendo hasta  $3,958 \pm 151 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$  en junio y experimentando nuevamente un aumento en el mes de agosto a  $18,244 \pm 1032 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$ . La densidad mínima

se observó en noviembre con  $2,590 \pm 154 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . En Isla Contoy con un orden de magnitud menor respecto a Puerto Morelos, la máxima densidad se observó a principios de mayo con  $8,031 \pm 820 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  presentando la densidad mínima a finales del mismo mes ( $528 \pm 23 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Después, en el mes de junio se observó un aumento de densidad a  $2,665 \pm 226 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  manteniéndose constante los siguientes meses hasta noviembre donde disminuyó a  $991 \pm 62 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ .

Para la macroalga *Amphiroa* en Puerto Morelos la máxima densidad se detectó a principios del mes de mayo con  $8,803 \pm 702 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  teniendo un descenso a  $978 \pm 84 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  a finales del mismo mes. A finales de agosto presentó un aumento a  $4,010 \pm 308 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y la mínima densidad se presentó en el mes de noviembre con  $956 \pm 52 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . En Isla Contoy la mayor densidad se presentó igualmente a principios del mes de mayo con  $4,965 \pm 485 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y la mínima densidad a finales de ese mes siendo de  $73 \pm 4 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . En los siguientes meses hubo ligeros aumentos llegando hasta  $1,388 \pm 120 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en noviembre.

La observación más importante es que el patrón de variabilidad de los dinoflagelados totales está influenciado por la variabilidad de *Ostreopsis*, género que contribuyó entre el 80% y 90% a la densidad total en ambos sitios. En Isla Contoy *O. cf. marinus* fue la especie numéricamente dominante y en Puerto Morelos fue la contribución conjunta de *O. cf. marinus* y *O. heptagona*. La suma de las densidades del resto de los géneros considerados (*Coolia*, *Gambierdiscus* y *Prorocentrum*) presentaron un patrón diferente, de un orden de magnitud menor con respecto a la densidad de *Ostreopsis*. En *Dictyota*, la mayor densidad se observó en agosto en Puerto Morelos llegando a  $4,969 \pm 194 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y a  $1,467 \pm 73 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  para Isla Contoy; las menores densidades se presentaron en noviembre para Puerto Morelos con  $908 \pm 63 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ , y de  $410 \pm 22 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  para Isla Contoy. En *Amphiroa*, en Puerto Morelos la máxima densidad se observó en septiembre con un valor de  $812 \pm 73 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y la mínima en mayo con  $121 \pm 8 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . Mientras que en Isla Contoy las densidades máximas fueron de  $540 \pm 30 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y las mínimas de  $44 \pm 3 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  las cuales presentaron al inicio y final del mes de mayo respectivamente (Figura 23).

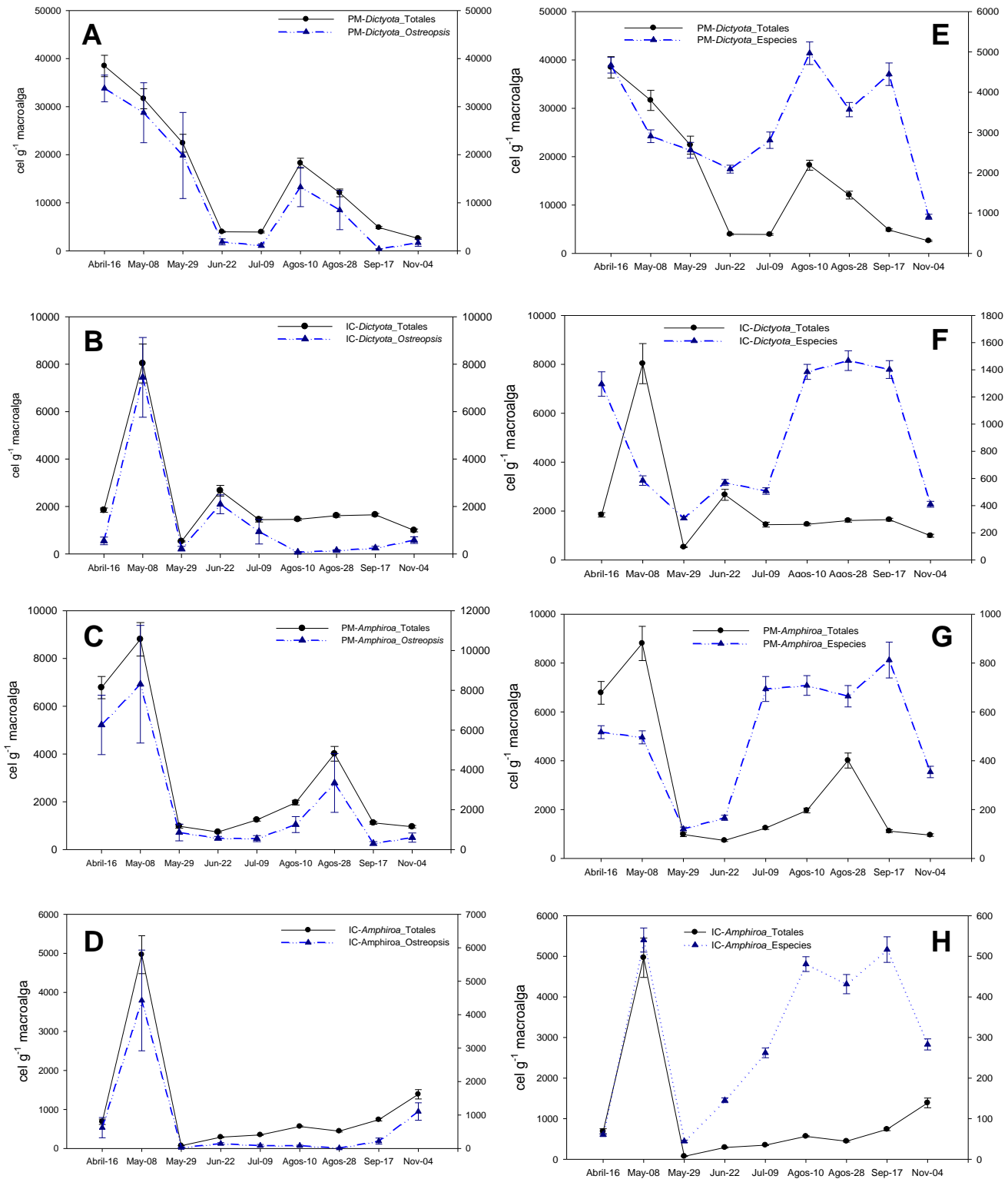


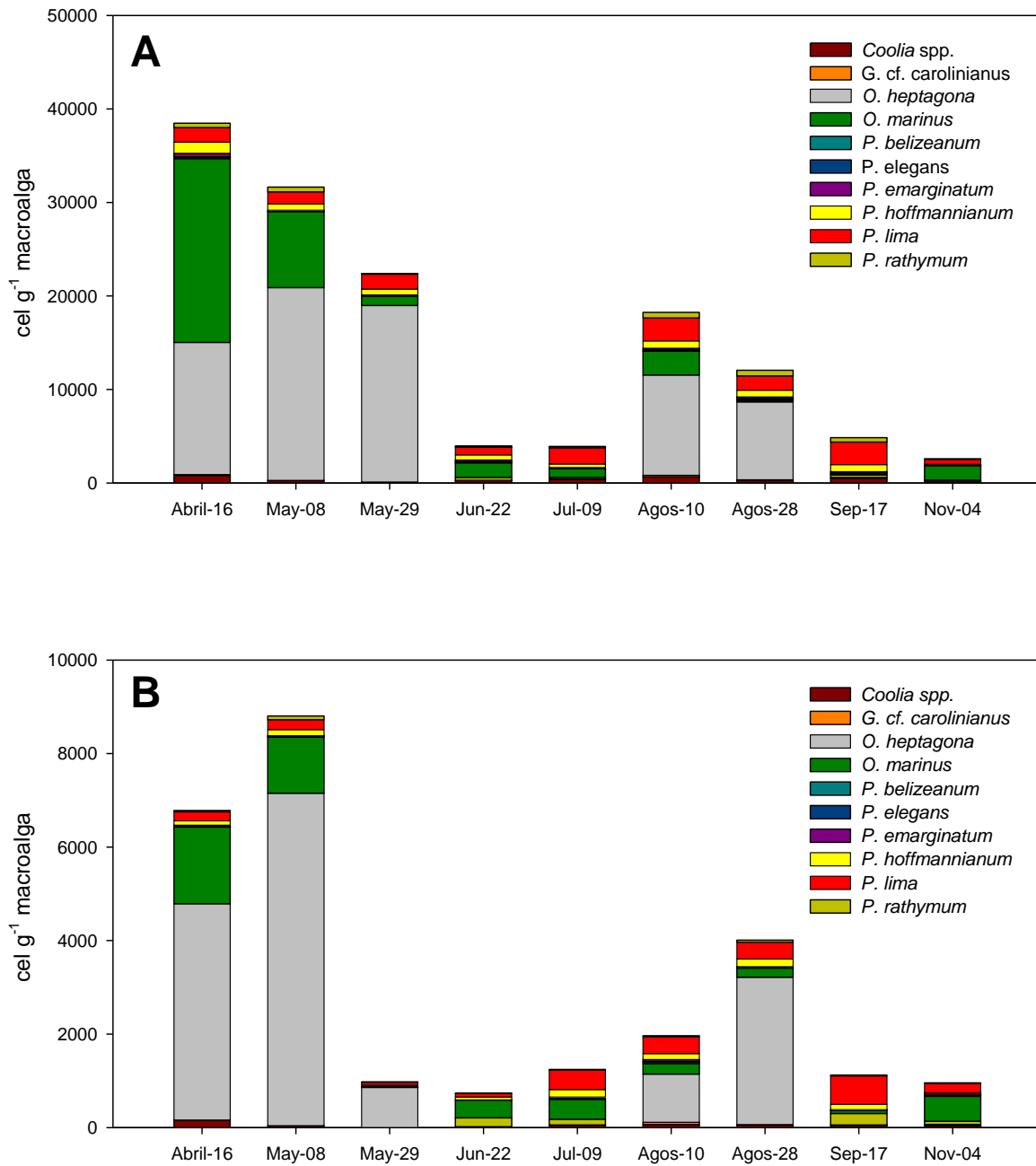
Figura 23. Gráficas de las variaciones en las densidades de los dinoflagelados. A-D. Gráficas de las densidades totales y las densidades del género *Ostreopsis*. E-H. Gráficas de las densidades totales y las densidades de las especies excepto las del género *Ostreopsis*.

### 3.3.3. CONTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES POR MACROALGA POR SITIO

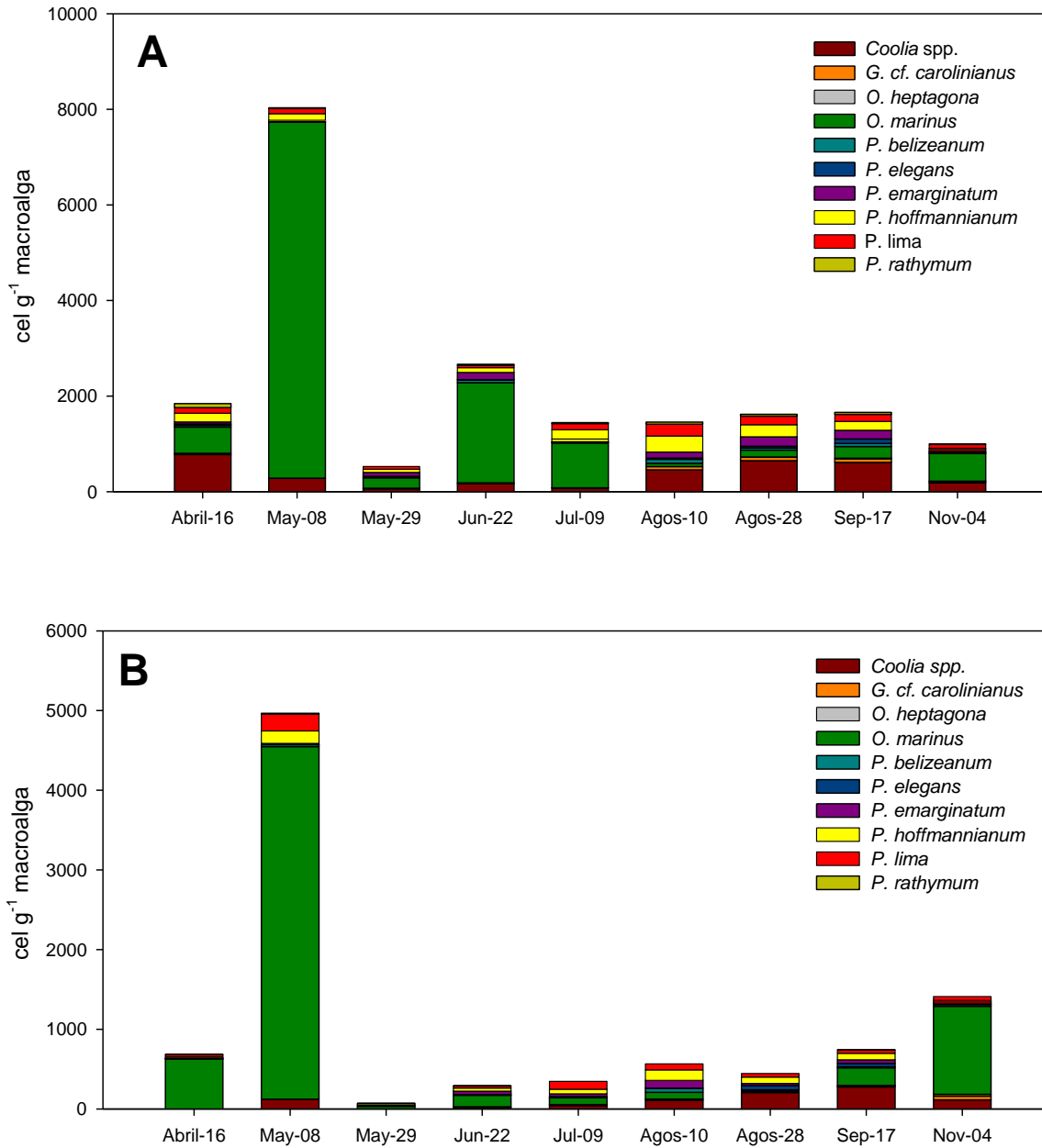
Los valores promedio de las densidades de las especies más importantes de dinoflagelados para los dos sitios de muestreo en *Dictyota* se muestran en cuadro 7 y las de *Amphiroa* en el cuadro 8. Las especies dominantes para Isla Contoy fueron *O. cf. marinus* y *Coolia spp.* y para Puerto Morelos *O. heptagona*, *O. cf. marinus* y *Prorocentrum lima*.

En *Dictyota* en Puerto Morelos, *O. heptagona* presentó la mayor densidad en los meses de mayo ( $20,606 \pm 3,910 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y agosto ( $8,318 \pm 1,295 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), mientras que *O. cf. marinus* fue más abundante en el mes de abril ( $19,672 \pm 6,192 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), junio ( $1,559 \pm 537 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y noviembre ( $1,574 \pm 365 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ). *Prorocentrum lima* fue abundante únicamente en los meses de julio ( $1,728 \pm 743$ ) y septiembre ( $2,452 \pm 855 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ). En esta misma macroalga pero en Isla Contoy, *O. heptagona* se observó en agosto con densidades marginales. *O. cf. marinus* fue dominante en el mes de mayo ( $7,446 \pm 1,681 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), junio ( $2,094 \pm 399 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), julio ( $937 \pm 518 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y noviembre ( $581 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), mientras que *Coolia spp.* lo fue en los meses de abril ( $777 \pm 215 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), agosto ( $648 \pm 165 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y septiembre ( $615 \pm 124 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Figura 24).

En el género *Amphiroa* en Puerto Morelos la dominancia de *O. heptagona* se observó en abril ( $4,625 \pm 960 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), mayo ( $7,109 \pm 832 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y agosto ( $3,150 \pm 1,086 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), mientras que *O. cf. marinus* fue durante los meses junio ( $377 \pm 65 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), julio ( $428 \pm 138 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y noviembre ( $533 \pm 118 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ). En Isla Contoy para este mismo género de macroalga, *O. cf. marinus* fue dominante en abril ( $623 \pm 302 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), mayo ( $4,425 \pm 1,504 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), junio ( $144 \pm 31 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y noviembre ( $1,105 \pm 260 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), *Coolia spp.* en agosto ( $206 \pm 44 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y septiembre ( $276 \pm 89 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) y *Prorocentrum lima* en el mes de julio ( $100 \pm 42 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Figura 25).



**Figura 24.** Gráficas de densidades de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos en Puerto Morelos. A. *Dictyota* B. *Amphiroa*.



**Figura 25.** Gráficas de densidades de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos en Isla Contoy. A) *Dictyota*, B) *Amphiroa*.

**Cuadro 7.** Valores promedio de las densidades de los dinoflagelados bentónicos en *Dictyota*.

<b>Puerto Morelos</b>											
	<i>Coolia</i> <i>spp.</i>	<i>G. cf.</i> <i>carolinianus</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>heptagona</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>cf. marinus</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>belizeanum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>elegans</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>emarginatum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>hoffmannianum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>lima</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>rathymum</i>	<i>Total</i>
16-abril	803	94	14,129	19,672	90	98	377	1,188	1,544	475	38,471
08-may	263	23	20,606	8,132	64	5	73	683	1,281	516	31,645
29-may	75	26	18,876	967	41	13	115	621	1,595	74	22,403
22-jun	260	26	307	1,559	71	61	178	544	811	142	3,958
09-jul	369	50	179	922	51	20	63	373	1,728	154	3,910
10-ago	645	178	10,728	2,549	35	100	174	784	2,452	599	18,244
28-ago	260	90	8,318	172	146	77	136	724	1,527	609	12,059
17-sep	495	94	252	147	63	110	51	751	2,405	479	4,846
04-nov	164	18	109	1,574	28	8	21	74	534	59	2,590
<b>Isla Contoy</b>											
	<i>Coolia</i> <i>spp.</i>	<i>G. cf.</i> <i>carolinianus</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>heptagona</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>cf. marinus</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>belizeanum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>elegans</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>emarginatum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>hoffmannianum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>lima</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>rathymum</i>	<i>Total</i>
16-abril	777	25	0	548	35	29	46	181	117	84	1,843
08-may	279	3	0	7,446	20	5	17	136	117	7	8,031
29-may	60	10	0	220	31	0	80	66	59	0	528
22-jun	169	19	0	2,094	60	3	151	98	50	21	2,665
09-jul	79	3	0	937	22	5	56	194	130	19	1,445
10-ago	457	67	0	72	82	27	125	337	245	45	1,457
28-ago	648	70	7	144	45	34	199	252	180	39	1,612
17-sep	615	75	10	247	64	93	182	185	148	41	1,649
04-nov	184	30	6	581	7	0	28	75	76	10	991

**Cuadro 8.** Valores promedio de las densidades de los dinoflagelados bentónicos en *Amphiroa*.

Puerto Morelos											
	<i>Coolia</i> <i>spp.</i>	<i>Gambierdiscus</i> <i>sp.1</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>heptagona</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>cf. marinus</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>belizeanum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>elegans</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>emarginatum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>hoffmannianum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>lima</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>rathymum</i>	<i>Total</i>
16-abr-15	160	4	4,625	1,639	9	16	16	92	192	28	6,781
08-may-15	36	5	7,109	1,199	22	3	5	130	212	81	8,803
29-may-15	6	3	849	9	3	2	8	27	63	8	978
22-jun-15	16	3	191	377	1	0	7	59	76	5	734
09-jul-15	49	7	122	428	24	0	25	159	422	9	1,243
10-ago-15	66	48	1,029	227	38	11	37	126	358	25	1,964
28-ago-15	54	11	3,150	196	16	16	0	163	361	44	4,010
17-sep-15	44	13	246	61	13	4	3	116	607	14	1,119
04-nov-15	39	28	69	533	13	5	5	55	202	8	956
Isla Contoy											
	<i>Coolia</i> <i>spp.</i>	<i>Gambierdiscus</i> <i>sp.1</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>heptagona</i>	<i>Ostreopsis</i> <i>cf. marinus</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>belizeanum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>elegans</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>emarginatum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>hoffmannianum</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>lima</i>	<i>Prorocentrum</i> <i>rathymum</i>	<i>Total</i>
16-abr-15	2	3	0	623	4	3	2	17	26	4	684
08-may-15	123	0	0	4,425	24	2	13	157	213	8	4,965
29-may-15	6	0	0	28	0	0	18	17	3	1	73
22-jun-15	21	7	0	144	5	3	44	38	27	1	290
09-jul-15	44	11	0	85	17	0	33	57	100	1	347
10-ago-15	111	13	0	85	47	4	98	131	76	0	565
28-ago-15	206	6	0	14	13	54	28	79	45	0	445
17-sep-15	276	14	5	221	12	43	46	82	41	3	738
04-nov-15	115	46	22	1,105	21	6	0	48	47	0	1,388



### 3.3.4. CORRELACIONES ENTRE ESPECIES DE LA MISMA ESPECIE DE MACROALGA

En los cuadros 9 y 10 se presenta la matriz de correlaciones entre especies.

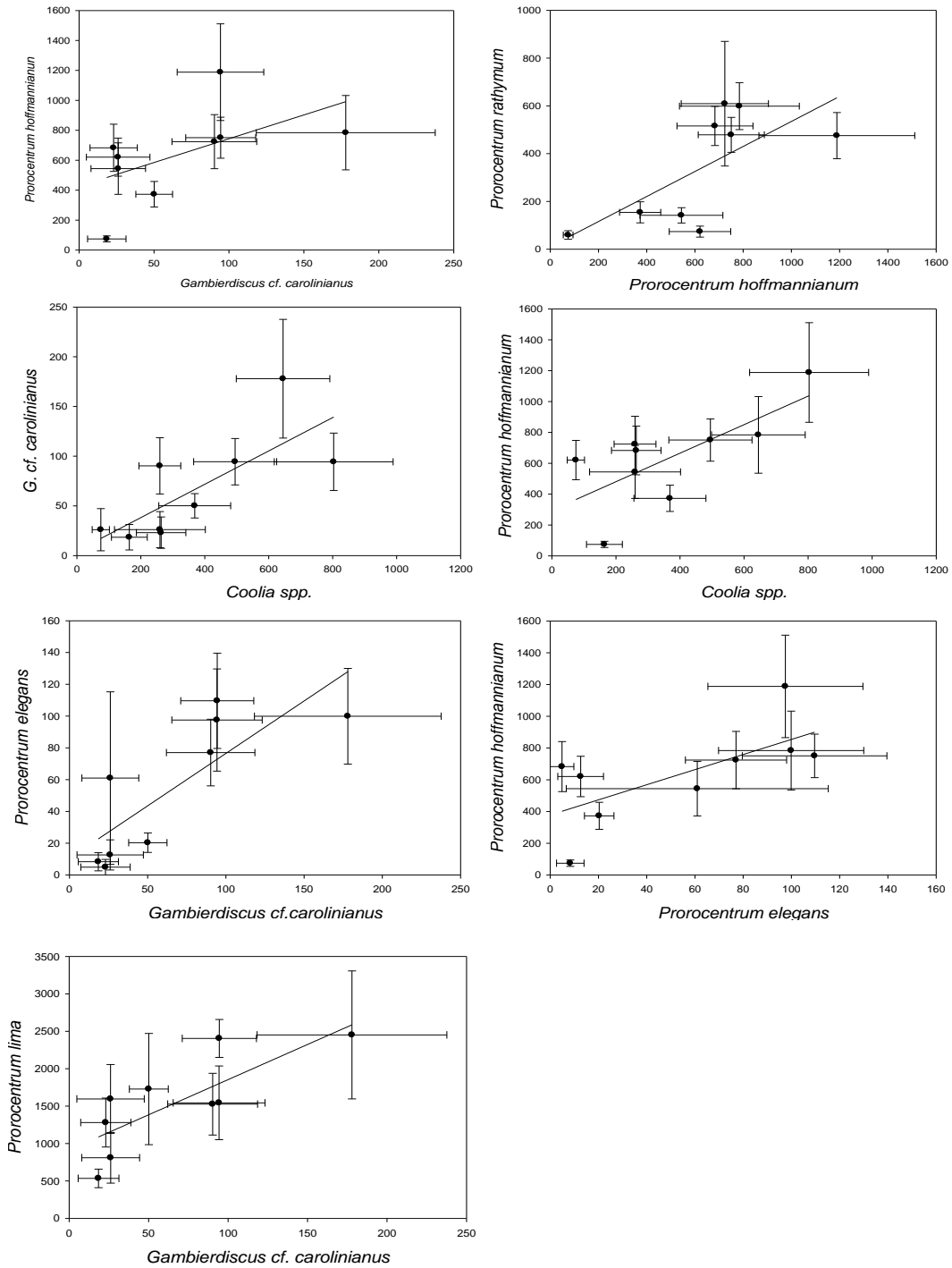
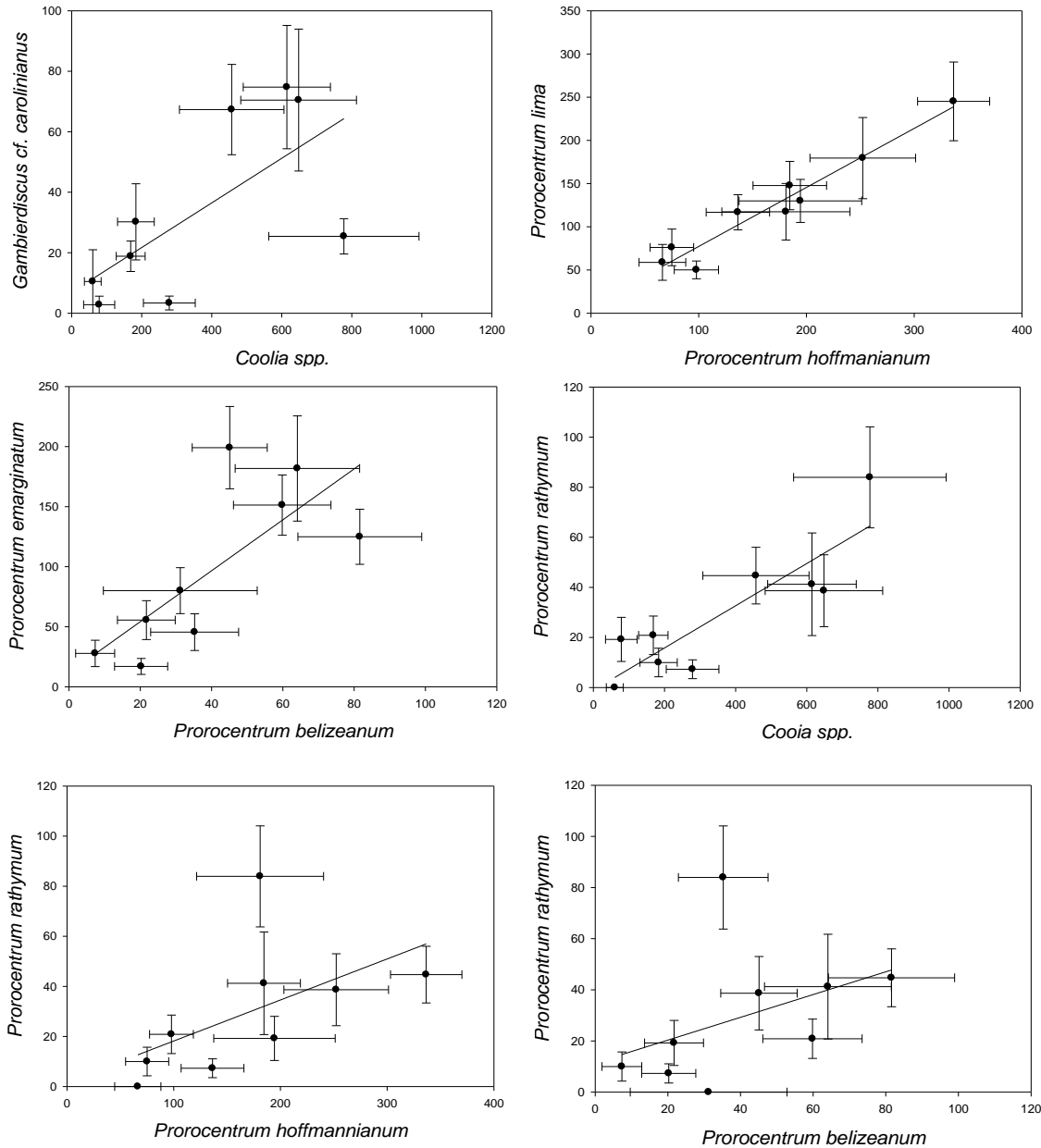


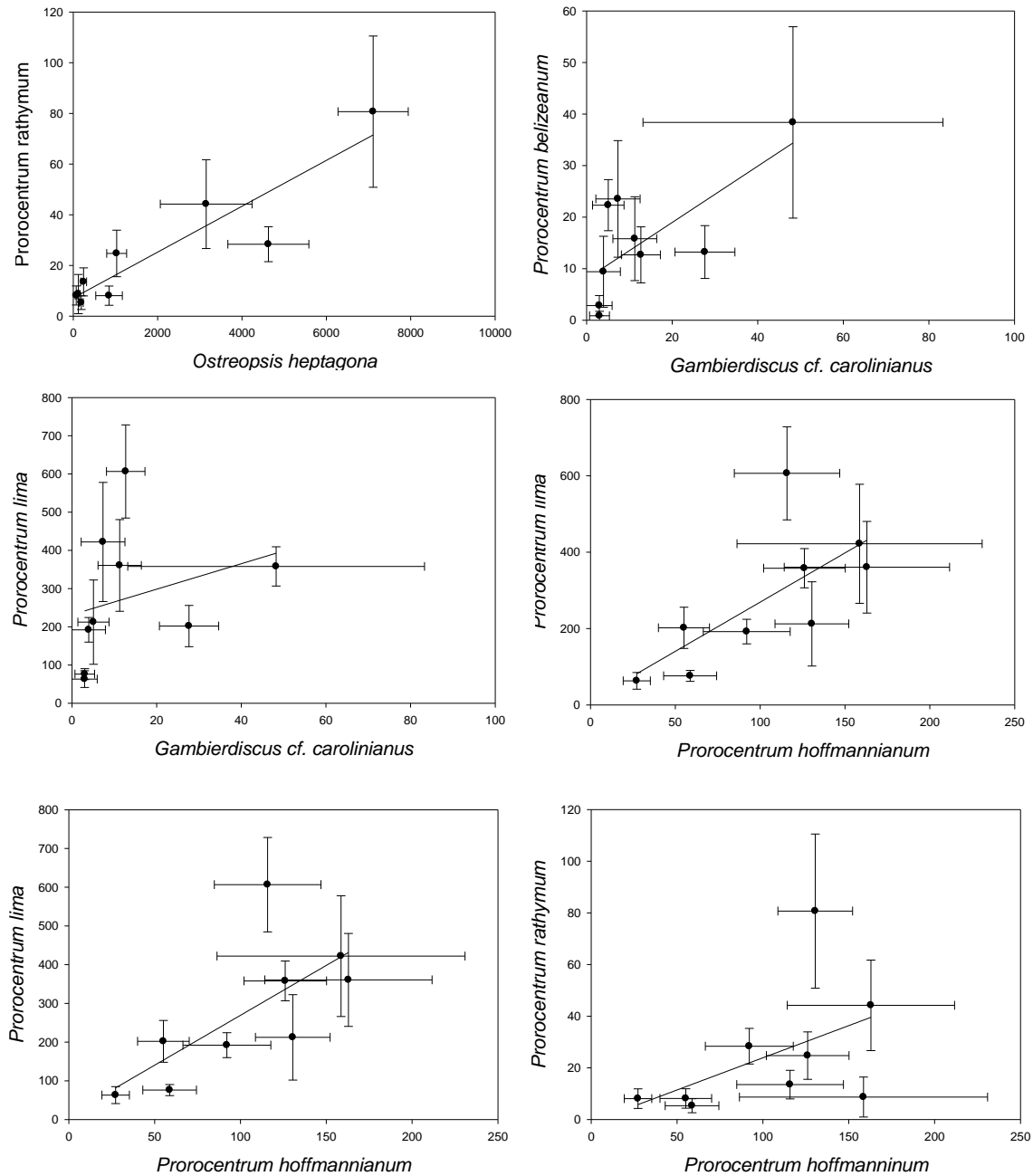
Figura 26. Correlaciones entre especies en Puerto Morelos *Dictyota*.

En Puerto Morelos, en el género *Dictyota* se detectó la mayoría de correlaciones entre especies, *Gambierdiscus cf. carolinianus* se correlacionó positivamente con *Coolia spp.* ( $r=0.75, p=0.019$ ), *P. hoffmannianum* ( $r=0.78, p=0.035$ ), *P. lima* ( $r=0.78, p=0.012$ ) y *P. elegans* ( $r=0.95, p<0.001$ ), siendo esta última asociación la más fuerte en el sitio. La especie *Coolia spp.* se asoció con *P. hoffmannianum* ( $r=0.70, p=0.012$ ). *P. elegans* a su vez, se relacionó con *P. hoffmannianum* ( $r=0.71, p=0.029$ ). Finalmente, *P. hoffmannianum* se correlacionó con *P. rathymum* ( $r=0.68, p=0.042$ ) (cuadro 9, Figura 26).



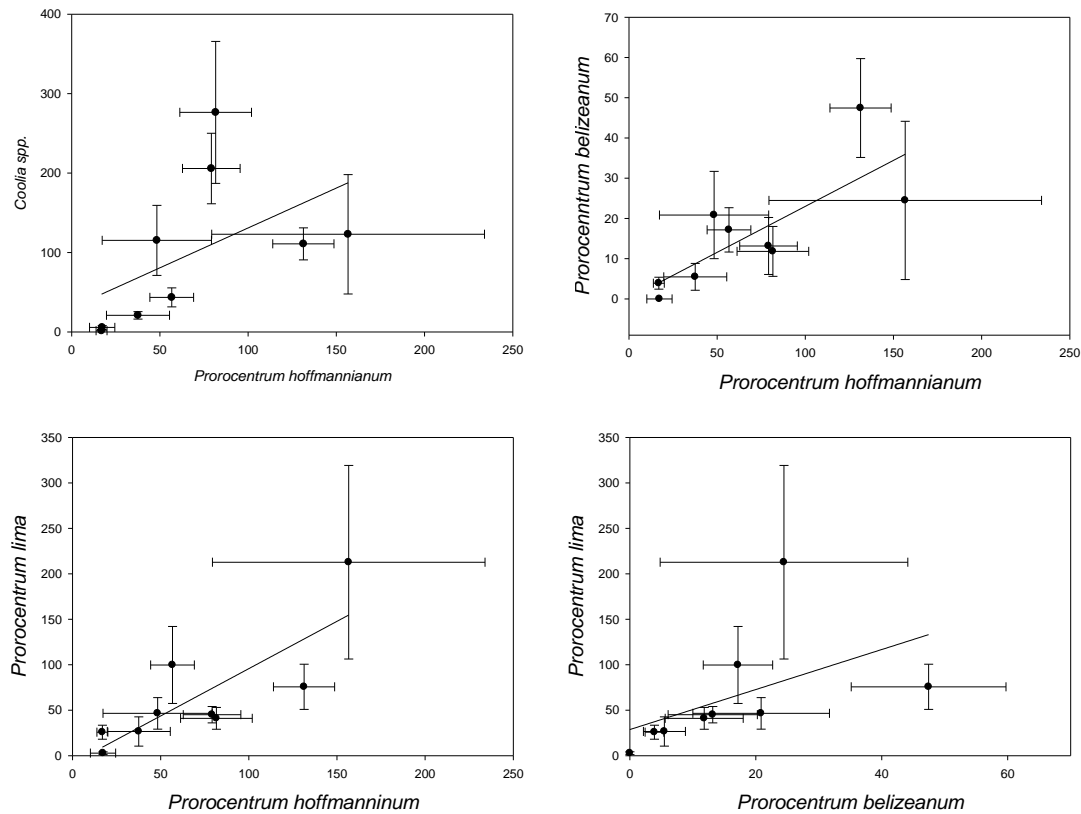
**Figura 27.** Correlaciones entre especies en Isla Contoy en la macroalga *Dictyota*

En Isla Contoy, en la misma macroalga, *G. cf. carolinianus* se asoció con *Coolia* spp. ( $r=0.66$ ,  $p=0.04$ ); *Coolia* a su vez se relacionó con *P. rathymum* ( $r=0.78$ ,  $p=0.012$ ). *P. belizeanum* se correlacionó con *P. emarginatum* ( $r=0.78$ ,  $p=0.012$ ) y *P. rathymum* ( $r=0.70$ ,  $p=0.035$ ). Por otra parte, *P. hoffmannianum* se asoció con *P. lima* ( $r=0.93$ ,  $p<0.001$ ) y con *P. rathymum* ( $r=0.66$ ,  $p=0.049$ ) (Cuadro 9, Figura 27)



**Figura 28.** Correlaciones entre especies en Puerto Morelos en la macroalga *Amphiroa*

En el género *Amphiroa* la asociación más fuerte fue en Puerto Morelos entre *O. heptagona* y *P. rathymum* ( $r=0.80$ ,  $p=0.009$ ); *G. cf. carolinianus* se relacionó con *P. belizeanum* ( $r=0.68$ ,  $p=0.042$ ) y *P. lima* ( $r=0.66$ ,  $p=0.049$ ). *P. hoffmannianum* se asoció con *P. belizeanum* ( $r=0.71$ ,  $p=0.029$ ), *P. lima* ( $r=0.75$ ,  $p=0.019$ ) y *P. rathymum* ( $r=0.70$ ,  $p=0.035$ ) (Cuadro 10, Figura 28).



**Figura 29.** Correlaciones entre especies en Isla Contoy en la macroalga *Amphiroa*

En Isla Contoy *P. hoffmannianum* se asoció con *Coolia* ( $r=0.78$ ,  $p=0.012$ ), *P. belizeanum* ( $r=0.80$ ,  $p=0.009$ ) y con *Procentrum lima*. Finalmente, *P. belizeanum* se relacionó con *P. lima* ( $r=0.91$ ,  $p<0.001$ ) (Cuadro 10, Figura 29).

**Cuadro 9.** Correlaciones entre especies de dinoflagelados bentónicos en *Dictyota*.

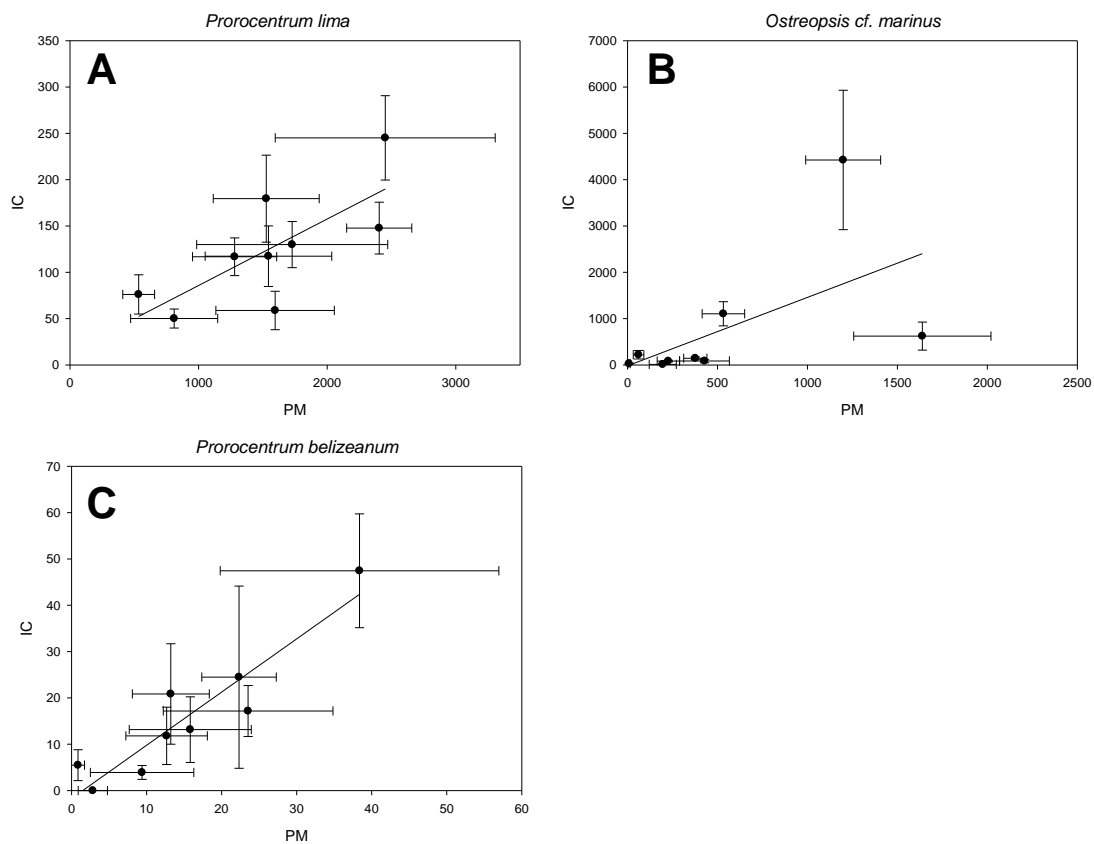
<b>Puerto Morelos</b>				
	<i>Coolia spp.</i>	<i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i>	<i>Prorocentrum elegans</i>	<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>
<i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i>	r=0.75 p=0.019	-	-	-
<i>Prorocentrum elegans</i>	-	r=0.95 p>0.001	-	-
<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	r=0.70 p=0.035	r=0.78 p=0.012	r=0.72 p=0.029	-
<i>Prorocentrum lima</i>	-	r=0.78 p=0.012	-	-
<i>Prorocentrum rathymum</i>	-	-	-	r=0.68 p=0.042
<b>Isla Contoy</b>				
	<i>Coolia spp.</i>	<i>Prorocentrum belizeanum</i>	<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	
<i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i>	r=0.66 p=0.049	-	-	
<i>Prorocentrum emarginatum</i>	-	r=0.78 p= 0.012	-	
<i>Prorocentrum lima</i>	-	r=0.93 p=0.0002	-	
<i>Prorocentrum rathymum</i>	r=0.78 p=0.012	r=0.70 p=0.035	r=0.66 p=0.049	

**Cuadro 10.** Correlaciones entre especies de dinoflagelados bentónicos en *Amphiroa*

<b>Puerto Morelos</b>				
	<i>Gambierdiscus carolinianus</i>	<i>Ostreopsis heptagona</i>	<i>Prorocentrum belizeanum</i>	<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>
<i>Prorocentrum belizeanum</i>	r = 0.68 p=0.042	-	-	-
<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	-	-	r = 0.72 =0.030	-
<i>Prorocentrum lima</i>	r = 0.67 p=0.050	-	-	r = 0.75 p=0.020
<i>Prorocentrum rathymum</i>	-	r = 0.80 p=0.010	-	r = 0.70 p=0.036
<b>Isla Contoy</b>				
	<i>Coolia spp.</i>	<i>Prorocentrum belizeanum</i>	<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	
<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	r = 0.78 p= 0.012	r = 0.80 p=0.009	-	
<i>Prorocentrum lima</i>	-	r = 0.91 p=0.0005	r = 0.78 p=0.012	

### 3.3.5. CORRELACIONES ENTRE LAS MISMAS ESPECIES EN LA MISMA MACROALGA ENTRE SITIOS.

Para determinar si las especies de dinoflagelados variaban en la misma macroalga independientemente del sitio se realizaron correlaciones. En *Dictyota* se observó sólo una correlación positiva para *P. lima* ( $r=0.66$ ,  $p=0.049$ ), mientras que en *Amphiroa* solo se presentó en *O. cf. marinus* ( $r=0.73$ ,  $p=0.0024$ ) y *P. belizeanum* ( $r=0.86$ ,  $p=0.002$ ) (Figura 30).

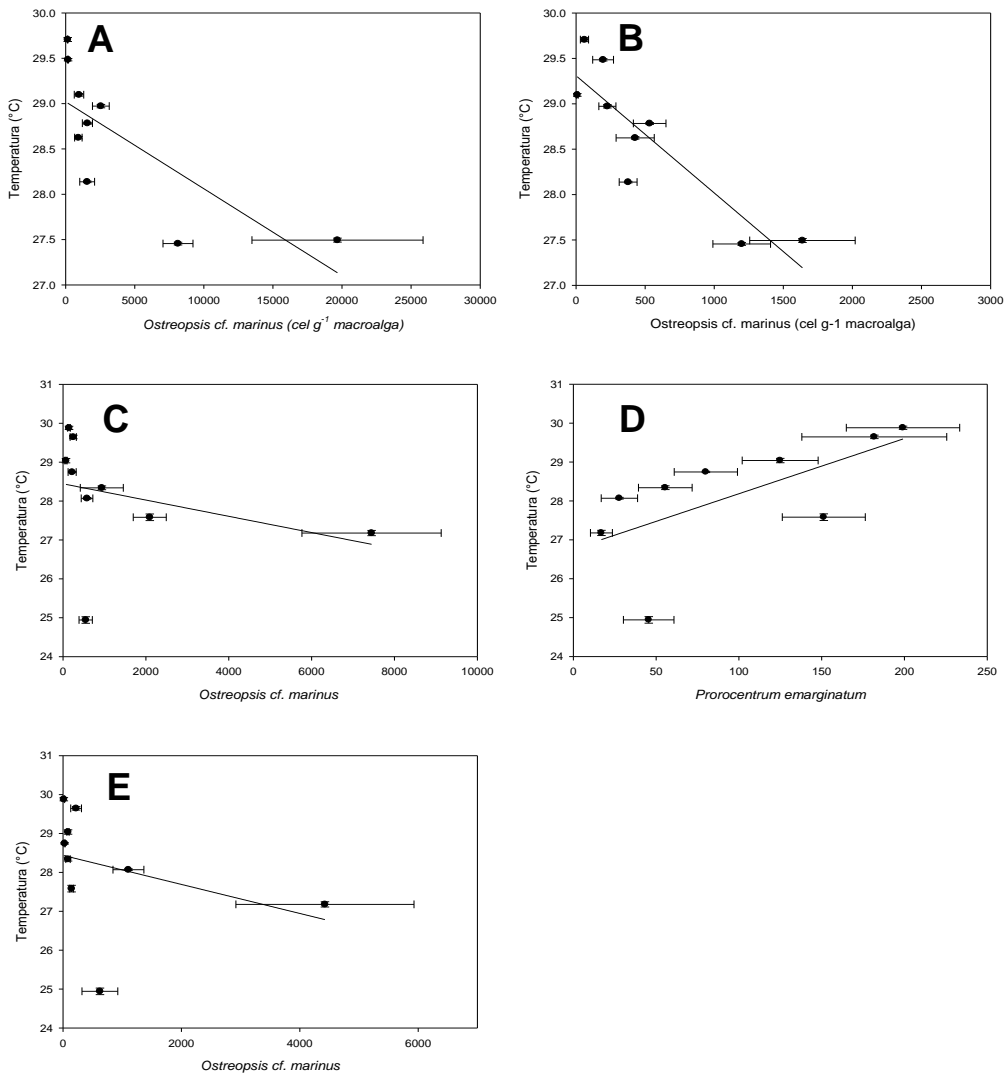


**Figura 30.** Correlaciones entre densidades de la misma especie entre sitios. A. *Prorocentrum lima* en *Dictyota* B. *Ostreopsis cf. marinus* en *Amphiroa*. C. *Prorocentrum belizeanum* en *Amphiroa*.

### 3.3.6. TEMPERATURA

Para determinar si las variaciones de temperatura tienen incidencia en la densidad poblacional de los dinoflagelados bentónicos se realizaron correlaciones con las densidades de cada especie.

Puerto Morelos se asoció con la temperatura en las dos macroalgas, en el género *Dictyota* se correlacionó negativamente *O. cf. marinus* ( $r=-0.78$ ,  $p=0.012$ ). Para *Amphiroa* se presentó una relación negativa para las especies de *O. cf. marinus* ( $r=-0.86$ ,  $p=0.002$ ) (Figura 31).

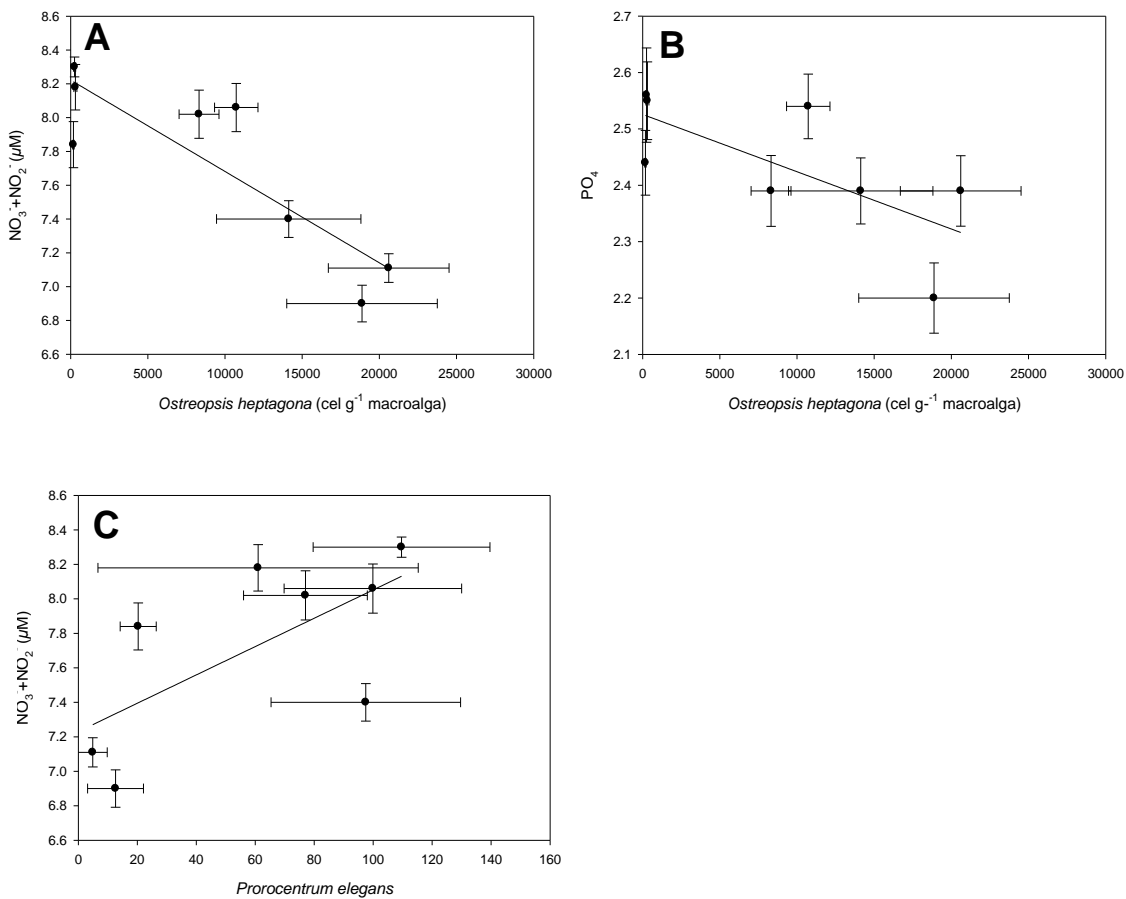


**Figura 31.** Correlaciones de temperatura. A) Puerto Morelos en *Dictyota*. B) Puerto Morelos en *Amphiroa*. C-D) Isla Contoy en *Dictyota*. E) Isla Contoy en *Amphiroa*.

En Isla Contoy para *Dictyota* la correlación con la temperatura fue negativa con *O. cf. marinus* ( $r=-0.73$ ,  $p=0.024$ ) y positiva con *P. emarginatum* ( $r=0.76$ ,  $p=0.015$ ). En *Amphiroa* la correlación también fue negativa con *O. cf. marinus* ( $r=-0.71$ ,  $p=0.029$ ) (Figura 30).

### 3.3.7. NUTRIENTES

Se realizó un análisis de correlación entre las densidades de dinoflagelados y los nutrientes  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  y  $\text{PO}_4$ . Solamente se observaron correlaciones significativas en Puerto Morelos en el género *Dictyota* entre  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  y  $\text{PO}_4$  con *O. heptagona* aunque dichas correlaciones fueron negativas ( $r=-0.71$ ,  $p=0.046$ ;  $r=0.7$ ,  $p=0.049$ ). Por el contrario para *P. elegans* se observó una correlación positiva con  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  ( $r=0.73$ ,  $p=0.036$ ). No se observaron correlaciones significativas para *Amphiroa* en ningún sitio, ni para *Dictyota* en Isla Contoy (Figura 32).



**Figura 32.** Correlaciones de nutrientes en Puerto Morelos en *Dictyota*. A)  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  vs *O. heptagona*. B)  $\text{PO}_4$  vs *O. heptagona*. C)  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  vs *P. elegans*.



### 3.4. DISCUSIÓN

#### Densidades totales

Los resultados de las densidades totales de los dinoflagelados bentónicos arrojaron que la mayor abundancia se presentó en Puerto Morelos en el género *Dictyota* con  $43,367 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  de macroalga en el mes de abril. Otros estudios realizados en sitios del Caribe reportaron densidades similares. Por ejemplo, Morton y Faust (1997) reportaron en Belice  $4,627 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ , mientras que Tester *et al.* (2014) reportaron  $12,759 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ , Delgado *et al.*, (2006) contabilizaron  $1,150 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y  $1,437 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en dos ciclos de muestreo en Cuba. En el Golfo de México, Okolodkov *et al.* (2007, 2014) reportaron densidades máximas de  $3.2 \times 10^5 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y  $3.2 \times 10^3 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en el arrecife de Veracruz y la costa norte de Yucatán respectivamente. En el Pacífico Parson y Preskit (2007) reportaron densidades de  $4.8 \times 10^3 \pm 4,902 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en las Isla de Hawái, y Vila *et al.* (2001) reportaron densidades máximas de  $146,443 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . Si bien los datos de este estudio caen dentro del rango de los trabajos presentados, no son fácilmente comparables debido a que las especies de macroalga sobre las que se reportan tienen notable diferencias morfológicas y de densidad. En este sentido, no es posible comparar el área de un talo cilíndrico como *Acanthophora* con el talo laminar de *Ulva*, como tampoco se puede comparar la densidad de un alga coralina altamente calcificada, con el talo laminar de *Dictyota*.

#### Especies seleccionadas

En este estudio se seleccionaron las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos respecto a su frecuencia de aparición en los muestreos como por su abundancia. Bajo estos criterios, se seleccionaron 10 especies de los géneros *Ostreopsis*, *Gambierdiscus*, *Coolia* y *Prorocentrum*. La mayoría de los trabajos sobre la dinámica de las poblaciones de este grupo de dinoflagelados se han basado en estos géneros. En Cuba, se trabajó con *Gambierdiscus toxicus*, *G. caribaeus*, *Prorocentrum lima*, *P. belizeanum*, *P. mexicanum*, *P. concavum*, *Coolia monotis* y *Ostreopsis lenticularis* (Delgado *et al.*, 2006; Peraza-Escarrá y Moreira-González, 2012). En Belice se seleccionaron estas mismas especies además de *O. heptagona*. En el Golfo de México, aparte de estos géneros también fueron incluidas especies de los géneros *Amphidinium*, *Sinophysis*, *Bysmatrum* y *Cabra* (Okolodkov *et al.*, 2007, 2014). En las islas de Hawái (Parson y Preskitt, 2007) y en el atolón de Johnston (Richlen y Lobel, 2011), ambas en el

Océano Pacífico los estudios incluyeron los géneros *Ostreopsis*, *Gambierdiscus*, *Bysmatrum*, *Prorocentrum* y *Amphidinium*, mientras que en el Mar Mediterráneo se han realizado estudios sobre los géneros *Ostreopsis*, *Coolia* y *Prorocentrum* (Vila *et al.*, 2001).

### **Abundancia de las especies más importantes de dinoflagelados bentónicos.**

Las especies del género *Ostreopsis* fueron las que presentaron las mayores densidades en los dos sitios en los dos géneros de macrolagas seleccionadas. *O. heptagona* tuvo una contribución de aproximadamente el 90% de la abundancia total sobre *Dictyota* en Puerto Morelos, alcanzando su mayor densidad en mayo con  $20,606 \pm 3,910 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . También en mayo se observó en Isla Contoy pero con *O. cf. marinus*, densidades de  $7,446 \pm 1,681 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . Este mismo patrón se observó en el género *Amphiroa* donde *O. heptagona* presentó valores promedio de  $7,109 \pm 832 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  y *O. marinus* de  $4,425 \pm 1,504 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en el mes de mayo. Otros estudios en el Caribe donde *Ostreopsis* ha sido abundante, comprenden la zona centro-sur de Cuba donde *O. lenticularis* fue dominante sobre *Dictyota* presentado una de las mayores densidades con un valor de  $5.89 \times 10^5 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  para el mes de febrero (Peraza-Escarrá y Moreira-González, 2012). En el Pacífico, en Hawái Parsons y Preskitt (2007) reportaron concentraciones de hasta  $4,388 \pm 4,825 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  de *O. sp.1*, densidad semejante a la encontrada en este trabajo en Isla Contoy, mientras que en el Mediterráneo, Vila *et al.* (2001) reportaron densidades de  $596,000 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ , un orden de magnitud más de lo encontrado en este estudio. Lo anterior implica que globalmente, *Ostreopsis* puede variar de  $10^4$  a  $10^5$ , aunque extraordinariamente se han reportado *blooms* de hasta  $>1.4 \times 10^6 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  (Shears y Ross, 2009).

A diferencia de este trabajo, en el Noreste de Cuba la dominancia fue de *Prorocentrum lima* con densidades en el rango de  $10^4$ - $10^5 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  (Delgado *et al.*, 2006). Esta especie también fue dominante en el arrecife de Veracruz con abundancias de hasta  $29,756 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en mayo (Okolodkov *et al.*, 2007). En este estudio *P. lima* presentó la mayor abundancia en el mes de septiembre en Puerto Morelos sobre *Dictyota* con densidades de  $2,452 \pm 855 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ , valor similar al registrado en Belice por Tester *et al.* (2014) para el género *Prorocentrum* ( $2,580 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Asimismo, se han reportado otras especies dominantes como *P. rathymum* en la parte norte de la Península de Yucatán con abundancias de  $2.4 \times 10^4 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$  en el mes de mayo (Okolodkov *et al.*, 2014). En este trabajo *P. rathymum* presentó la mayor abundancia en el mes de agosto ( $6.09 \times 10^3 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ).

*Gambierdiscus*, el género más importante implicado en la ciguatera, se ha reportado en bibliografía densidades de hasta  $4 \times 10^3 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$  en Belice, siendo incluso, una de las especies dominantes en esa zona (Morton y Faust 1997; Tester *et al.*, 2014). Sin embargo, en este trabajo, *Gambierdiscus cf. carolinianus*, la especie más representativa de este género en las muestras analizadas, presentó densidades bajas, de aproximadamente  $178 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$  en Puerto Morelos sobre *Dictyota*, y hasta un orden de magnitud menos en *Amphiroa*. Al parecer existen otros factores diferentes del tipo de sustrato controlando la abundancia del *Gambierdiscus*. Richlen y Lobel (2011) mencionan que la profundidad favorece la abundancia de *Gambierdiscus*, porque a mayor profundidad se favorece la estabilidad del agua, condición preferida por este género. Las muestras de este estudio provienen de la cresta arrecifal, ubicadas en ambos sitios a  $<1.5\text{m}$  de profundidad, lo que mantiene a las camas de macroalgas permanentemente expuestas a la energía mecánica del viento. Por otra parte, Loeffler *et al.* (2015), no encontraron un efecto directo de la profundidad en la abundancia de *Gambierdiscus*, pero sí de la herbivoría. Siendo el Caribe Mexicano un escenario de eventos frecuentes de ciguatera, es lógico suponer que durante este trabajo no se abarcaron las poblaciones núcleo de este género. El género *Coolia* no fue numéricamente relevante en este trabajo en ningún sitio en ninguna de las fechas muestreadas pues sus densidades en cualquiera de las algas siempre fueron  $<1 \times 10^3 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$ . En Isla Contoy donde fue abundante en abril alcanzó  $777 \pm 25 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$  sobre *Dictyota* mientras que para *Amphiroa* sólo lo fue en agosto y septiembre. En comparación con los números reportados de este género, en el Mediterráneo, Vila *et al.*, (2001) reportaron cantidades de hasta  $33,825 \text{ cel} \cdot \text{g}^{-1}$  en la macroalga *Laurencia gr. obtusa*.

### **Sustrato**

En este estudio se utilizaron dos géneros de macroalgas de dos grupos funcionales que dominarían en condiciones ambientales opuestas (Littler y Littler, 1984). *Dictyota* presentó mayores densidades de dinoflagelados para las dos zonas arrecifales mientras que en *Amphiroa* sus densidades fueron un orden de magnitud menor. Es posible que estas diferencias se deban a las diferencias morfológicas de estas macroalgas o a una preferencia por *Dictyota*. En cualquier caso, el escenario que se puede presentar en estos ecosistemas es que si la dominancia la representan las algas carnosas (*Dictyota*), las densidades totales por unidad de área de los dinoflagelados serían mucho mayores a

que si las algas coralinas (*Amphiroa*) predominaran en el arrecife. Basado en los datos, las densidades de dinoflagelados serían menores, debido a la diferencia en un orden de magnitud entre estos dos géneros de macroalga. Estos dos géneros de macroalgas presentan diferencias morfológicas obvias: *Dictyota* es un alga carnosa blanda, de talo laminar, mientras que las algas coralinas son cilíndricas, rígidas y altamente calcificadas. La dificultad para comparar las densidades de dinoflagelados (o de cualquier otro epífito) se basa en la gran variabilidad entre las razones superficie/peso que presentan las macroalgas (Lobel *et al.*, 1988; Tester *et al.*, 2014), ya que la unidad e comparación sería  $\text{cel}\cdot\text{cm}^{-2}$  y no  $\text{cel}\cdot\text{g}^{-1}$ . Sin embargo, tomando en cuenta la dominancia de *Dictyota* en los arrecifes estudiados, pudiera ser que sólo considerando las especies de esta macroalga en los programas de monitoreo se podría tener una perspectiva amplia de la dinámica de los dinoflagelados en estos sistemas.

### **Correlaciones entre especies y sitios**

Las asociaciones entre especies permiten determinar la composición taxonómica de las comunidades de dinoflagelados. Esta premisa se basa en que la coocurrencia de dos o más especies es posible si responden de manera similar, aunque no igual a la variabilidad del medio. En este estudio se observaron correlaciones muy semejantes entre macroalgas en ambos sitios. Sobre *Dictyota*, se detectaron asociaciones de *Gambierdiscus cf. carolinianus* y *Coolia* con especies del género *Prorocentrum* (*P. hoffmannianum*, *P. rathymum*, *P. lima* y *P. elegans*). Lo mismo sucedió con *Amphiroa*, con excepción de que en Puerto Morelos *Ostreopsis heptagona* se correlacionó con *P. rathymum*. Las comunidades del presente trabajo fueron muy semejantes a las presentadas por Richlen y Lobel (2011), se observó que *Ostreopsis* no presentó asociaciones con las demás especies. Por ejemplo, *O. cf. marinus* fue la especie más abundante, pero no parece estar asociada con otras especies. Una posible explicación es que acapare todo el espacio disponible, o que sus controles ambientales sean diferentes a las de otras especies. Las correlaciones de la misma especie entre los dos sitios sólo se presentaron en *Prorocentrum lima* para *Dictyota* y *P. belizeanum* y *O. cf. marinus* para *Amphiroa*. Estas correlaciones sugieren que los efectos locales no son tan importantes como lo pudieran ser fenómenos de mayor escala los que controlen las poblaciones de estas especies.

## Temperatura

En este trabajo las asociaciones con la temperatura se presentaron negativamente con la especie de *O. cf marinus*, lo que sugiere que estas especies prosperan mejor en las temporadas menos cálidas. En el caso particular, esta especie presentó su mayor densidad entre 27-27.5°C. Es posible que la temperatura se encuentre cercana a los 27°C para el crecimiento óptimo de esta especie, lo que explicaría los picos de abundancia presentados en abril y mayo. Peraza-Escarrá y Moreira-González (2012), registraron las mayores abundancias de *Ostreopsis* en el mes de febrero con una temperatura de 26 °C. Sin embargo, no encontraron una correlación con la temperatura. Parsons y Preskitt (2007), encontraron una correlación baja entre la temperatura y *Ostreopsis* sp.1 ( $r=0.249$ ,  $p=0.005$ ). Carnicer *et al.*, (2015) cultivaron una cepa de *Ostreopsis* de Isla Reunión muy semejante morfológicamente a la descrita en este trabajo manteniendo los cultivos a 26°C. Es evidente que aunque *Ostreopsis* se desarrolla en climas cálidos, es el género dominante en climas subtropicales (Shears y Ross, 2009; Granéli *et al.*, 2011). Por otra parte, *P. emarginatum* se correlacionó positivamente con la temperatura ( $r=0.76$ ,  $p=0.015$ ), lo que coincide con el trabajo de Parsons y Preskitt (2007), aunque estos autores encontraron un correlación más baja ( $r=0.208$ ,  $p=0.019$ ). Vila *et al.* (2001) no encontraron correlaciones significativas con la abundancia de dinoflagelados y la temperatura.

## Nutrientes

Las correlaciones significativas se encontraron únicamente en Puerto Morelos en la macroalga *Dictyota*. De igual forma en este sitio, *O. heptagona* se correlacionó negativamente con las concentraciones de  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$  y  $\text{PO}_4$  debido que las mayores abundancias de esta especie se presentaron con las concentraciones más bajas de este estudio (6.8-7.2  $\mu\text{M}$  de  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$ , 2.3  $\mu\text{M}$  de  $\text{PO}_4$ ). A este respecto y en sentido contrario, Parsons y Preskitt (2007) encontraron que la especie *O. sp.1* se correlacionó con estos nutrientes en forma positiva,  $r=0.398$  ( $p<0.001$ ) para  $\text{NO}_3+\text{NO}_2$ , y  $r=0.32$  ( $p<0.001$ ) para el  $\text{PO}_4$ . Vila *et al.* (2001) y Peraza-Escarrá y Moreira-González (2012) no encontraron correlaciones significativas de las especies de dinoflagelados con los nutrientes. La falta de significancia entre las concentraciones de nutrientes y la abundancia de los dinoflagelados ha sido evidente al menos con *Gambierdiscus*, que ha sido las especie más estudiada (Parsons y Preskitt, 2007; Loeffler *et al.*, 2015).

### 3.5. REFERENCIAS

- Anderson, D. M., J. M. Burkholder, W. P. Cochlan, P. M. Glibert, C.J. Gobler, C. A. Heil y G. A. Vargo (2008). Harmful algal blooms and eutrophication: examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful Algae*, 8(1), 39-53.
- Bagnis, R., A. M., Legrand y A., Inoue (1990). Follow-up of a bloom of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* on a fringing reef of Tahiti, in: Toxic Marine Phytoplankton, Graneli, E., Sundstrom, B., Edler, L., Anderson, D. M. (eds). Elsevier. New York. pp. 98–103.
- Bagnis, R., J. Bennett., C. Prieur, y A. M. Legrand (1985). The dynamics of three toxic benthic dinoflagellates and the toxicity of ciguatera surgeon fish in French Polynesia. *Toxic dinoflagellates*. Elsevier Science Publishing, 177-182.
- Ballantine, D. L., T. R. Tosteson y A. T. Bardales (1988). Population dynamics and toxicity of natural populations of benthic dinoflagellates in southwestern Puerto Rico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119(3), 201-212.
- Bomber, J. W., R. R. Guillard, y W. G. Nelson (1988). Roles of temperature, salinity, and light in seasonality, growth, and toxicity of ciguatera-causing *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo (Dinophyceae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 115(1), 53-65.
- Carlson R. D. y D. R. Tindall (1985) Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in Virginia Islands, in: *Toxic Dinoflagellates*, Anderson D. M., White S.W. y Baden D.G. (eds). Elsevier. New York. pp. 171-176.
- Carnicer, O., A. Tunin-Ley, K. B. Andree, J. Turquet, J. Diogène y M. Fernández-Tejedor (2015). Contribution to the genus *Ostreopsis* in Reunion Island (Indian Ocean): molecular, morphologic and toxicity characterization. *Cryptogamie Algologie*, 36(1), 101-119.
- Chateau-Degat, M. L., M. Chinain, N. Cerf, S. Gingras, B. Hubert y É. Dewailly (2005). Seawater temperature *Gambierdiscus* spp. variability and incidence of ciguatera poisoning in French Polynesia. *Harmful Algae*, 4(6), 1053-1062.
- Chinain, M., M. Germain, S. Paulliac, y A. M. Legrand (1999). Seasonal abundance and toxicity of the dinoflagellate *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae), the causative agent of ciguatera in Tahiti French Polynesia. *Marine Biology*, 135, 259–267.

- Cohen, I. y A. Neori (1991). *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. I. Ammonia uptake kinetics and nitrogen content. *Botanica Marina*, 34(6), 475-482.
- Delgado, G., C. H. Lechuga-Devéze, G. Popowski, L. Troccoli y C. A. Salinas (2006). Epiphytic dinoflagellates associated with ciguatera in the northwestern coast of Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 54(2), 299-310.
- Ferrari, R., M. Gonzalez-Rivero, J.C. Ortiz, y P. J. Mumby (2012). Interaction of herbivory and seasonality on the dynamics of Caribbean macroalgae. *Coral Reefs*, 31(3), 683-692.
- Granéli, E., K. N. Vidyaratna, E. Funari, P. R. T. Cumaratunga y R. Scenati (2011). Can increases in temperature stimulate blooms of the toxic benthic dinoflagellate *Ostreopsis ovata*?. *Harmful Algae* 10, 65–172.
- Hales, S., Weinstein, P. y A. Woodward (1999). Ciguatera (fish poisoning), El Niño, and Pacific sea surface temperatures. *Ecosystem Health*, 5(1), 20-25.
- Hokama, Y., J. Ebesu, D. A. Asuncion, H. Nagai, (1996). Growth and cyclic studies of *Gambierdiscus toxicus* in the natural environment and in culture. *Harmful and Toxic Algal Blooms*, 313-315.
- Kitamura, M., T. Koyama, Y. Nakano, y D. Uemura (2007). Characterization of a natural inducer of coral larval metamorphosis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 340(1), 96-102.
- Lartigue, J., E. L. Jester, R. W. Dickey y T. A. Villareal (2009). Nitrogen source effects on the growth and toxicity of two strains of the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus*. *Harmful Algae*, 8(5), 781-791.
- Litaker, R. W., M. W. Vandersea, M. A. Faust, S. R. Kibler, A. W. Nau, W. C. Holland y P. A. Tester (2010). Global distribution of ciguatera causing dinoflagellates in the genus *Gambierdiscus*. *Toxicon*, 56(5), 711-730.
- Littler, M. M., y D. S. Littler (1984). Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. *Progress in Phycological Research*, 3, 323-364.
- Lobel, P. S., D. M. Anderson y M. Durand-Clement (1988). Assessment of ciguatera dinoflagellate populations: sample variability and algal substrate selection. *The Biological Bulletin*, 175(1), 94-101.
- Loeffler, C. R., M. L. Richlen, M. E. Brandt y T. B. Smith (2015). Effects of grazing, nutrients, and depth on the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus* in the US Virgin Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 531, 91-104.

- Morton, S. L., D. R. Norris y J. W. Bomber (1992). Effect of temperature, salinity and light intensity on the growth and seasonality of toxic dinoflagellates associated with ciguatera. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 157 (1), 79-90.
- Morton, S.L., y M. A. Faust, (1997). Survey of toxic epiphytic dinoflagellates from the Belizean barrier reef ecosystem. *Bulletin of Marine Science*, 61(3), 899-906.
- Nakahara, H., T. Sakami, M. Chinain, y Y. Ishida. (1996). The role of macroalgae in epiphytism of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). *Phycological Research*, 44(2), 113-117.
- Okolodkov, Y, G. Campos-Bautista, I. Gárate-Lizárraga, J.A.G. González-González, M. Hoppenrath y V. Arenas (2007). Benthic and epiphytic dinoflagellates in the Gulf of Mexico. *Aquatic Microbial Ecology*, 47, 223–237
- Okolodkov, Y. B., F. D. C. M. Virgilio, J. A. A. Castillo, A. C. A. Trujillo, S. Espinosa-Matias y A. H. Silveira (2014). Seasonal changes in epiphytic dinoflagellate assemblages near the northern coast of the Yucatan Peninsula, Gulf of Mexico. *Acta Botánica Mexicana*, (107), 121-151.
- Parsons, M. L. y L. B. Preskitt (2007). A survey of epiphytic dinoflagellates from the coastal waters of the island of Hawai. *Harmful Algae*, 6(5), 658-669.
- Parsons, M. L., C. J. Settlemier y P. K. Bienfang (2010). A simple model capable of simulating the population dynamics of *Gambierdiscus*, the benthic dinoflagellate responsible for ciguatera fish poisoning. *Harmful Algae*, 10(1), 71-80.
- Peraza Escarrá, R., y A. R. Moreira González (2012). Composición y abundancia de dinoflagelados epibentónicos tecados potencialmente tóxicos de la Ensenada Guajimico, región Centro-Sur de Cuba. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, 29 (1), 59-66.
- Petersen, D., M. Laterveer y H. Schuhmacher (2005). Innovative substrate tiles to spatially control larval settlement in coral culture. *Marine Biology*, 146(5), 937-942.
- Richlen, M. L. y P. S. Lobel, (2011). Effects of depth, habitat, and water motion on the abundance and distribution of ciguatera dinoflagellates at Johnston Atoll, Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 421, 51-66.
- Roeder, K., K. Eler, S. Kibler, P. Tester, H. Van-The, L. Nguyen-Ngoc, G. Gerdt, y B. Luckas (2010). Characteristic profiles of ciguatera toxins in different strains of *Gambierdiscus* spp. *Toxicon*, 56, 731–738.



- Saint-Martin, K., M. Durand-Clement y P. Bourdeau (1988). Contribution a l'étude des rapports entre les macroalgues et *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae), agent causal de la ciguatera. *Cryptogamie Algologie*, 9(3), 195-202.
- Shears N. T. y P. M. Ross (2009). Blooms of benthic dinoflagellates of the genus *Ostreopsis* an increasing and ecologically important phenomenon on temperate reefs in New Zealand and worldwide. *Harmful Algae*, 8, 916-925.
- Tester, P. A., R. L. Feldman, A. W. Nau, S. R. Kibler y R. W. Litaker (2010). Ciguatera fish poisoning and sea surface temperatures in the Caribbean Sea and the West Indies. *Toxicon*, 56(5), 698-710.
- Tester, P. A., S. R. Kibler, W. C. Holland, G. Usup, M. W. Vandersea, C. P. Leaw, L. P. D. Tenn, J. E. Larsen, N. Mohammad-Noor, M. A. R. Faust y R. W. Litaker (2014). Sampling harmful benthic dinoflagellates: comparison of artificial and natural substrate methods. *Harmful Algae*, 39, 8-25.
- Tindall D. R. y S. L. Morton (1998). Community dynamics and physiology of epiphytic/benthic dinoflagellates associated with ciguatera. *Nato Asi Series G Ecological Sciences*, 41, 293-314.
- Vila, M., E. Garcés y M. Masó (2001). Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecology*, 26(1), 51-60.

## CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL

### 4.1. DISCUSIÓN GENERAL

Varias especies de dinoflagelados bentónicos se han reportado como productores de toxinas. Como ya se mencionó, esto despertó un gran interés e impulsó la realización de estudios sobre diversos aspectos de estos organismos. Algunas especies reportadas en este estudio son productores de toxinas, las cuales están asociadas al padecimiento de la ciguatera y el Caribe se considera como un área ciguatoxigénica (Cuadro 11).

**Cuadro 11.** Especies reportadas en este estudio y su relación con la producción de toxinas

Especies	Referencia
<i>Amphidinium spp.</i>	Especies productoras de citotoxina (Maranda y Shimizu, 1996)
<i>Coolia spp</i>	Especies productoras de cooliatoxinas. (Nakajima <i>et al.</i> , 1981)
<i>Gambierdiscus cf. carolinianus</i>	Se desconoce
<i>Ostreopsis heptagona</i>	Especie reportada como toxica. (Norris <i>et al.</i> , 1985)
<i>O. cf. marinus</i>	Se desconoce
<i>P. arenarium</i>	Producción de ácido okadaico (OA) (Ten-Hage <i>et al.</i> , 2000).
<i>Prorocentrum belizeanum</i>	Producen ácido okadaico y pequeñas cantidades de Dinofisistoxinas-1 (DTX1) (Morton <i>et al.</i> , 1998).
<i>P. elegans</i>	Se desconoce
<i>P. emarginatum</i>	Se reporta baja actividad hemolítica (Turquet ,1997)
<i>P. hoffmannianum</i>	Productor de ácido okadaico y toxinas de acción rápida (Aikman <i>et al.</i> , 1993).
<i>P. lima</i>	Produce ácido okadaico (Murakami <i>et al.</i> , 1982; Lee <i>et al.</i> , 1989; Marr <i>et al.</i> , 1992), Dinofisistoxina-DTX1 (Marr <i>et al.</i> , 1992), Dinofisistoxina-DTX2, Dinofisistoxina-4 (DTX4) (Hu <i>et al.</i> , 1995), prorocentrolides (Torigoe <i>et al.</i> , 1988) y toxinas de acción rápida (Tindall <i>et al.</i> , 1989)
<i>P. rathymum</i>	No tóxico para bioensayo en <i>Artemia franciscana</i> (Mohammad-Noor <i>et al.</i> , 2007). Produce bajas concentraciones de ácido okadaico (Caillaud <i>et al.</i> , 2010).
<i>Sinophysis canaliculata</i>	No tóxico
<i>S. microcephalus</i>	No tóxico

Estas especies son parte de los ecosistemas de arrecifes de coral, los cuales son un atractivo muy importante para la zona debido a que albergan una gran biodiversidad y riqueza de organismos, lo que genera una gran derrama económica por parte del turismo. Sin embargo, hoy en día estos ambientes se encuentran amenazados por diversos factores, entre ellos, la pérdida de cobertura coralina, fenómeno que se le conoce como

cambio de fase, donde el espacio perdido por estos, está siendo aprovechado por macroalgas oportunistas (Hughes,1994), por ejemplo *Dictyota*. El género *Dictyota* fue el más abundante en los dos sitios de estudio. El escenario que presenta en el Caribe Mexicano podría ser el incremento de las densidades de género *Ostreopsis*, debido a su dominancia sobre esta macroalga, siendo de un orden de magnitud mayor en comparación con las densidades observadas en *Amphiroa*. Debido a las características morfológicas de este género de macroalga, se favorece el asentamiento de dinoflagelados bentónicos. Además, *Dictyota* tiene muy baja preferencia como alimento para los herbívoros (Cruz-Rivera y Villareal, 2006), lo que la constituye en un refugio para todos los epífitos que la habitan. La preferencia de los dinoflagelados por algas pardas en la zona también ha sido reportada por Delgado *et al.* (2006). Aunado a esto, la existencia de especies con potencial tóxico en esta región, traería como consecuencia el aumento de la producción de toxinas y posiblemente el aumento de casos de intoxicación por ciguatera. Cabe considerar que estas intoxicaciones son un fenómeno complejo, donde es necesario progresar en diversos estudios, como epidemiológicos, toxicológicos y ecológicos, que nos permitan conocer qué especies son productoras de toxinas en el Caribe, cuales son los factores que controlan la producción de estas toxinas, la relación existe en los picos observados de las especies con la transferencia de las toxinas a la cadena trófica, las especies de peces involucradas en la transferencia de toxinas, etc.

El conocimiento sobre los factores que afectan estas densidades es escasos y se han llevado a cabo principalmente en condiciones de cultivo en medios controlados, donde las especies de dinoflagelados no se encuentran en contacto con los diversos factores que podrían afectar sus densidades. Por ello, los resultados presentados en este estudio sobre el efecto de la temperatura y los nutrientes no son concluyentes. Pensamos que existe una gran cantidad de aspectos no considerados. Por ejemplo, las relaciones interespecíficas de herbivoría y competencia y/o cambios ambientales abruptos comunes en los sitios estudiados. Carlson y Tindall (1985) en sus resultados de la abundancia de estos organismos en las Islas Vírgenes, concluyeron que la distribución y abundancia de estos organismos no están limitadas a un solo factor sino a un conjunto de factores del medio en que se desarrollan. Se sabe qué factores como la temperatura, luz, nutrientes, turbulencias del agua, huracanes, tormentas, relaciones entre el sustrato afectan las densidades de estos organismos. La temperatura del agua suele ser un potente descriptor

de muchos fenómenos atmosféricos y oceanográficos que pueden controlar la densidad poblacional de los dinoflagelados. Kibler *et al.* (2012) indican que la relación de temperatura en el crecimiento para especies individuales puede tener un papel diferencial, o especie específico; por lo tanto la temperatura juega un papel significativo en la determinación de la distribución de especies particulares. En general, la mayoría de los estudios sobre los efectos de la temperatura y nutrientes se han realizado en especies de *Gambierdiscus* encontrando que su abundancia esta positivamente correlacionada con la temperatura del agua (Carlson y Tindall, 1985; Gillespie *et al.*, 1985; Bomber *et al.*, 1988; Morton *et al.*, 1992; Heil *et al.*, 1998; Bagnis *et al.*, 1990; Morton *et al.*, 1992; Hokama *et al.*, 1996; Chateau-Degat *et al.*, 2005; Parsons *et al.*, 2010; Tester *et al.*, 2010). En el caso del género *Ostreopsis* se encontró que la temperatura óptima para su crecimiento estaba en el intervalo de los 22 -26 °C (Scalco *et al.*, 2012). En este trabajo se encontraron sus picos en los meses de abril y mayo con un rango de temperatura de 25-27 °C.

De igual manera el efecto de la concentración y disponibilidad de nutrientes sobre la abundancia de dinoflagelados, no presentó resultados concluyentes. Carlson y Tindall (1985) observaron una mayor abundancia de *G. toxicus* en condiciones de alta concentración de nutrientes en las Islas Vírgenes, mientras que Parsons y Preskitt (2007) no encontraron este patrón en Hawái aunque reportaron la mayor abundancia de *G. toxicus* en una estación donde se midió la mayor concentración de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NO}_2^-$  ( $2.5 \mu\text{M}$ ). En contraparte, Lartigue *et al.*, (2009) no encontraron evidencia de que la fuente de nitrógeno (orgánico o inorgánico) afectara la toxicidad, aunque en presencia de bacterias, *Gambierdiscus* fue capaz de aumentar su tasa de crecimiento. Debido a todas estas variaciones que se observan en los diversos estudios de dinoflagelados bentónicos, existen resultados controversiales, determinados, probablemente por una multitud de factores locales. En consecuencia se desconocen realmente los factores que afectan las variabilidades de la población de dinoflagelados, y por lo tanto, la predicción de eventos de florecimiento es virtualmente imposible.

Uno de los aspectos más importantes de este estudio lo constituyó la dominancia del género *Ostreopsis*; mientras que el principal agente causal de la producción de ciguatoxina, *Gambierdiscus*, se encontró en densidades muy bajas ( $>178 \text{ cel}\cdot\text{g}^{-1}$ ), generándonos más preguntas para la región del Caribe: ¿las especies de *Gambierdiscus* están siendo desplazadas por *Ostreopsis*? ¿Podría ser que no se dirigió este estudio al

sustrato preferido para este género? o ¿Es posible que estas especies se encuentran en mayores profundidades donde encuentran mejores condiciones para crecer?. Este tipo de interrogantes surgen en muchos de los estudios realizados sobre esta comunidad de protistas en diferentes partes del mundo, y aunque no se conocen muchos detalles ecológicos, al menos existe la certeza de que la dominancia del género *Dictyota* en los arrecifes coralinos del Caribe Mexicano trae como resultado el aumento de la densidad de las especies de *Ostreopsis*. Se considera necesario continuar con estos estudios para poder comprender mejor la dinámica de estas especies y su papel en las intoxicaciones de esta zona del Caribe Mexicano.

## 4.2. CONCLUSIONES GENERALES

- En este estudio se reportaron 20 especies de dinoflagelados, distribuidos en los géneros *Amphidinium*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, *Sinophysis* y *Prorocentrum*, siendo este último el género más diverso. Se registran tres nuevos reportes para la zona *P. elegans*, *Gambierdiscus cf. carolinianus* y *Coolia cf. areolata*.
- Las especies del género *Ostreopsis* son dominantes en los dos sitios en las dos macroalgas, contribuyendo significativamente a las densidades totales de la población. Presentando las mayores abundancias en los meses de abril y mayo.
- La especie *O. cf. marinus* es la más importante en el sitio de Isla Contoy, mientras que *O. heptagona* en Puerto Morelos.
- Las demás especies de los géneros *Prorocentrum*, *Gambierdiscus* y *Coolia* presentan un patrón diferente en sus abundancias en contraste a las especies de *Ostreopsis*. Presentando sus mayores abundancias en los meses de agosto-septiembre.
- El alga *Dictyota* es el sustrato que presentó las máximas densidades de dinoflagelados bentónicos. La aparente dominancia de esta alga en los arrecifes coralinos tendrá como consecuencia la dominancia de especies de *Ostreopsis* en estos ecosistemas.
- La temperatura es un factor importante para la especie *O. cf. marinus* para las dos algas en los dos sitios, presentando una asociación negativa, debido a que la mayor abundancia se registró en las temperaturas más bajas reportadas en este estudio.
- Los nutrientes se correlacionaron negativamente con *Dictyota* en Puerto Morelos, siendo con la especie *O. heptagona*. Estas dos especies al presentar abundancias significativas en este trabajo presentan fuertes asociaciones con estos factores.
- Las asociaciones que se dieron entre especies fueron positivas pero muy diferentes entre los sitios y las macroalgas. Nos proporciona evidencia sobre la heterogeneidad que se da entre comunidades de dinoflagelados que se forman en diversos sustratos y diferentes sitios.

### 4.3. REFERENCIAS

- Aikman, K. E., D. R. Tindall y S. L. Morton (1993) Physiology and potency of the dinoflagellate *Prorocentrum hoffmannianum* during one complete growth cycle, in: Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Smayda T. y Shimizu Y. (ed). Elsevier. Amsterdam. pp. 463–468.
- Bagnis, R., A. M. Legrand y A. Inoue (1990). Follow-up of a bloom of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* on a fringing reef of Tahiti, in: Toxic Marine Phytoplankton, Graneli, E., Sundstrom, B., Edler, L., Anderson, D. M. (eds). Elsevier. New York. pp. 98–103.
- Bomber, J. W., R. R. Guillard, y W. G. Nelson (1988). Roles of temperature, salinity, and light in seasonality, growth, and toxicity of ciguatera-causing *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo (Dinophyceae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 115(1), 53-65.
- Caillaud, A., P. de la Iglesia, M. Campàs, L. Elandaloussi, M. Fernández, N. Mohammad-Noor y J. Diogène (2010). Evidence of okadaic acid production in a cultured strain of the marine dinoflagellate *Prorocentrum rhathymum* from Malaysia. *Toxicon*, 55(2), 633-637.
- Carlson R. D. y D. R. Tindall (1985) Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in Virginia Islands, in: Toxic Dinoflagellates, Anderson D. M., White S. W. y Baden D. G. (eds). Elsevier. New York. pp. 171-176.
- Chateau-Degat, M.L., M. Chinain, N. Cerf, S. Gingras, B. Hubert y É. Dewailly (2005). Seawater temperature *Gambierdiscus* spp. variability and incidence of ciguatera poisoning in French Polynesia. *Harmful Algae*, 4(6), 1053-1062.
- Cruz-Rivera, E. y T. A. Villareal (2006). Macroalgal palatability and the flux of ciguatera toxins through marine food webs. *Harmful Algae*, 5(5), 497-525.
- Delgado, G., C. H. Lechuga-Devéze, G. Popowski, L. Troccoli y C. A. Salinas (2006). Epiphytic dinoflagellates associated with ciguatera in the northwestern coast of Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 54(2), 299-310.
- Gillespie, N. C., M. J. Holmes, J. B. Burke y J. Doley (1985). Distribution and periodicity of *Gambierdiscus toxicus* in Queensland, Australia, in: Toxic dinoflagellates, Anderson D. M., White A. W. y Baden D. G. (eds). Elsevier. New York. pp. 183-188.

- Heil, C.A., P. Bird, W.C. Dennison (1998). Macroalgal habitat presence of ciguatera dinoflagellates at Heron Island, a coral cay in the southeastern Great Barrier Reef, Australia, in: Harmful Algae, Reguera, B., et al. (eds.). Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. pp. 52–53.
- Hokama, Y., J. Ebesu, D. A. Asuncion, H. Nagai, (1996). Growth and cyclic studies of *Gambierdiscus toxicus* in the natural environment and in culture. Harmful and Toxic Algal Blooms, 313-315.
- Hu, T., J. M. Curtis, J. A. Walter y J. L. C. Wright (1995). Identification of DTX-4, a new water-soluble phosphatase inhibitor from the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima*. Journal of the Chemical Society, Chemical Communications, 5, 597-599.
- Hughes, T. P. 1994. Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. Science, 265 (5178), 1547-1551.
- Kibler, S. R., R. W. Litaker, W. C. Holland, M. W. Vandersea, y P. A. Tester (2012). Growth of eight *Gambierdiscus* (Dinophyceae) species: Effects of temperature, salinity and irradiance. Harmful Algae, 19, 1-14.
- Lartigue, J., E. L. Jester, R. W. Dickey y T. A. Villareal (2009). Nitrogen source effects on the growth and toxicity of two strains of the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus*. Harmful Algae, 8(5), 781-791.
- Lee, J. S., T. Igarashi, S. Fraga, E. Dahl, P. Hovgaard y T. Yasumoto (1989). Determination of diarrhetic toxins in various dinoflagellate species. Journal of phycology, 1, 147-152.
- Maranda, L. y Y. Shimizu (1996). *Amphidinium operculatum* var. nov. *gibbosum* (Dinophyceae), a free-swimming marine species producing cytotoxic. Journal of Phycology, 32(5), 873-879.
- Marr, J. C., A. E. Jackson y J. L. McLachlan (1992). Occurrence of *Prorocentrum lima*, a DSP toxin-producing species from the Atlantic coast of Canada. Journal of Phycology, 4, 17-24.
- Mohammad-Noor, N., Ø. Moestrup y N. Daugbjerg (2007). Light, electron microscopy and DNA sequences of the dinoflagellate *Prorocentrum concavum* (syn. *P. arabianum*) with special emphasis on the periflagellar area. Phycologia, 46(5), 549-564.



- Morton, S. L., D. R. Norris y J. W. Bomber (1992). Effect of temperature, salinity and light intensity on the growth and seasonality of toxic dinoflagellates associated with ciguatera. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 157 (1), 79-90.
- Morton, S. L., P. D. R. Moeller, K. A. Young y B. Lanoue (1998). Okadaic acid production from the marine dinoflagellate *Prorocentrum belizeanum* isolated from the Belizean coral reef ecosystems. *Toxicon*, 36, 201-206.
- Murakami, Y., Y. Oshima y T. Yasumoto (1982). Identification of okadaic acid as a toxic component of a marine dinoflagellate *Prorocentrum lima*. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 48, 69-72.
- Nakajima, I., Y. Oshima y T. Yasumoto (1981). Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 47, 1029-33
- Norris D. R., J. W. Bomber y E. Balech (1985). Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from Florida Keys. I. *Ostreopsis heptagona* sp. nov. in: *Toxic dinoflagellates*, Anderson D. M., White A. W., Baden D.G. (eds). Elsevier. New York. pp. 39-44.
- Parsons, M. L. y L. B. Preskitt (2007). A survey of epiphytic dinoflagellates from the coastal waters of the island of Hawaii. *Harmful Algae*, 6(5), 658-669.
- Parsons, M. L., C. J. Settlemyer y P. K. Bienfang (2010). A simple model capable of simulating the population dynamics of *Gambierdiscus*, the benthic dinoflagellate responsible for ciguatera fish poisoning. *Harmful Algae*, 10(1), 71-80.
- Scalco, E., C. Brunet, F. Marino, R. Rossi, V. Soprano, A. Zingone y M. Montresor (2012). Growth and toxicity responses of Mediterranean *Ostreopsis* cf. *ovata* to seasonal irradiance and temperature conditions. *Harmful Algae*, 17, 25-34.
- Ten-Hage, L., N. Delaunay, V. Pichon, A. Couté, S. Puiseux-Dao y J. Turquet (2000). Okadaic acid production from the marine benthic dinoflagellate *Prorocentrum arenarium* Faust (Dinophyceae) isolated from Europa Island coral reef ecosystem (SW Indian Ocean). *Toxicon*, 38(8), 1043-1054.
- Tester, P. A., R. L. Feldman, A. W. Nau., S. R. Kibler y R. W. Litaker (2010). Ciguatera fish poisoning and sea surface temperatures in the Caribbean Sea and the West Indies. *Toxicon*, 56(5), 698-710.

- Tindall, D. R., D. M. Miller y J. W. Bomber (1989). Culture and toxicity of dinoflagellates from ciguatera endemic regions of the world. *Toxicon*, 27,83 (abstract).
- Torigoe, K., M. Murata y T. Yasumoto (1988). Prorocentrolide, a toxic nitrogenous macrocycle from a marine dinoflagellate, *Prorocentrum lima*. *Journal of the American Chemical Society*, 110, 7876-7877.
- Turquet J. (1997). Etude écologique et toxicologique des Dinophycées benthiques inféodées aux intoxications alimentaires dans le Sud-ouest de l'Océan Indien. PhD Dissertation. Paris VII University. Paris, France.