

**Universidad Autónoma de Baja California**  
**Facultad de Ciencias Marinas**



**Maestría en Oceanografía Costera**

Morfología y filogenia molecular de especies de  
dinoflagelados atecados (Dinoflagellata) de la Bahía Todos  
Santos, Baja California, México

Tesis

para cubrir los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta:

**Alexis de Jesús Escarcega Bata**

Ensenada, Baja California, México  
2021

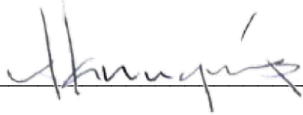
TESIS DEFENDIDA POR  
**ALEXIS DE JESÚS ESCARCEGA BATA**  
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



---

**Dra. Mary Carmen Ruíz de la Torre**

Directora del Comité



---

**Dr. Luis Manuel Enriquez Paredes**

Miembro del Comité



---

**Dra. María Luisa Núñez Reséndiz**

Miembro del Comité

Resumen de la tesis que presenta **Alexis de Jesús Escarcega Bata** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Oceanografía Costera.

**MORFOLOGÍA Y FILOGENIA MOLECULAR DE ESPECIES DE  
DINOFLAGELADOS ATECADOS (DINOFLAGELLATA) DE LA BAHÍA TODOS  
SANTOS, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO**

Resumen aprobado por:




---

Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre  
**Director de tesis**

Los dinoflagelados atecatos se caracterizan principalmente por presentar una pared celular frágil, debido a esta condición no mantiene su forma tras la fijación, razón por la cual estos organismos han sido poco estudiados. Para la Bahía Todos Santos (BTS) estos organismos han sido pobremente descrito y mal identificados, a pesar de ser un grupo importante ecológicamente, debido al potencial tóxico de varias especies. El objetivo de este estudio fue Evaluar la diversidad de dinoflagelados atecados de la Bahía Todos Santos, Baja California, México a través de su morfología e identificación molecular mediante el uso de dos marcadores moleculares (18s y 28s). Se elaboro un listado florístico, donde se incluyó el registro fotográfico y la descripción morfológica de cada morfoespecie, asimismo, se realizó la identificación molecular para algunas morfoespecies. Se realizaron muestreos mensuales en 12 puntos diferentes de la bahía, y muestreos bimensuales en 8 puntos diferentes de la bahía, entre el período de 2019 a 2020. Se obtuvieron 150 muestras frescas, las cuales se observaron bajo microscopía óptica. Se identificaron a través de su morfología y su filogenia, 54 especies de dinoflagelados atecados, repartidos en cinco ordenes (Gymnodiniales, Noctilucales, Syndiniales, Suessiales y Torodiniales), siendo Gymnodiniales el orden con mayor número de especies. Del total de especies, 47 fueron identificadas y observadas por primera vez para la BTS y 26 son primer registro para el Pacífico mexicano. En la identificación morfológica, cada organismo fue fotografiado, descrito e identificado con base en la literatura especializada, donde se obtuvo un total de 49 especies de atecatos, siendo las familias Gymnodiniaceae y Gyrodiniaceae las más diversas. Asimismo, se presenta el primer registro fotográfico de 11 especies de las que solo se contaba con el iconotipo. Para la identificación molecular se obtuvieron 35 secuencias parciales de ADNr, 17 secuencias corresponden al marcador 18s y 18 secuencias al marcador 28s. Del total de secuencias obtenidas, 21 corresponden a entidades filogenéticas diferentes, donde el orden Gymnodiniales fue el más representativo. Se confirmo la presencia de especies tóxicas, nocivas y potencialmente formadoras de florecimientos.

**Palabras clave: Diversidad, Taxonomía, Gymnodiniales, Morfología, Marcadores moleculares.**

**MORPHOLOGY AND MOLECULAR PHYLOGENY OF ATHECATE  
DINOFLLAGELLATES SPECIES (DINOPHYTA) FROM BAHÍA TODOS SANTOS,  
BAJA CALIFORNIA, MEXICO**

Abstract approved by:



---

Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre  
**Thesis director**

Athecate dinoflagellates are mainly characterized by presenting a fragile cell wall, due to this condition they do not maintain their shape after fixation, which is why these organisms have been little studied. In Todos Santos Bay (BTS), these organisms have been poorly described and misidentified, despite being an ecologically important group, due to the capacity of some species to form harmful algal blooms. The objective of this study was to evaluate the diversity of atecate dinoflagellates from Bahía Todos Santos, Baja California, Mexico through their morphology and molecular identification through the use of two molecular markers (18s and 28s). A floristic list was drawn up, which included the photographic record and the morphological description of each morphospecies, also, molecular identification was carried out for some morphospecies. Monthly samplings were carried out in 12 different points of the bay, and bimonthly samplings in 8 different points of the bay, between the period from 2019 to 2020. 150 samples were obtained, which were observed fresh under light microscopy. Through their morphology and phylogeny, 54 species of atecado dinoflagellates were identified, divided into five orders (Gymnodiniales, Noctilucales, Syndiniales, Suessiales and Torodinales), Gymnodiniales being the order with the highest number of species. Of the total species, 47 were identified and observed for the first time for the BTS and 26 are the first record for the Mexican Pacific. In the morphological identification, each organism was photographed, described and identified based on the specialized literature, where a total of 49 species of atecates were obtained, the Gymnodiniaceae and Gyrodiniaceae families being the most diverse. Likewise, the first photographic record of 11 species of which only the iconotype was available is presented. For molecular identification, 35 partial rDNA sequences were obtained, 17 sequences correspond to the 18s marker and 18 sequences to the 28s marker. Of the total of sequences obtained, 21 correspond to different phylogenetic entities, where the Gymnodiniales order was the most representative. The presence of toxic, harmful and potentially bloom-forming species was confirmed.

**Keywords: Diversity, Taxonomic, Gymnodiniales, Morphology, Molecular markers**

## **Dedicatoria**

*A mis abuelos **Toño y Helenita**, que vuelan muy alto en el cielo, este logro es por ustedes y para ustedes.*

*A mis padres **Jaime y Helen**, por su gran apoyo y su amor incondicional.*

*Al amor de mi vida y mi compañera **Fany**.*

## Agradecimientos

A la Universidad Autónoma de Baja California.

Al Posgrado en Oceanografía Costera, de la Facultad de Ciencias Marinas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico otorgado para la realización de mis estudios de Maestría.

Al proyecto "Respuestas biológicas de la comunidad fitoplanctónica a la presencia de hierro disuelto y vitamina B<sub>12</sub> y sus implicaciones para la formación y persistencia de florecimientos algales nocivos en aguas costeras mexicanas" de la convocatoria Ciencia Básica del CONACyT.

A la Secretaría de Marina, Segunda Región Naval, Estación Oceanográfica en especial a la Capitana C. Cap. Frag SMAM Nidia Teresa Angulo Larios por las facilidades otorgadas para las salidas, a la tripulación de los muestreos bimensuales y los responsables de las tomas de muestras Biol. Judith León López y Oc. Gabriel López Castillo.

Al proyecto Proyecto interno No. (643): Evaluación del Riesgo a la Salud de Usuarios de La Playa Municipal de Ensenada por Contaminación y Ahogamiento, Dr. Héctor Nava García y a la tripulación del Calypso y por el apoyo para la toma de muestras en la BTS a Hidrobiol. Ludwinka Méndez González.

A mi directora de Tesis **Dra. Mary Carmen**, por la confianza y el apoyo que deposito en mi para la realización de esta investigación, por estar siempre al pendiente de mi trabajo y por ser una guía en este proceso.

Al Dr. **Luis Enriquez**, por abrirme las puertas de su laboratorio, por su tiempo, su atención y por apoyarme con todo lo necesario para mis análisis moleculares.

A la Dra. **María Luisa**, por su apoyo, paciencia, por en creer en mí y por ayudarme a encontrar mi camino en la ciencia.

A **Nelva Victoria**, por su apoyo y asesoría durante el procesamiento de las muestras en el laboratorio de **Ecología Molecular**.

A mis **Padres y Hermanos**, por estar a mi lado cuando más lo necesite, por su apoyo emocional y por darme las herramientas para ser una mejor persona.

A mis abuelos maternos, **Toño y Helenita**, que en vida siempre estuvieron orgullosos de cada uno de mis logros y por todos aquellos consejos tan sabios de vida y profesionales. Gracias por todo y por qué ahora me cuidan desde el cielo.

A mis abuelos paternos, **Lucia y Aureliano**, por recibirme siempre con los brazos abiertos y desearme éxito en cada uno de mis proyectos.

Al amor de mi vida **Fany**, por enseñarme el significado del amor, por tu infinita paciencia y por cada consejo tuyo que me ayudo a ser un mejor ser humano.

A mi amigo **Joshua**, por no solo ser mi mejor amigo, si no también mi hermano. Por enseñarme el valor de la amistad y la lealtad.

A mi hermanita **Ludwinka** por su maravillosa y sincera amistad, por estar a mi lado apoyándome en momentos tan difíciles.

# Contenido

	<b>Página</b>
Resumen en español .....	3
Resumen en inglés .....	4
Dedicatorias .....	5
Agradecimientos .....	6
Lista de figuras .....	10
Lista de tablas .....	13
1. Introducción.....	14
2. Antecedentes .....	16
2.1 Taxonomía de dinoflagelados .....	16
2.1.1 Orden Gymnodiniales .....	16
2.1.2 Orden Noctilucales .....	17
2.2 ADN y estudios moleculares en dinoflagelados .....	17
3. Justificación .....	19
4. Objetivos .....	21
4.1 Objetivo general .....	21
4.2 Objetivos particulares .....	21
5. Metodología.....	22
5.1 Área de estudio .....	22
5.2 Colecta de muestras .....	24
5.2.1 Trabajo de campo .....	24
5.3 Trabajo de laboratorio .....	25
5.3.1 Análisis morfológico .....	25
5.3.2 Análisis molecular .....	25
5.3.2.1 Aislamientos celular por micropipeta .....	25

5.3.2.2 Single cell-PCR y secuenciación .....	26
5.3.3 Análisis filogenético .....	27
6. Resultados .....	29
6.1 Descripción morfológica .....	29
6.1.2 Orden Gymnodiniales .....	29
6.1.2.1 Familia Gymnodiniaceae .....	29
6.1.2.2 Familia Gyrodiniaceae .....	47
6.1.2.3 Familia Ceratoperidiniaceae .....	66
6.1.2.4 Familia Kareniaceae .....	68
6.1.2.5 Familia Polykrikaceae .....	72
6.1.2.6 Incertae sedis .....	73
6.1.3 Orden Noctilucales .....	75
6.1.3.1 Familia Noctilucaceae .....	75
6.1.4 Orden Torodinales .....	77
6.1.4.1 Familia Kapelodiniaceae .....	77
6.2 Análisis filogenéticos .....	78
6.2.1 Análisis combinado SSU-LSU .....	79
6.2.2 Análisis SSU .....	80
6.2.3 Análisis LSU .....	81
6.3 Distribución espacial .....	82
7. Discusión .....	86
7.1 Diversidad morfológica .....	86
7.2 Relaciones filogenéticas .....	89
7.3 Especies tóxicas y nocivas .....	94
7.4 Recomendaciones .....	96
8. Conclusiones .....	98
9. Literatura citada.....	99
Anexos .....	108

## Lista de figuras

Figura 1 Área de estudio con las estaciones de muestreo de los monitoreos realizados dentro y fuera de la Bahía de Todos Santos. Los puntos negros muestran las estaciones de colecta mensuales y los puntos rojos indican las estaciones de colecta SEMAR, cada número corresponde al nombre de la estación .....	23
Figura 2 <i>Akashiwo sanguinea</i> .....	30
Figura 3 <i>Gymnodinium</i> cf. <i>auratum</i> .....	31
Figura 4 <i>Gymnodinium</i> cf. <i>multistriatum</i> .....	32
Figura 5 <i>Gymnodinium contractum</i> .....	33
Figura 6 <i>Gymnodinium gracile</i> .....	34
Figura 7 <i>Gymnodinium heterostriatum</i> .....	35
Figura 8 <i>Gymnodinium impudicum</i> .....	36
Figura 9 <i>Gymnodinium incisum</i> .....	37
Figura 10 <i>Gymnodinium inusitatum</i> .....	39
Figura 11 <i>Gymnodinium pyrenoidosum</i> .....	40
Figura 12 <i>Gymnodinium ravenescens</i> .....	41
Figura 13 <i>Gymnodinium sphaericum</i> .....	42
Figura 14 <i>Gymnodinium</i> sp.1 .....	42
Figura 15 <i>Gymnodinium</i> sp.2 .....	43
Figura 16 <i>Gymnodinium</i> sp.3.....	44
Figura 17 <i>Gymnodinium</i> sp.4.....	45
Figura 18 <i>Gymnodinium</i> sp.5.....	45
Figura 19. cf. <i>Gyrodinium bepo</i> .....	46
Figura 20 <i>Gyrodinium britannicum</i> .....	47
Figura 21 <i>Gyrodinium</i> cf. <i>dominans</i> .....	48
Figura 22 <i>Gyrodinium capsulatum</i> .....	49
Figura 23 <i>Gyrodinium corallinum</i> .....	50
Figura 24 <i>Gyrodinium dorsum</i> .....	51
Figura 25 <i>Gyrodinium fusiforme</i> .....	52
Figura 26 <i>Gyrodinium grave</i> .....	53

Figura 27 <i>Gyrodinium lacryma</i> .....	54
Figura 28 <i>Gyrodinium maculatum</i> .....	55
Figura 29 <i>Gyrodinium obtusum</i> .....	56
Figura 30 <i>Gyrodinium pingue</i> .....	57
Figura 31 <i>Gyrodinium spirale</i> .....	58
Figura 32 <i>Gyrodinium virgatum</i> .....	59
Figura 33 <i>Gyrodinium</i> sp.1.....	60
Figura 34 <i>Gyrodinium</i> sp.2.....	61
Figura 35 <i>Gyrodinium</i> sp.3.....	62
Figura 36. <i>Gyrodinium</i> sp.4.....	63
Figura 37 <i>Gyrodinium</i> sp.5.....	64
Figura 38 <i>Lepidodinium chlorophorum</i> . .....	65
Figura 39 <i>Margalefidinium fulvescens</i> .....	66
Figura 40 <i>Pseliodinium fusus</i> .....	67
Figura 41 <i>Torquentidium flavescens</i> .....	68
Figura 42 <i>Karenia</i> sp.....	69
Figura 43 <i>Karlodinium australe</i> .....	70
Figura 44 <i>Takayama hélis</i> .....	71
Figura 45 <i>Takayama</i> sp. 4 .....	71
Figura 46 <i>Polykrikos kofoidii</i> .....	72
Figura 47 <i>Balechina pachydermata</i> .....	74
Figura 48 <i>Levanderina fissa</i> .....	75
Figura 49 <i>Spatulodinium pseudonoctiluca</i> .....	76
Figura 50 <i>Kapelodinium vestifici</i> .....	78
Figura 51 Topología bayesiana basada en datos de secuencias combinadas de ADNr de SSU-LSU. Los números en los nodos son los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB). Los principales clados se indican con números romanos (I, II, III, IV, V, VI, VII). Los subclados se indican con letras (A, B, C, D). Las secuencias generadas en este estudio están en negrita. La barra debajo del árbol indica sustituciones por sitio.....	83
Figura 52 Topología bayesiana basada en datos de secuencias de ADNr de SSU, de especies del orden Noctilucales y Syndiniales. Los números en los nodos son los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB). Los principales clados se indican con números romanos (I, II). Los subclados se indican con letras (A, B). Las secuencias generadas en este estudio están en negrita. La barra debajo del árbol indica sustituciones por sitio.....	84

Figura 53 Topología bayesiana basada en datos de secuencias de ADNr de LSU, de especies del orden Suessiales. Los números en los nodos son los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB). La barra a la derecha del árbol indica la familia (Suecciaeeae). Los principales clados se indican con números romanos (I, II, III, IV). Las secuencias generadas en este estudio están en negrita. La barra debajo del árbol indica sustituciones por sitio.....85

Figura 54 A. *Akashiwo sanguinea*. B. *Takayama tasmanica*. C. *Lepidodinium viride*. D. *Balechina pachydermata*. E. *Pseliodinium fusus*. F. *Mrgalefidinium fulvescens*. G. *Torquentidium flavescens*. H. *Gyrodinium heterostriatum*. I. *Gyrodinium* sp. J. *Biecheleriopsis adriatica*. K. *Gymnodinium* sp.1. L. *Kofoidinium* cf. *pavillardii*. Escala: Fig. A-I, K = 20 µm; Fig. J = 5 µm; Fig. L = 100 µm.....118

## Lista de tablas

Tabla I Especies de dinoflagelados atecados detectadas en este estudio para la Bahía de Todos Santos. Se indica el número de observaciones de cada especie y los sitios de colecta. Los nuevos registros de México se indican con una "X". El número de la figura se muestra en la última columna, los asteriscos indican el primer registro fotográfico de la especie. Los números en rojo de la columna "Estación de colecta" corresponden a muestreos SEMAR .....105

Tabla II Listado de muestras de dinoflagelados atecados aislados y secuenciados (18s y 28s) en este estudio. Se incluye el tamaño del fragmento amplificado, la estación de colecta y la figura para la morfoespecie. El número entre paréntesis en la columna "Especies" indica la clave que se le asignó a cada secuencia representada en el árbol filogenético. El guion (-) indica que no se tuvo un registro fotográfico de la morfoespecie. Los números en rojo de la columna "Estación de colecta" corresponden a muestreos SEMAR .....108

Tabla III Lista de secuencias SSU y LSU utilizadas para el análisis filogenético, incluido la información geográfica y el número de acceso al GenBank. El guión (-) indica que no se cuenta con la información geográfica de la especie .....109

# 1. INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados (Dinoflagellata) son el segundo grupo más diverso, abundante y predominantes en los ambientes marinos (Licea *et al.* 1995). Este grupo es un componente importante en el plancton, ya que conforman la base de la red trófica en aguas continentales y marinas. Su importancia ecológica radica en muchos aspectos, tales como: capacidad de formar simbiosis con protistas e invertebrados marinos (fundamentales para la formación y funcionamiento de arrecifes de coral), son productores primarios, heterótrofos y parásitos, esenciales en los ambientes marinos (Gómez, 2011). Estos organismos se caracterizan principalmente por ser solitarios, móviles y unicelulares (en ocasiones forman cadenas), con talla variable desde 5µm hasta 2mm (Fensome *et al.* 1993). Actualmente, se conoce un estimado de 2,000 especies, repartidas en 6 clases, 16 órdenes, 65 familias y 259 géneros (Taylor *et al.* 2008; Gómez, 2005; Guiry & Guiry, 2021). Lindemann (1928) los clasificó, en función a las características de su pared celular en Thecales y Athecales. Estos últimos se caracterizan por presentar una pared celular muy frágil, compuesta por vesículas aplanadas muy finas (Licea *et al.* 1995); dos flagelos convencionales, uno longitudinal (alojado en el *sulcus*) y otro transversal (alojado en el *cingulum*). Actualmente se tienen descritas 755 especies de dinoflagelados atecados contenidos en varios ordenes, siendo el orden Gymnodiniales el más importante, el cual comprende un aproximado de 638 especies, divididas en 11 familias y 71 géneros (29 considerados planctónicos), siendo *Gymnodinium* Stein, *Gyrodinium* Kofoid & Swezy, *Coccolodinium* Schütt y *Amphidinium* Claperède & Lachmann quienes agrupan al mayor número de especies (Gómez, 2012; Guiry & Guiry, 2021).

En las costas del Pacífico mexicano, la diversidad de dinoflagelados atecados se conoce exclusivamente sobre la base morfológica (Licea *et al.*, 1995; Esqueda-Lara & Hernández-Becerril 2010; Meave *et al.* 2012; Almazán-Becerril *et al.* 2016). En la zona costera de Baja California, particularmente en la Bahía de Todos Santos, los Florecimiento Algales Nocivos (FAN) impactan importantes actividades costeras (García-Mendoza *et al.* 2019), por lo que una caracterización robusta de la composición florística con potencial dañino es crucial en los programas de monitoreo para detectar fitoplancton potencialmente nocivos; sin embargo, la experiencia y la instrumentación de la observación microscópica limitan la identificación correcta de las algas dañinas, especialmente los dinoflagelados atecados. Adicionalmente, el único estudio de composición específica de dinoflagelados atecados conocido en el área es el de Almazán-Becerril *et al.* (2016), trabajo basado únicamente en la identificación morfológica. Dada la problemática anterior, el objetivo del presente estudio fue realizar una descripción morfológica y molecular de las morfoespecies de dinoflagelados atecados para la Bahía de Todos Santos.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Taxonomía de dinoflagelados

Los dinoflagelados atecados son un grupo diverso que se agrupa a diferentes ordenes, por su importancia ecológica y por el número de especies, los ordenes Gymnodiniales y Noctilucales han sido los más estudiados tanto en aguas costeras de México como en las del resto del mundo.

#### 2.1.1 Orden Gymnodiniales

La mayor parte de los dinoflagelados atecados se ubican en el orden de los Gymnodiniales, el cual está dividido en 11 familias, 71 géneros (29 considerados planctónicos) y un aproximado de 638 especies. Los géneros que agrupan la mayor parte de las especies son *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Coccolodinium* y *Amphidinium* (Gómez, 2012; Guiry & Guiry, 2021). Del total de especies atecadas, 11 se han identificado como formadoras de florecimientos. Tal es caso del dinoflagelado *Akashiwo sanguinea*, quien causó la mortandad masiva de aves en la costa del noroeste de Estados Unidos debido a la producción excesiva de espuma, con lo que se afectó la impermeabilidad de las plumas, ocasionando su muerte (Jessup *et al.*, 2009). Otras especies pueden producir toxinas paralizantes, como la del dinoflagelado *Gymnodinium catenatum* que pueden tener repercusiones en la salud pública, la economía y la fauna silvestre. Otros dinoflagelados atecados que se han presentado en aguas costeras del Pacífico mexicano son *Margalefidinium fulvescens* y *M. polykrikoides*, especies ictio-tóxica que han sido relacionadas con mortandades masivas de peces en la porción sur del Golfo de California y en Bahía Todos Santos), así como *Karenia mikimotoi*, *Levanderina fissa* y *Polykrikos hartmannii* (Cortes-Lara *et al.*, 2012; Garate-Lizárraga, 2014a-2014b; Fimbres-Martínez, 2019).

### **2.1.2 Orden Noctilucales**

El orden Noctilucales fue descrito por primera vez por Haeckel en 1894, se encuentra dividido en 4 familias (Kofoidiniaceae, Leptodiscaceae, Noctilucaeae y Protodiniferaceae) con un total de 24 especies (Guiry & Guiry, 2021). Este orden se erigió a partir de la descripción de la especie *Noctiluca scintillans*, especie muy bien conocida debido a su gran talla, carente en alguna etapa de su ciclo vida de los caracteres típicos de dinoflagelados, como el flagelo transversal en forma de cinta y de cromosomas condensados, tiene la capacidad de producir bioluminiscencia y llega a formar florecimientos. *Noctiluca scintillans* es una de las pocas especies heterótrofas fáciles de cultivar, razón por la cual ha sido sencillo su análisis morfológico, ultraestructura y ciclo de vida (Cachon & Cachon 1967; Gomez, 2010).

Los Noctilucales difieren notablemente del resto de los dinoflagelados por la presencia de fibrillas contráctiles, estructuras implicadas en los cambios y movimientos de la forma celular, al igual son considerados heterótrofos y desprovistos de cloroplastos. A diferencia de *Noctiluca*, especie que se extiende en aguas costeras eutróficas, los otros Noctilucales tienen una distribución oceánica, predominantemente en aguas tropicales a templada cálida (Cachon & Cachon, 1969; Gómez & Furuya, 2005).

## **2.2 ADN y estudios moleculares en dinoflagelados**

El núcleo celular en dinoflagelados varía en forma, tamaño y contenido. Las formas nucleares que se observan son: ovalada, triangular, arriñonada y en U o V. El tamaño nuclear va de 5  $\mu\text{m}$  (micrómetros) a 40  $\mu\text{m}$ , el contenido de ADN es muy variable, entre 1.5 y 400 pico

gramos por núcleo (pg/n) que, comparado con el de otros eucariontes, es muy alto, el número de cromosomas varía ampliamente, de 4 a 325, generalmente los dinoflagelados de vida libre contienen más cromosomas que los simbioses (González *et al.*, 2011). Los dinoflagelados son los únicos eucariontes que carecen de histonas en la cromatina, estas son proteínas que desempeñan un papel fundamental en el empaquetamiento de ADN, sin embargo, los cromosomas contienen una pequeña cantidad de proteínas básicas llamadas *histone-like*, su ADN tiene un alto contenido de Guanina–Citosina, gran número de metilaciones y bases muy poco frecuentes (5–hidroximetiluracilo) (Gallardo-Rodríguez, 2009).

Los primeros estudios filogenéticos requerían grandes cantidades de ADN, por lo que solo era posible trabajar con aquellas especies disponibles en cultivos, como *Cryptocodinium* o *Prorocentrum micans*, ambas especies tectadas. El análisis de las primeras secuencias obtenidas a partir del gen 5.8s del ADNr, mostraba que los dinoflagelados no constituyen un clado basal y que estos se encuentran posicionados en el linaje eucariota (Hinnebusch *et al.*, 1981), sin embargo, el gen 5.8S cuenta con aproximadamente 120 pares de bases, por lo que este gen contiene información evolutiva muy limitada, razón por la cual fue necesario usar los genes de la subunidad pequeña (SSU) y de la subunidad grande (LSU) del ADNr (Gómez, 2011). A partir del uso de la técnica de PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa), el número de secuencias fue creciendo y a partir de la contribución de Saunders *et al.* (1997) se pudo obtener secuencias de la SSU del ADNr de 31 especies pertenecientes a 18 géneros. No fue a finales de la década de 1990 cuando se realizaron los primeros estudios basados en la amplificación, clonación y secuenciación a partir de ADN ambiental, lo que permitió obtener un mayor número de secuencias a partir de material biológico retenido en filtros (López-García *et al.*, 2001).

### 3. JUSTIFICACIÓN

En la actualidad el estudio de dinoflagelados atecados es de gran importancia e interés, no solo por su papel como productores y consumidores primarios, sino porque varias especies son formadoras de FAN en los ambientes marinos y pueden llegar a producir toxinas potentes, afectando principalmente a la fauna local. A pesar de su abundancia e importancia ecológica, se sabe poco sobre la diversidad y otros aspectos taxonómicos de este grupo. En caso particular de las costas del Pacífico Mexicano, existen muy pocos estudios enfocados en el conocimiento de la diversidad de este grupo, los cuales corresponden en su mayoría a la porción del Pacífico tropical. Entre estos estudios, destacan los de Meave *et al.* (2012), en el cual se registraron 32 especies de atacados para el Pacífico sur, Meave & Hernández-Becerril (1998) quienes reportan 23 especies para el Golfo de Tehuantepec y Maciel-Baltazar & Hernández-Becerril (2013) quienes reportan 27 especies para las costas de Chiapas. En la región Pacífico Noroeste, la mayoría de los estudios taxonómicos corresponden a los realizados por Licea *et al.* (1995), Garate-Lizárraga (2010; 2011; 2014b), en el Golfo de California, y en particular para la Bahía de Todos Santos existe el estudio de Almazán-Becerril *et al.* (2016), que constituye el primer y único catálogo del área, con 13 registros de atacados. La falta de estudios con enfoque y sustento en la identificación morfológica y molecular es una limitante en la descripción completa y correcta de las especies de dinoflagelados atecados, por ello es necesario realizar un mayor esfuerzo para conocer más sobre la diversidad real de estos organismos en la región, así como de su distribución espacio-

temporal y su relación con las condiciones ambientales. Esto con el fin de evaluar los potenciales riesgos a las pesquerías y a la salud humana.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

Evaluar la diversidad de dinoflagelados atecados de la Bahía Todos Santos, Baja California, México a través de su morfología e identificación molecular con el uso de dos marcadores moleculares (18s y 28s)

### **4.2 Objetivos particulares**

- Describir la morfología de especies de dinoflagelados atecados a partir de observaciones por microscopía óptica-
- Amplificar genes 18s y 28s del ADNr a partir del aislamiento de células individuales (single-cell PCR).

Construir hipótesis filogenéticas a partir de ADNr con dos marcadores moleculares.

Obtener secuencias de 18s y 28s para especies mexicanas de dinoflagelados atecados.

Construir una base de datos de secuencias para los genes 18s y 28s a partir de las secuencias generadas en este estudio y complementadas con secuencias afines, obtenidas del GenBank.

## 5. Metodología

### 5.1 Descripción del área de estudio

La Bahía de Todos Santos (Figura 1) se ubica en la costa noroeste de la península de Baja California, entre los 31° 40' y 31° 56' de latitud Norte y 116° 36' y 116° 50' de longitud Oeste; el límite norte de la Bahía es Punta San Miguel, mientras que al sur la limita Punta Banda. Es una bahía semicerrada debido a sus límites naturales que le dan una forma trapezoidal, tiene un área aproximada de 180 km<sup>2</sup>, de 18 km de largo por 15 km de ancho, tiene una conexión permanente con el Océano Pacífico y presenta dos entradas, entre ambas se localizan dos islas, llamadas islas Todos Santos (Cruz-Colín & Cupul-Magaña, 1997; Espinosa-Carreón, 2001; Mateos *et al.*, 2009). La geomorfología de la bahía está dominada por cantiles que varían en altura y composición litológica, presenta profundidades menores a 50 m en la mayor parte del área, por lo que se considera una bahía somera, además, posee un cañón submarino de 400 m de profundidad en la zona suroeste, ubicado entre las islas y punta banda, en la parte más somera presenta una profundidad menor a 10 m cerca de Punta San Miguel (Cruz-Colín & Cupul-Magaña, 1997; Sánchez *et al.*, 2009).

La hidrografía de la Bahía Todos Santos se encuentra influenciada por el Sistema de la Corriente de California (SCC), este sistema se caracteriza por la ocurrencia de surgencias costeras debido al forzamiento del viento sobre la costa, estas aguas son frías y ricas en nutrientes. La circulación de las masas de agua y las surgencias presentan un ciclo estacional, en primavera y verano existe una mayor influencia de agua subártica (ASA), mientras que en otoño e invierno el agua tropical superficial (ATS) y agua subtropical superficial (AStS) se

presentan en la región. (Pérez-Brunius *et al.*, 2006; Durazo *et al.*, 2010; Ruíz-De la Torre, 2016).

La velocidad y dirección del viento varía estacionalmente, en su mayoría predominan los vientos del Noroeste con intensidad de 4 m/s y los vientos del Oeste-Noreste, las direcciones son más variables en invierno que en verano y la ocurrencia de vientos del Este que se presentan en otoño, durante la Condición Santa Ana. El oleaje presenta una variación estacional, con un valor máximo de 2.1m en invierno y un mínimo de 0.4m en verano (Alvarez,1977; Martínez *et al.*, 1989).

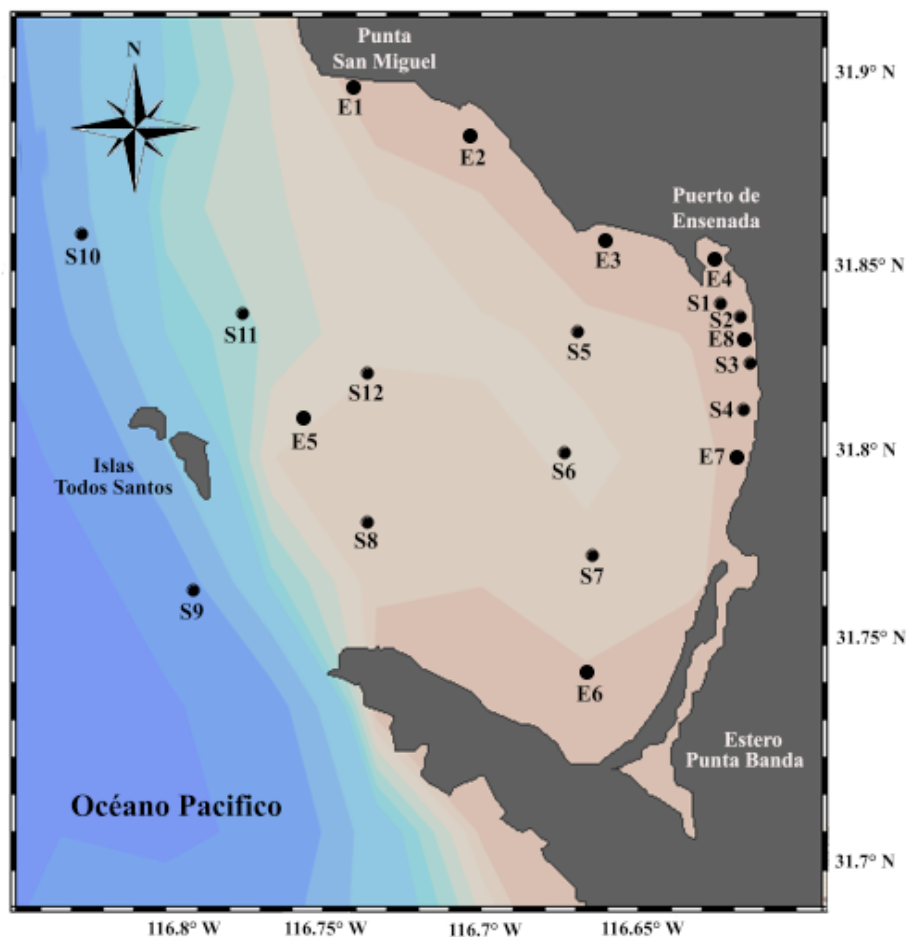


Figura 1. Área de estudio con las estaciones de muestreo de los monitoreos realizados dentro y fuera de la Bahía de Todos Santos. Las estaciones de colecta mensuales se señalan con la letra “S” (S1- S12) y las estaciones de colecta SEMAR se señalan con la letra “E” (E1-E8).

## 5.2 Colecta de muestras

### 5.2.1 Trabajo de campo

Se realizaron colectas durante el periodo comprendido entre 2019 a 2020, a bordo de embarcaciones menores. Las muestras se tomaron de doce y ocho puntos de muestreo diferentes (Figura 1). El material biológico se obtuvo con una red de fitoplancton de 20  $\mu\text{m}$  de luz de malla, mediante arrastres verticales en cada estación de muestreo, las muestras obtenidas se almacenaron en bidones de plástico (recubiertos con cinta oscura para proteger el material colectado de la luz solar) de 250 ml de capacidad. Para evitar cambios de temperatura las muestras se almacenaron en contenedores con hielo, para el posterior análisis de material vivo en laboratorio.

Los muestreos mensuales se efectuaron a bordo de una embarcación menor, perteneciente a la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California, durante el periodo de noviembre del 2019 a noviembre del 2020. La malla de estaciones estuvo compuesta por 12 estaciones (Figura 1), en cada estación se realizó un arrastre vertical para la obtención de dinoflagelados atecados.

Los muestreos en colaboración con la Secretaría de Armada de México (SEMAR) se realizaron a bordo una embarcación menor, en diciembre de 2019, en enero, marzo, septiembre y noviembre de 2020. La malla de estaciones estuvo compuesta por 8 estaciones (Figura 1), en cada estación se realizó un arrastre vertical.

## **5.3 Trabajo de laboratorio**

### **5.3.1 Análisis morfológico**

Se analizaron 144 muestras. Para el análisis morfológico cada muestra viva se filtró con un tamiz cuyo tamaño de malla fue de 130  $\mu\text{m}$  para eliminar el zooplancton. Se tomó una alícuota de 100  $\mu\text{l}$  de cada muestra y se colocó en un portaobjetos de vidrio para la observación de los organismos en un microscopio óptico, con iluminación de campo claro, Zeiss Primo Star (Alemania) y diferentes aumentos (10x, 40x y 100x). Las fotografías de cada célula de interés se tomaron con una cámara Cannon EOS Rebel T6 (Taiwán). Con ayuda de literatura especializada (Kofoid & Swezy 1921, Almazán- Becerril *et al.* 2016, Al-Yamani & Saburova 2019), se realizó la identificación morfológica de cada organismo. La identificación se realizó teniendo en cuenta diferentes caracteres morfológicos, tales como: forma, tamaño del epicono e hipocono, tamaño, posición y desplazamiento del cíngulo y surco, presencia de cloroplastos, posición y tamaño del núcleo, pliegues (estriás), así como ornamentación y extensiones en la pared celular. El estado taxonómico de cada especie, así como la validez del nombre y su clasificación actual, se confirmó en la base de datos de algas de Guiry & Guiry (2021).

### **5.3.2 Análisis molecular**

#### **5.3.2.1 Aislamiento celular por micropipeta**

Para el análisis molecular, las 144 muestras vivas se filtraron con un tamiz de luz de malla de 130  $\mu\text{m}$ , para eliminar al zooplancton. Se trabajó en una habitación con temperatura controlada de 19°C; para la observación del material colectado se tomó una alícuota de 15 ml de cada muestra (previamente filtrada), y se depositó en placas de cultivo (Placa con 6 pozos) con capacidad de 15 ml en cada pozo. Cada pozo se observó bajo un microscopio

óptico invertido Leica DM IRB (Alemania), con iluminación de campo claro a un aumento de 10x. El aislamiento de células atecadas fue mediante la técnica de micropipeta reducida; se realizó una serie de enjuagues de cada aislamiento con agua de mar filtrada y estéril (para evitar contaminación cruzada durante la PCR), cada célula se depositó en un tubo de PCR de 0.2 mL y se almacenaron en refrigeración (a una temperatura de -80 °C) para su posterior análisis molecular. Aquellas células aisladas que no sufrieron deformación durante los enjuagues fueron fotografiadas (Anexo II) con una cámara Canon EOS-Rebel T6 (Taiwan).

### **5.3.2.2 Single cell-PCR y secuenciación**

Se amplificaron los genes 18s de la subunidad pequeña (SSU) y 28s de la subunidad grande (LSU) del ADNr. La PCR de una sola célula se realizó de manera directa, la mezcla contenía 27.5 µL de GoTaq® G2 Hot Start Colorless Master Mix, 13 µL de agua libre de nucleasas, 1.2 µL del cebador directo y 1.2 µL del cebador inverso. La combinación de cebadores para SSU (Matsuoka *et al.* 2006) fueron SR1-F/SR12-R, SR1-F/SR7-R, SR1-F/SR9-R, SR4-F/SR7-R y SR4-F/SR9-R. La combinación de cebadores para LSU (Sholin *et al.* 1994; Hansen *et al.* 2000) fueron D1R-F/D2C-R y D1R-F/D3B-R. Las condiciones de amplificación para el gen 18s fueron las siguientes: desnaturalización inicial a 98°C durante 3 min, 35 ciclos a 95°C durante 1 min, 56°C durante 1 min y 72°C durante 3 min, con una extensión final a 72°C durante 10 min. Para el gen 28s las condiciones fueron las siguientes: desnaturalización inicial a 98°C durante 3 min, 35 ciclos a 95°C durante 30s, 52°C durante 30s y 72°C durante 1 min, con una extensión final a 72°C durante 10 min. Para confirmar la amplificación de los productos de PCR, se realizó una electroforesis con geles de agarosa al 1.5% teñidos con bromuro de etidio, durante 20 min a 90 V, de cada muestra se tomó una alícuota de 10 µL y se cargó con 2 µL Buffer 4x. Los geles se visualizaron usando un sistema

de documentación en gel con luz UV. Los productos de PCR se almacenaron en refrigeración a -20°C y fueron enviados a Retrogen Inc (San Diego, CA, EE.UU.) para su purificación y secuenciación. Las secuencias de ADNr se determinaron exclusivamente para una de las cadenas, utilizando los cebadores referidos.

### 5.3.3 Análisis filogenético

De las secuencias obtenidas (Anexo I, Tabla II) se determinó la calidad mediante un análisis BLAST en NCBI (National Center for Biotechnology Information), lo que permitió determinar si cada muestra se pudo contaminar (hongos, diatomeas y ciliados), al igual nos permitió realizar una identificación preliminar mediante los porcentajes de similitud. Las secuencias con buena calidad se ensamblaron, editaron y alinearon con BioEdit v. 7.0.5 (Hall, 1999). El alineamiento final con secuencias de GenBank de otras especies de atecados (Anexo I, Tablas 2-3) se realizó usando Bioedit (Hall, 1999). *Perkinsus marinus*, *P. andrewsi*, *Symbiodinium turbo*, *Borghiella dodgei* y *B. tenuissima*, se utilizaron como grupo externo para tres conjuntos de datos. Se analizó el conjunto de secuencias para el gen 18s, para Noctilucuales y Syndiniales, mientras que las secuencias del gen 28s para Suessiales, ya que para estas especies incluidas en estos alineamientos no contaban con secuencias de ambos genes para combinar. También analizamos un conjunto de datos combinado 18s-28s para Gymnodiniales.

Los análisis filogenéticos se efectuaron mediante inferencia bayesiana (IB) empleando el programa Mr Bayes 3.2.2 (Ronquist *et al.* 2012) Con base en la prueba de razón de máxima verosimilitud implementada en el software TOPALi versión 2 (Milne *et al.* 2009), se seleccionaron como modelos evolutivos GTR + I + G (general time reversible + invariable sites + gamma distribution) y GTR+G (general time reversible + gamma distribution). Se

utilizaron cuatro cadenas de la cadena de Markov Monte Carlo, comenzando con un árbol aleatorio y muestreando los datos cada 500 iteraciones para  $1 \times 10^6$  generaciones, descartando el primer 25% de los árboles (calentamiento de las cadenas ). Los valores de distancias por pares (p distance) se calcularon utilizando Mega X (Kumar *et al.* 2018).

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Descripción morfológica

Se presenta un listado florístico con 49 especies, distribuidas en 7 familias y 15 géneros de dinoflagelados atecatos para Bahía Todos Santos, de los cuales 42 representan nuevos registros para la bahía y 21 nuevos registros para las costas mexicanas (Anexo 1, Tabla I). Asimismo, se presenta el primer registro fotográfico de 11 especies para las que solo existían iconotipos. Para algunas de las especies en las que su identidad morfológica no es completamente segura, van precedidas del sufijo cf.

#### 6.1.2 Orden Gymnodiniales Apstein

##### 6.1.2.1 Familia Gymnodiniaceae Lankester

##### Género *Akashiwo* Hansen & Moestrup

*Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) Hansen et Moestrup (Figura 2)

Basionimo: *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka 1922.

Sinónimos: *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka 1922, *Gymnodinium splendens* Lebour 1925, *Gymnodinium nelsonii* Martin 1929.

Referencias: Schiller (1933, p. 418, fig. 438); Steidinger *et* Tangen (1997, p. 451, pl. 19); Daubjerg *et al.* (2000, p. 308); Tang & Gobler (2015, p.302, fig.1); Almazán-Becerril *et al.* (2016, p.52, fig.103-104); Al-Yamani *et* Saburova (2019, p.49, pl.15).

Células solitarias de forma variable, desde ovoide hasta pentagonal, con aplanamiento dorsoventral, sus dimensiones van desde 70-75  $\mu\text{m}$  de longitud y 50-55  $\mu\text{m}$  de ancho. El

epicono y el hipocono son del mismo tamaño. El epicono es casi semi hemisférico y el ápice redondeado. El hipocono es bilobulado, con lados paralelos. El *cingulum* es angosto, poco profundo y ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho, no invade el epicono y se extiende hasta el antápice. El núcleo está situado en el centro, es elíptico. Se observan numerosos cloroplastos pequeños de color dorado marrón que irradian desde el centro de la célula hacia la periferia. Se observaron cinco especímenes.

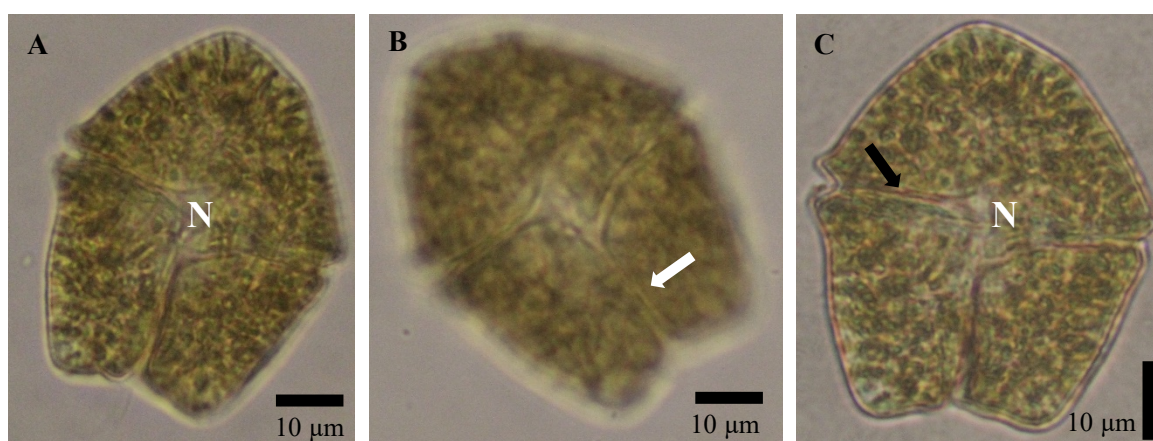


Figura 2. *Akashiwo sanguinea*. (A-B) Vista ventral; (C) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### Género *Gymnodinium* Stein

#### *Gymnodinium cf. auratum* Kofoid & Swezy (Figura 3)

Referencias: Kofoid & Swezy (1921, p.187, fig. Y-13, pl. 2, fig. 20); Thenssen *et al.* (2012, p.4).

Células solitarias con forma casi romboidal. Sus dimensiones son 60 µm de largo y 38 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales de coloración verde oscuro. El epicono es mayor que el hipocono. El epicono es cónico con un ápice ligeramente puntiagudo. El

hipocono es redondeado, ancho, con un antápice romo. El *cingulum* es muy estrecho y poco profundo, desciende ligeramente en su extremo izquierdo. El *sulcus* es poco profundo y estrecho, se extiende desde el ápice y desaparece antes de llegar al antápice. El núcleo es elipsoidal y de gran tamaño, se aloja en el extremo izquierdo del epicono. Hay varias capsulas dispersas en el cuerpo de diferente tamaño con una coloración violeta. El citoplasma en general presenta una coloración verde dorado. Se observo un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** A pesar de que el espécimen se encuentra en una vista lateral la especie más afín es *Gymnodinium auratum*. La identificación se hizo a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

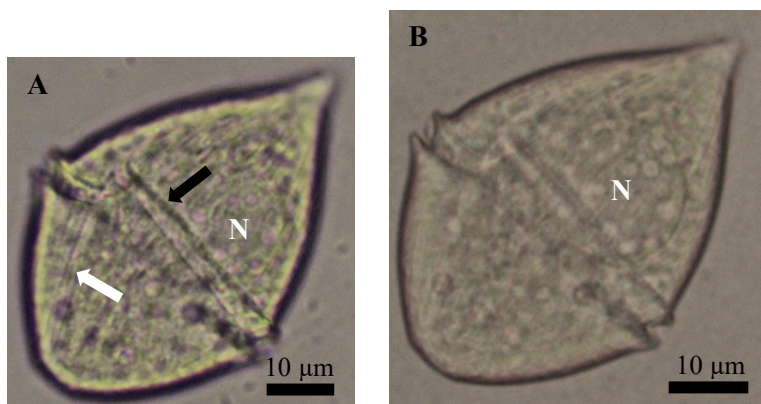


Figura 3. *Gymnodinium* cf. *auratum*. (A-B) Vista lateral derecha. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium* cf. *multistriatum*** Kofoid & Swezy (Figura 4)

Referencias: Kofoid & Swezy (1921, p. 236, fig. Y-1, pl. 4, fig. 37); Thenssen *et al.* (2012, p.15).

Células solitarias bicónicas con forma casi romboide. Sus dimensiones son 80 µm de largo y 48 µm de ancho. El cuerpo tiene estrías de coloración gris y verde. El epicono y el hipocono son desiguales. El epicono es de mayor tamaño, con forma cónica y un ápice casi romo, su

base es ancha con lados desiguales, siendo el izquierdo más curvo que el derecho. El hipocono no es completamente cónico, con un antápice casi redondeado y lados desiguales. El *cingulum* es casi angosto y profundo, descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es ancho y poco profundo, se extiende desde el ápice hasta el antápice formando una línea recta. En el citoplasma se observan estructuras granulares sin coloración aparente, el color del citoplasma es en general gris con verde. Se observo solo un espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** El organismo no se encuentra completamente en vista ventral, pero es la más afín al iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

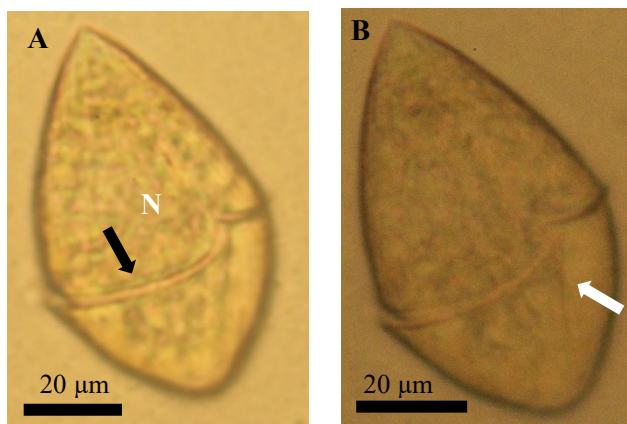


Figura 4. *Gymnodinium* cf. *multiestriatum*. (A-B) Vista lateral izquierda. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium contractum*** Kofoid & Swezy (Figura 5)

Referencias: Kofoid & Swezy (1921, p.199, pl. 5, fig. 52); Thessen *et al.* (2012, p. 7).

Células solitarias, con forma semi ovoidal. Las dimensiones son 70-75 µm de largo y 48-51 µm de ancho. Epicono de mayor longitud que el hipocono. El epicono es cóncavo semi redondeado con una superficie marcada con surcos longitudinales y una pequeña estructura sobresaliente en la región apical. El hipocono tiene una superficie lisa, es más estrecho que

el epicono, contraído por debajo del *cingulum* y expandido hacia atrás, con dos lóbulos redondeados y una excavación estrecha poco profunda en la región antapical. El *cingulum* es estrecho y no presenta descenso. El *sulcus* es poco profundo, estrecho, no invade el epicono y se extiende desde el *cingulum* hasta la región antapical. El núcleo es grande y elipsoidal, se aloja en la parte posterior de la célula, en el centro se aloja un pequeño saco con coloración amarilla y algunos gránulos en la parte anterior con coloración verde-amarillo. El citoplasma presenta una coloración roja y rosa con un aspecto poco traslucido en el centro de la célula. Se observaron 3 especímenes.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

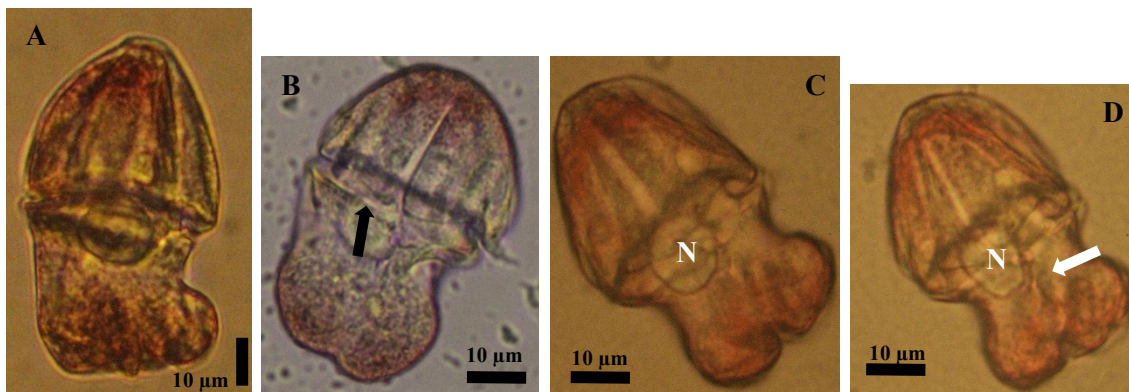


Figura 5. *Gymnodinium contractum*. (A) Vista lateral izquierda; (B-D) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### *Gymnodinium gracile* Bergh (Figura 6)

Sinónimos: *Gymnodinium lohmannii* Paulsen 1908; *Gymnodinium roseum* Lohmann 1908;

*Gymnodinium abbreviatum* Kofoid & Swezy 1921.

Referencias: Kofoid & Swezy (1921, p. 165, fig. Z-3); Schiller (1933, p. 365, fig. 371); Steidinger & Tangen (1997, p. 446, pl. 19); Almazán-Becerril *et al.* (2016, p.53, fig.105-107).

Células solitarias de forma alargada, redondeada y ovoide, con ligero aplanamiento dorsoventral. Sus dimensiones van de 60-90  $\mu\text{m}$  de largo y 30-50  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El epicono es cónico con el ápice redondeado. El hipocono es irregular y dos tercios más grande que el epicono. El *cingulum* es excavado, estrecho, casi descendente. El *sulcus* invade una pequeña porción del epicono y se extiende hasta el antápice. El núcleo es elíptico, se aloja muy cerca del centro, en la región posterior de la célula. En el ápice se observan algunas vacuolas con una coloración verde-amarillo. El citoplasma es en general es de color amarillo ámbar. Se observaron 5 especímenes.

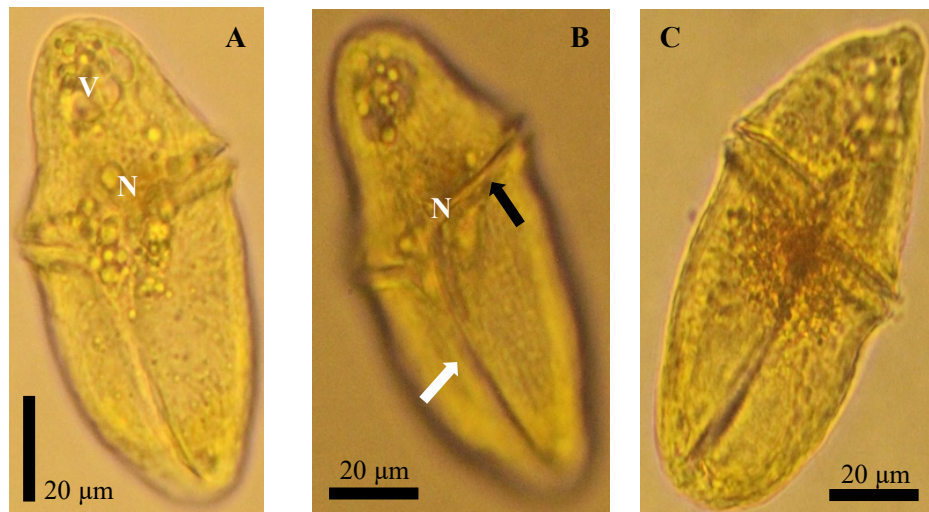


Figura 6. *Gymnodinium gracile*. (A-C) Vista Ventral. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo y la “V” las vacuolas. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium heterostriatum*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 7)

Sinónimo: *Gymnodinium spirale* var. *obtusum* Dogiel 1906.

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 221, pl. 2, fig. 24, pl. 5, fig. 56); Dodge (1982, fig. 9c); Thessen *et al.* (2012, p. 11).

Células solitarias con forma ovoidal. Sus dimensiones son 70  $\mu\text{m}$  de largo y 45  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono y el hipocono son desiguales. El epicono es redondeado con una región apical reducida. El hipocono es alargado con una base antapical redondeada, de mayor tamaño que el epicono. El *cingulum* es angosto y profundo, ligeramente descendente en su lado anterior izquierdo. El *sulcus* es estrecho, se extiende desde la región apical y se desvanece antes de la región antapical, en la parte anterior muestra una ligera curvatura hacia la derecha. El núcleo es pequeño y se aloja en la región anterior hacia su lado derecho su forma es casi circular. En el epicono se pueden observar algunos cuerpos granulares distribuidos en el ápice y periferia. Cerca de la región antapical se puede observar un cloroplasto semi circular con una coloración entre verde y amarillo. Se observo un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

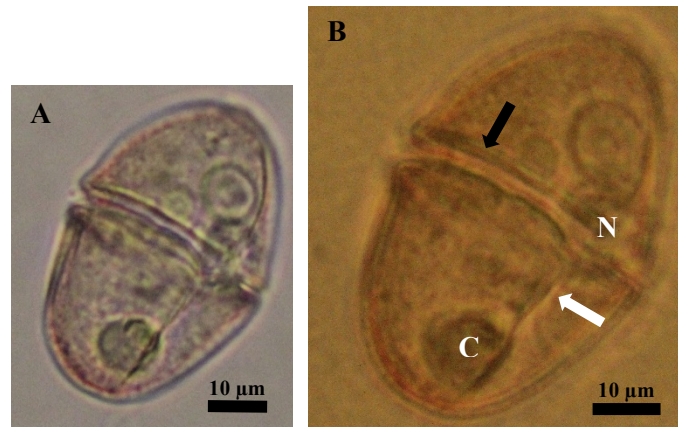


Figura 7. *Gymnodinium heterostriatum*. (A-B) Vista ventral a  $\frac{1}{4}$  lateral izquierdo. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo y la “C” el cloroplasto. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium impudicum*** (Fraga et Bravo) Hansen et Moestrup (Figura 8)

Sinónimo: *Gyrodinium impudicum* Fraga et Bravo 1995.

Referencias: Fraga *et al.* (1995, figs. 1-16); Daugbjerg *et al.* (2000, p. 305); Luo *et al.* (2018, p.754, fig.7).

Células solitarias de forma rectangular. Sus dimensiones son 28  $\mu\text{m}$  de largo y 30  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono e hipocono son casi del mismo tamaño. El epicono es redondeado y el hipocono es bilobulado convexo. El *cingulum* es angosto, profundo y ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho e invade una pequeña porción del epicono, se extiende hasta la región antapical. El núcleo se encuentra en el centro de la célula. Se observan numerosos cloroplastos lo que le brinda al citoplasma una coloración amarillo marrón. Se observo un solo espécimen.

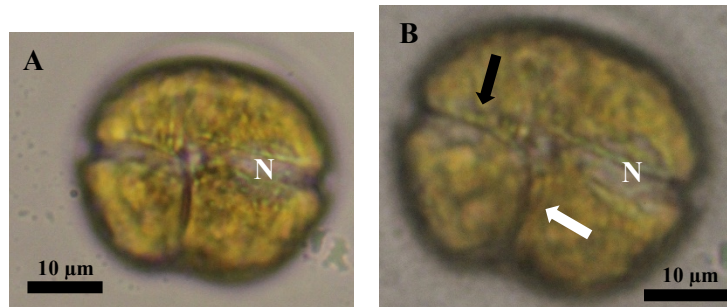


Figura 8. *Gymnodinium impudicum*. (A) Vista ventral; (B) Vista ventral a  $\frac{1}{4}$  lateral derecho. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gymnodinium incisum*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 9)

Referencia: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 223, pl. 3, fig. 27); Thessen *et al.* (2012, p. 12).

Células solitarias, con forma redondeada esférica. Las dimensiones son 40 µm de largo y 35 µm de ancho. El epicono e hipocono son casi iguales. El epicono es hemisférico con ambos lados redondeados, con un lado de mayor longitud y otro de menor proporción sin aparentes irregularidades en la región apical. El hipocono también presenta dos lados desiguales con una excavación angosta en el centro lo que genera dos lóbulos en una vista ventral y una forma esférica en una vista dorsal. El *cingulum* forma una espiral, con un extremo izquierdo descendente. El *sulcus* es estrecho cerca de la región apical, formando una espiral descendente desde el epicono en su lado izquierdo y angosto en el hipocono hasta la región antapical. El núcleo es de gran tamaño alojado en la parte anterior izquierda de la célula. El citoplasma presenta una coloración verde aceite, con pequeñas estructuras granulares color amarillo marrón distribuidas en todo el cuerpo. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy 1921 ya que actualmente no se cuenta con algún registro fotográfico publicado.

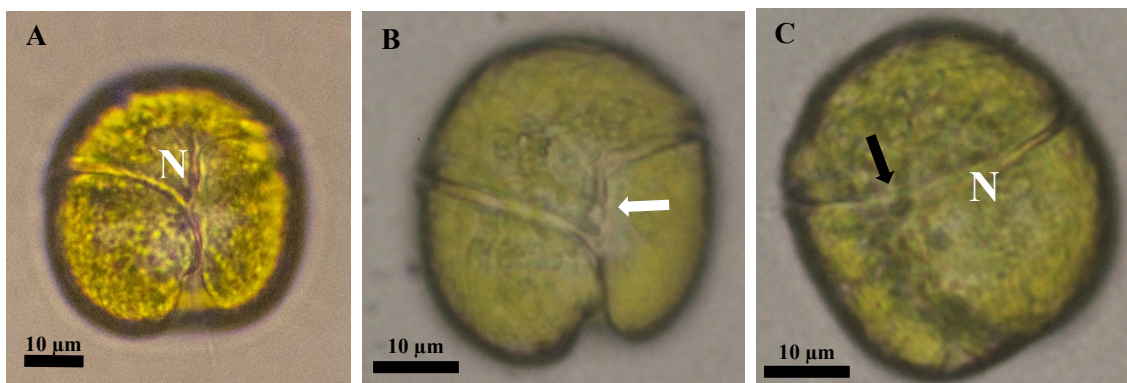


Figura 9. *Gymnodinium incisum*. (A-B) Vista ventral; (C) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gymnodinium inusitatum*** Gu, Liu, Vale *et* Luo 2013 (Figura 10)

Referencias: Gu *et al.* (2013, figs.1-2).

Células solitarias con forma cónica redondeada sin aparente compresión dorsoventral. Sus dimensiones son de 49 µm de largo y 42 µm de ancho. El epicono es de menor tamaño que el hipocono. El epicono es casi cónico, con el ápice redondeado. El hipocono es casi plano en la región antapical y sobre sale del epicono. El *cingulum* es angosto, profundo y ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho, inicia desde la base del epicono y se extiende hasta la región antapical. El núcleo es grande, de forma esférica, se aloja en el centro de la célula. Se observan cloroplastos de gran tamaño alojados en la región posterior muy cerca de la base de la región antapical así como cloroplastos de menor tamaño en el centro de la célula y periferia del epicono. El citoplasma muestra un color aparentemente verde translucido. Se observo un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** Los caracteres principales para la identificación de la especie fueron el tamaño del núcleo y la posición de los cloroplastos, debido que la célula se encuentra en una posición dorsal.

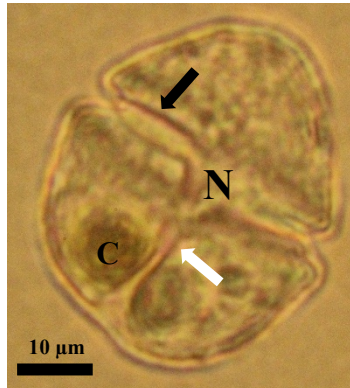


Figura 10. *Gymnodinium inusitatum*. Célula en vista dorsal a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo y la “C” el cloroplasto. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium pyrenoidosum*** Horiguchi *et* Chihara (Figura 11).

Referencia: Horiguchi *et* Chihara (1988, p.264, figs. 2-18).

Células solitarias de tamaño pequeño. Sus dimensiones son 35  $\mu\text{m}$  de largo 25  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es menor que el hipocono. El epicono tiene una forma cónica y redondeada en la región apical. El hipocono es semi esférico con una pequeña protuberancia que sobre sale de la región antapical. El *cingulum* es angosto, profundo, premediano y no presenta descenso aparente. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, no invade el epicono y se extiende desde la base del *cingulum* hasta la región apical. El núcleo es pequeño, con forma elipsoidal y se ubica en el hipocono. Presenta un cloroplasto de color verde amarillento, ubicado cerca del centro en la parte posterior derecha. Tiene dos pirenoides sin coloración aparente ubicados en el epicono, uno de ellos se aloja cerca del *cingulum*. El citoplasma presenta una coloración rojiza en toda la periferia celular. Se observó un solo espécimen.

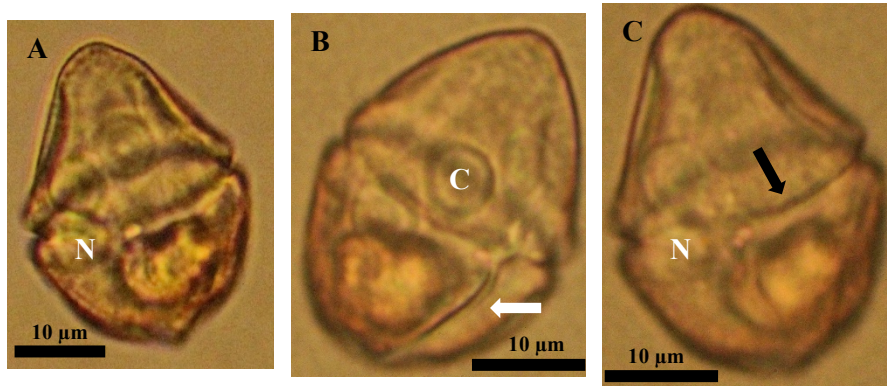


Figura 11. *Gymnodinium pyrenoidosum*. (A) Vista lateral derecha; (B) Vista ventral; (C) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo y la “C” el cloroplasto. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium ravenescens* Kofoid et Swezy 1921 (Figura 12)**

Referencia: Kofoid et Swezy (1921, p. 247, fig. X-21, pl. 1, fig. 10); Meave et al. (2012, figs. 86-88); Thessen et al. (2012, p.18).

Células solitarias de forma elipsoidal. Sus dimensiones son 51 µm de largo y 40 µm de ancho. El hipocono es mayor que el epicono. El epicono es hemisférico con lados ligeramente desiguales con una ápice redondeado y más ancho que el antápice. El hipocono es casi redondeado con lados desiguales, siendo el derecho el de mayor longitud. El *cingulum* es ancho, profundo y espiralado con un descenso en su lado anterior izquierdo. El *sulcus* es ancho, inicia a la mitad del epicono y se extiende hasta el antápice, es ancho y profundo cerca de la región antapical. El citoplasma presenta una coloración verde olivo con tonos de amarillo aceite en el centro, con pequeños gránulos dispersos en todo el cuerpo de coloración verde ocre. Se observó un solo espécimen.

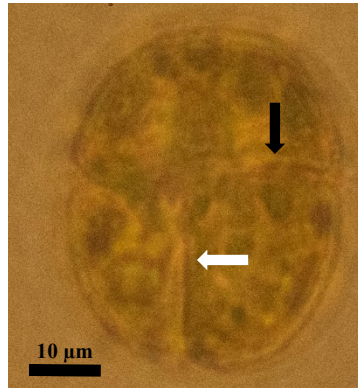


Figura 12. *Gymnodinium ravenescens*. Célula en vista dorsal a 40x. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gymnodinium sphaericum*** (Calkins) Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 13)

Sinónimo: *Gymnodinium gracile* var. *sphaericum* Calkins

Referencia: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 258, fig. AA, pl. 4, fig. 42)

Células solitarias de forma esférica. Sus dimensiones son 45  $\mu\text{m}$  de largo y 43  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es mayor que el hipocono. El epicono es hemisférico, con el ápice angosto y redondeado. El hipocono también es hemisférico, ligeramente más ancho que el epicono. El *cingulum* es mediano, angosto, profundo y ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, inicia cerca del ápice y se extiende de forma sigmoide hasta el antápice. El núcleo es elipsoidal, se aloja en el centro de la región anterior. El citoplasma es granular, con numerosos cloroplastos, la coloración del citoplasma es en general verde dorado. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

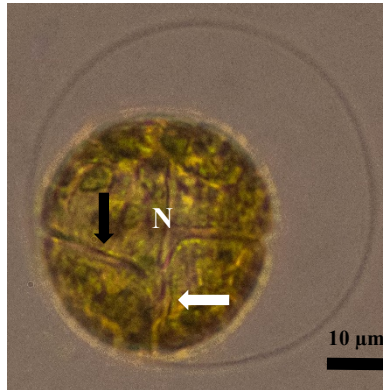


Figura 13. *Gymnodinium impudicum*. Célula en vista ventral, a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### ***Gymnodinium* sp. 1** (Figura 14)

Células solitarias de forma fusiforme, con aplanamiento dorsoventral. Sus dimensiones son 50  $\mu\text{m}$  de largo y 34  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es mayor que el hipocono. El epicono es ligeramente cónico con un ápice redondeado. El hipocono es cónico, con el antápice puntiagudo. El *cingulum* es muy angosto, profundo y en posición mediada. El *sulcus* no invade el epicono, es recto y se ensancha cerca del antápice. El núcleo es grande, elíptico y se aloja en el epicono. Presenta numerosos cloroplastos. La coloración del citoplasma es en general verde con tonalidades marrón en la periferia celular. Se observó un solo espécimen.

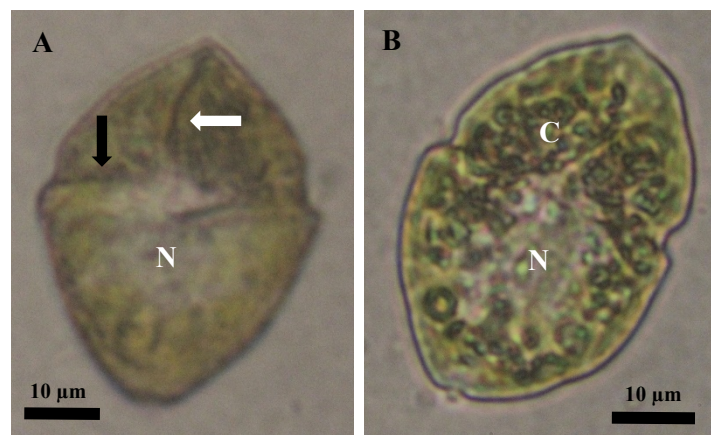


Figura 14. *Gymnodinium* sp.1. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo y la “C” el cloroplasto. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gymnodinium* sp.2** (Figura15)

Células solitarias de forma ovalada y pequeña. Sus dimensiones son 35  $\mu\text{m}$  de largo y 26  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es ligeramente mayor que el hipocono. El epicono es cónico, con un ápice pronunciado y semi redondeado. El hipocono es hemisférico, ancho y antápice redondeado con una muesca profunda. El *cingulum* es mediano, angosto y ligeramente descendente en su extremo izquierdo. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, sigmoide, inicia en el ápice y termina en el antápice. El núcleo es grande, esférico y se aloja en el centro del hipocono. El citoplasma es de coloración verde aceite. La célula estaba rodeada por una membrana globular. Se observó un solo espécimen.

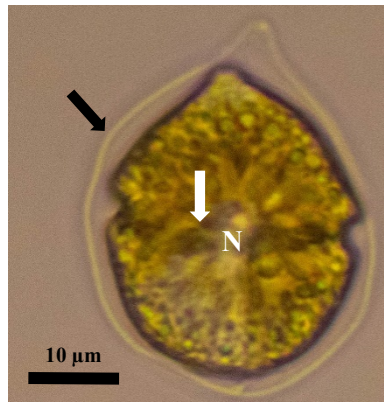


Figura 15. *Gymnodinium* sp.2. Célula en vista dorsal a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la membrana globular y la blanca el *cingulum*.

### ***Gymnodinium* sp.3** (Figura16)

Células solitarias, con forma elíptica. Sus dimensiones son 45  $\mu\text{m}$  de largo y 30  $\mu\text{m}$ . El cuerpo no presenta estrías. El epicono es más pequeño que el hipocono. El epicono es hemisférico, con el ápice redondeado. El hipocono también es hemisférico, sobre sale del epicono, con un antápice angosto y redondeado. El *cingulum* es estrecho, poco profundo y ligeramente descendente. El *sulcus* es muy angosto, recto, poco profundo, invade una pequeña porción

del epicono y se desvanece a la mitad del hipocono. El citoplasma es granular, con pequeñas gotas de color dorado en todo el cuerpo, la coloración del citoplasma es en general verde pino. Presenta dos cloroplastos cerca de la región apical. Se observó un solo espécimen.

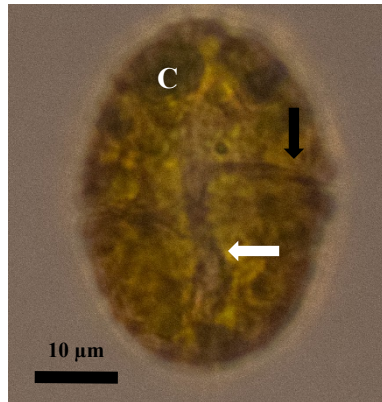


Figura 16. *Gymnodinium* sp.3. Célula en vista ventral a 40x. La letra “C” indica la posición del cloroplasto. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### ***Gymnodinium* sp.4** (Figura 17)

Células solitarias de talla pequeña. Sus dimensiones son 45  $\mu\text{m}$  de largo y 36  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es 1/3 del tamaño del hipocono. El epicono es trapecoide con un ápice romo. El hipocono es semi hemisférico y ancho, con un antápice curvado hacia el interior de la célula. El *cingulum* es ancho, profundo y ligeramente descendente en su extremo izquierdo. El *sulcus* no invade el epicono, es muy angosto, poco profundo y se desvanece antes del antápice. El citoplasma presenta una coloración en general verde ocre, con pequeñas gotas de color verde aceite cerca del antápice. Se observó un solo espécimen.

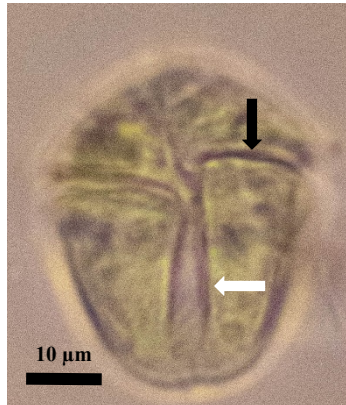


Figura 17. *Gymnodinium* sp.4. Célula en vista ventral a 40x.

### ***Gymnodinium* sp.5 (Figura 18)**

Células solitarias de forma ovalada. Sus dimensiones son 45 µm de largo y 29 µm. El epicono es ligeramente mayor que el hipocono. El epicono es semi trapezoide, con un ápice romo en vista ventral y redondeado en vista dorsal. El hipocono es semiesférico, su antápice es redondeado. El *cingulum* está en posición premediana, es angosto, poco profundo, ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, inicia en el ápice y se extiende de forma sigmoide hasta el antápice. El núcleo es pequeño y se ubica muy cerca del centro de la célula. El citoplasma es de coloración marrón, con numerosos cloroplastos en la periferia celular. Se observó un solo espécimen.

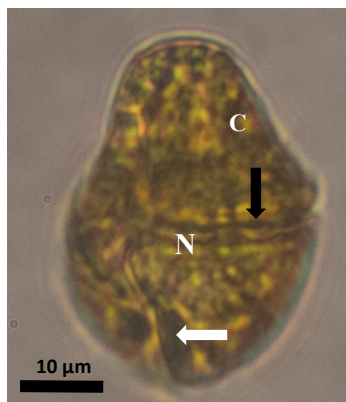


Figura 18. *Gymnodinium* sp.5. Célula en vista ventral a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo y la “C” el cloroplasto. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

**Género *Lepidodinium*** Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara

***Lepidodinium chlorophorum*** (Elbrächter *et* Schnepf) Hansen, Botes *et* Salas 2007 (Figura 19)

Sinónimo: *Gymnodinium chlorophorum* Elbrächter *et* Schnepf 1996

Referencias: Hansen *et al.* (2007, p.13); Garate-Lizárraga *et al.* (2014a, p.16, fig.24);

Garate-Lizárraga (2014b, p. 580, fig.3-O); Al-Yamani *et* Saburova (2019, pl.47).

Células solitarias y pequeñas. Sus dimensiones son 35  $\mu\text{m}$  de largo y 25  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono y el hipocono son desiguales. El epicono es ancho, cupular y de menor tamaño que el hipocono. El hipocono es semi hemisférico con lados desiguales, siendo el derecho el de mayor longitud. El *cingulum* es ancho, casi premediado y descendente en su extremo izquierdo. El *sulcus* se extiende desde el ápice en donde es estrecho hasta el antápice, en el hipocono se vuelve angosto y profundo. Tiene varios cloroplastos distribuidos en todo el cuerpo. El citoplasma tiene una coloración verde ocre. Se observo un solo espécimen.

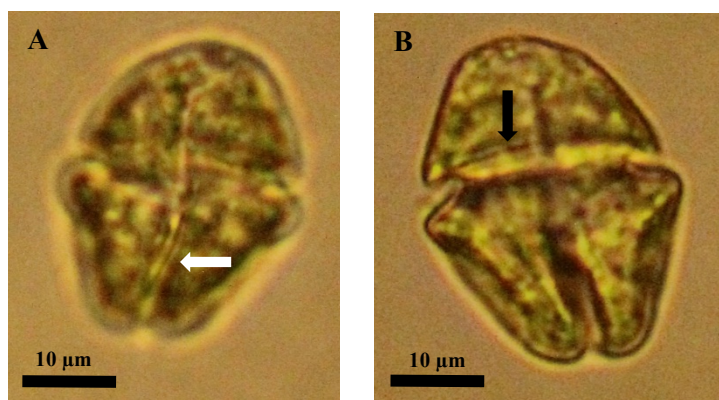


Figura 19 (A-B). *Lepidodinium chlorophorum*. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

**Género *Margalefidinium*** Gómez, Richlen & Anderson

***Margalefidinium fulvescens*** (Iwataki, Kawami *et* Matsuoka) Gómez, Richlen *et* Anderson

2017 (Figura 20)

Sinónimo: *Cochlodinium fulvescens* Iwataki, Kawami *et* Matsuoka

Referencias: Almazán-Becerril *et al.* (2016, p.54, fig. 112); Gómez *et al.* (2017, fig. 5: O-P); Zhangxi *et al.* (2018, p.13, figs. 1-4); Al-Yamani *et Saburova* (2019, p.96, pl.51).

Cadena de dos células pequeñas, con forma elipsoide. Sus dimensiones van desde 42-47  $\mu\text{m}$  de largo y 34-36  $\mu\text{m}$ . El epicono es semiesférico y el hipocono es casi plano en la base debido a la unión entre células. El *cingulum* es descendente con al menos dos vueltas. El *sulcus* inicia en el centro y llega al antápice. El núcleo es semiesférico y se aloja en la región anterior. Presenta numerosos cloroplastos, por lo que el citoplasma es de coloración marrón dorado. Se observaron seis especímenes.

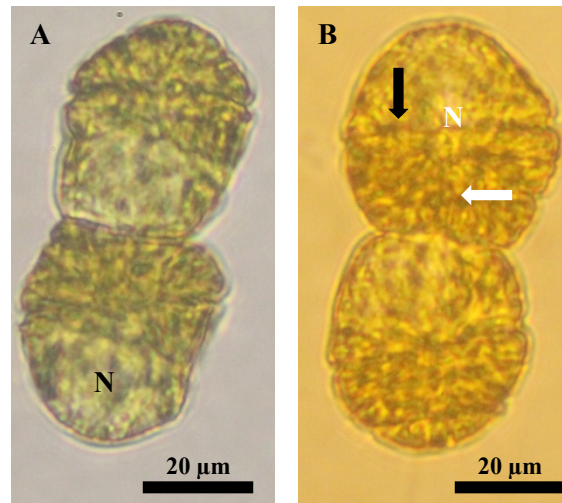


Figura 20. *Margalefidinium fulvescens*. (A) Cadena de dos células en vista dorsal; (B) Cadena de dos células en vista ventral. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### 6.1.2.2 Familia Gyrodiniaceae Moestrup *et* Calado

##### Género *Gyrodinium* Kofoid *et* Swezy

cf. *Gyrodinium bepo* Schütt 1895 (Figura 21)

Referencias: Schütt (1895, pl. 7, fig. 5).

Células solitarias con forma de torpedo. Sus dimensiones son 65  $\mu\text{m}$  de largo y 40  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El epicono es ligeramente mayor que el hipocono. El epicono es cóncavo, con un ápice redondeado. El hipocono es redondeado en vista dorsal y bilobulado en vista ventral, con una muesca en el centro. El *cingulum* es angosto, profundo y descendente. El *sulcus* es angosto y poco profundo, inicia cerca del ápice y se extiende de forma recta hasta el antápice. El núcleo es grande de forma circular y se aloja en el hipocono, en su lado derecho. El citoplasma es granulado, con grandes esperas distribuidas por todo el cuerpo de color rosa claro. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** Los caracteres morfológicos descritos no coinciden con el iconotipo de *Gyrodinium bepo*, la forma de la célula y las medidas son muy similares, aunque el tamaño y la posición del núcleo difieren a las descritas por este Schütt (1895).

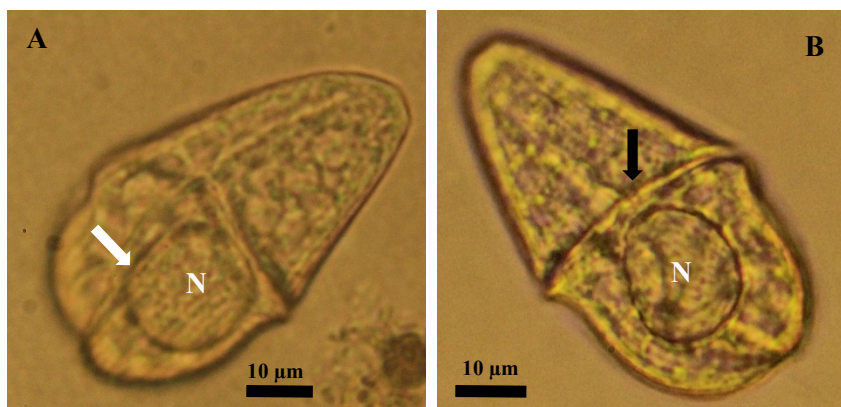


Figura 21 (A-B). cf. *Gyrodinium bepo*. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium britannicum*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 22)

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p.275, 287, fig. DD: 13); Reñe *et al.* (2015, p. 243, fig. 3K); Al-Yamani *et* Saburova (2019, p. 78, pl.37).

Células solitarias de forma fusiforme. Sus dimensiones van desde 110-125  $\mu\text{m}$  de largo y 60-70  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El epicono es semi hemisférico con el ápice redondeado. El hipocono es ligeramente romboide. El *cingulum* es espiralado, angosto y profundo. El *sulcus* es angosto y poco profundo, se extiende desde el ápice hasta el antápice con una ligera curvatura hacia su lado izquierdo. El núcleo es grande, con forma elíptica y se aloja en el centro. El citoplasma es de color amarillo con tonos de verde, presenta gránulos esféricos de color morado claro distribuidos en todo el cuerpo. Se observaron tres especímenes.

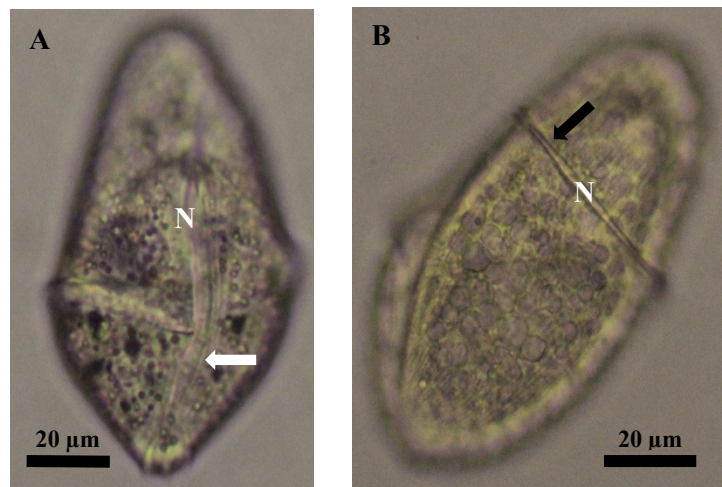


Figura 22. *Gyrodinium britannicum*. (A) Vista ventral; (B) Vista lateral derecha. Células observadas a 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium cf. dominans*** Hulbert 1957 (Figura 23)

Referencias: Hulbert (1957, p. 212, pl. 3, figs. 1-3); Yoon *et al.* (2012, figs. 7-10, 17-22, 24, 26, 28); Al-Yamani *et Saburova* (2019, p. 80, pl.38).

Células solitarias de forma alargada y fusiforme. Sus dimensiones son 50  $\mu\text{m}$  de largo y 35  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo presenta mayormente estrías en el hipocono. El epicono es hemisférico, con un ápice redondeado. El hipocono es cónico con un antápice puntiagudo. El

*cingulum* es angosto, profundo, ligeramente descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, inicia cerca del ápice y se extiende hasta el antápice, en la parte anterior sigue una trayectoria casi recta, debajo de la zona intercingular se desvía hacia la derecha. Es citoplasma es granuloso, con una coloración verde dorado. Se observaron dos especímenes.

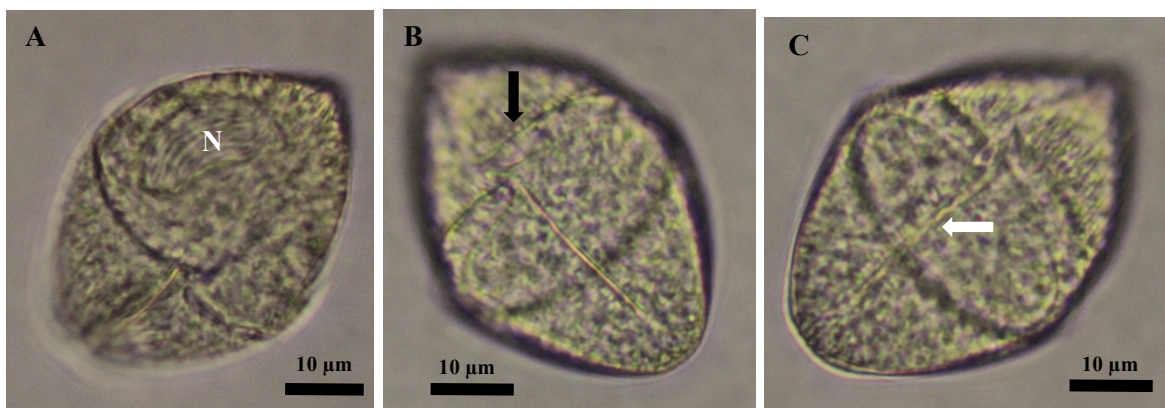


Figura 23. *Gyrodinium* cf. *dominans*. (A) Vista ventral,  $\frac{1}{4}$  apical; (B) Vista ventral,  $\frac{2}{4}$  antapical; (C) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium capsulatum* Kofoid et Swezy (Figura 24)**

Referencia: Kofoid et Swezy (1921, p. 288, fig. CC: 14, pl. 5, fig. 54)

Células solitarias de forma semi esférica. Sus dimensiones son 40  $\mu\text{m}$  de largo y 32  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono y el hipocono son casi iguales. El epicono es hemisférico con el ápice ancho y redondeado. El hipocono es hemisférico, más ancho que el epicono y lados desiguales, siendo el izquierdo más pequeño, el antápice es ligeramente romo. El *cingulum* es angosto, profundo, espiralado y descendente. El *sulcus* es angosto, poco profundo, inicia cerca del ápice y se extiende de forma recta hasta el antápice. El núcleo es grande, de forma elipsoidal, se ubica en la parte anterior, inclinado hacia su lado derecho. El citoplasma es granular, con algunas esferas de color negro en la parte anterior, el color general del

citoplasma es verde claro con tonos grises. En la parte posterior se observa un cuerpo elipsoidal de gran tamaño, de coloración amarillo, podría tratarse de comida. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

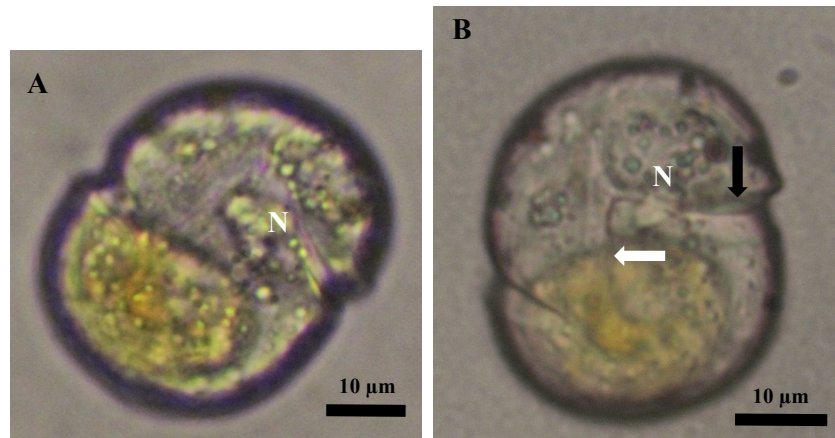


Figura 24. *Gyrodinium capsulatum*. (A-B) Vista ventral. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium corallinum*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 25)

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, pl.117, fig. 117); Reñe *et al.* (2015, p. 243, fig. 3-L)

Célula solitaria, con forma bicónica semi romboide. Sus dimensiones son 115  $\mu\text{m}$  de largo y 58  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo en general presenta estrías longitudinales de coloración verde amarillo. El hipocono es de mayor longitud que el epicono. El epicono es ancho, casi cónico, con un ápice ligeramente romo, con lados desiguales, siendo el izquierdo el doble de longitud que el derecho. El hipocono es completamente cónico, alargado y con lados convexos desiguales, el antápice es ligeramente redondeado. El *sulcus* es premediano, espiralado y

descendente a la izquierda. El *cingulum* inicia muy cerca del ápice y se extiende de forma recta hasta el antápice. El núcleo es mediano, esférico y se aloja en el centro de la célula. El citoplasma tiene una coloración rosa coral en el epicono y se vuelve ligeramente amarillo en el hipocono. Se observó un solo espécimen.

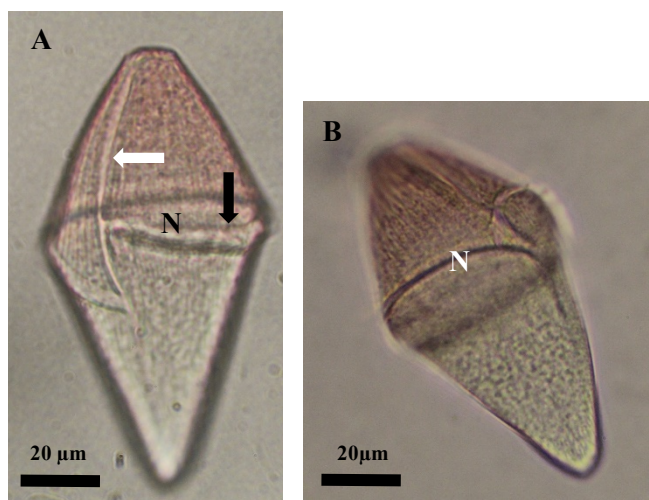


Figura 25. *Gyrodinium corallinum*. (A) Vista ventral; (B) Vista lateral. Células observadas a 40x. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### *Gyrodinium dorsum* Kofoid et Swezy 1921 (Figura 26)

Referencias: Kofoid et Swezy (1921, p. 298, fig. CC: 19, pl. 7, fig. 81).

Células solitarias de forma elipsoidal. Sus dimensiones van desde 65-70 µm de largo a 40-45 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. En algunas células el epicono era ligeramente más grande que el hipocono y en algunas otras tenían la misma longitud. El epicono y el hipocono son hemisféricos con un ápice y un antápice redondeado. El *cingulum* es posmediano, estrecho, poco profundo y en forma de espiral que desciende en el lado izquierdo. El *sulcus* inicia desde el ápice y se desvanece cerca del antápice, es estrecho en el epicono y muy angosto cerca del antápice. El núcleo es esférico sin coloración aparente, se aloja en la parte posterior de la célula. Por encima del núcleo se observa una gran masa

alimenticia. El citoplasma presenta en general una coloración grisácea, con numerosas esferas muy pequeñas de color verde amarillo. Se observaron seis especímenes.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue a partir del iconotipo y descripción de Kofoid *et* Swezy (1921).

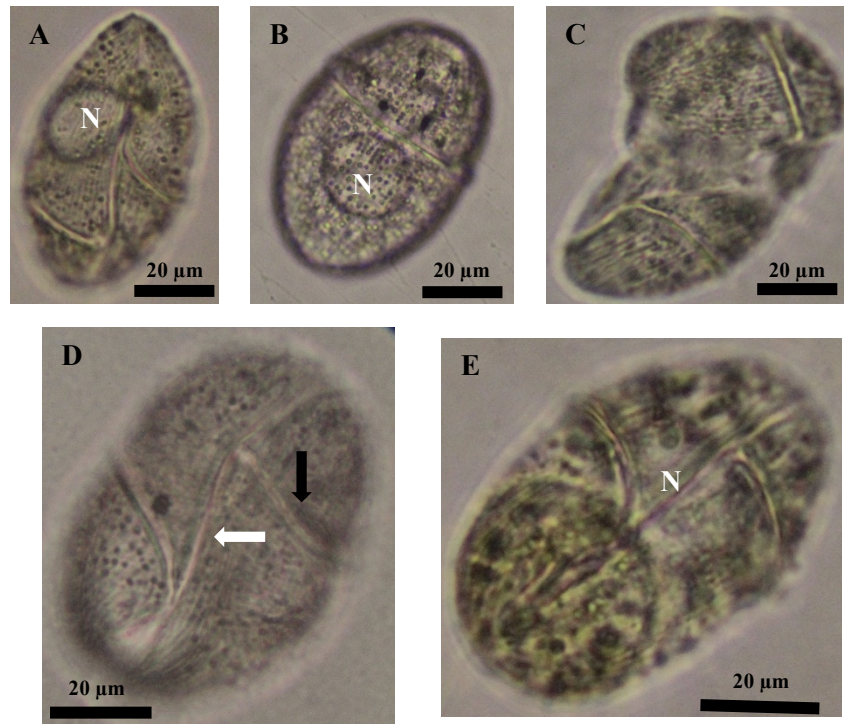


Figura 26. Células de *Gyrodinium dorsum*. (A,D,E) Vista dorsal; (B) Vista dorsal; (C) Células en división. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium fusiforme*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 27)

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 307, fig. EE:4, 8); Dodge (1982, Fig. 12A); Al-Yamani *et* Saburova (2019, p.81, pl.39).

Células solitarias de forma asimétrica y fusiforme. Sus dimensiones son 60 µm de largo y 25 µm de ancho. La superficie celular presenta un gran número de estrías longitudinales. El epicono y el hipocono son desiguales. El epicono es cónico y delgado, con un ápice

ligeramente redondeado. El hipocono es igualmente cónico, angosto y con un antápice puntiagudo. El *cingulum* es muy angosto, profundo, descendente. El *sulcus* es angosto, poco profundo, se encuentra desviados hacia la derecha. El núcleo es grande con forma elíptica y se aloja en el centro de la célula. El citoplasma presenta en general una coloración verde dorado. Se observó un solo espécimen.



Figura 27. *Gyrodinium fusiforme*. Célula en vista ventral a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium grave*** (Meunier) Kofoid et Swezy 1921 (Figura 28)

Sinónimo: *Spirodinium grave* Meunier 1910

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 309, fig. DD: 7); Lebour (1925, fig. 14d).

Células solitarias de forma irregular. Sus dimensiones son 40 µm de largo y 38 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El epicono es menor que el hipocono. El epicono es hemisférico, con un ápice redondeado. El hipocono es angosto, lados paralelos y desiguales, el antápice es romo. El *cingulum* es angosto, espiralado, desciende abruptamente sobre su extremo izquierdo, su extremo derecho rodea casi por completo a la célula. El *sulcus*

es muy estrecho, ocupa solo el área intercingular, sin llegar al antápice. El núcleo es grande, de forma elipsoidal y se aloja en el lado derecho del cuerpo. El citoplasma es en general de color verde con tonos café claro, con pequeñas esferas distribuidas por todo el cuerpo. Se observo un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie se realizó siguiendo la descripción y el iconotipo de Kofoid *et* Swezy (1921).

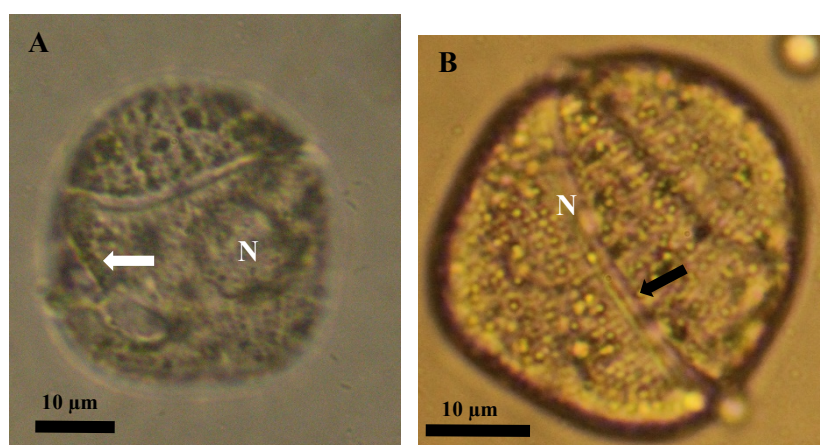


Figura 28. *Gyrodinium grave*. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium lacryma*** (Meunier) Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 29).

Sinonimo: *Spirodinium lacryma* Meunier 1910.

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 314, fig. EE, 6); Lebour (1925, p. 43, fig. 14c); Hallegraeff *et al.* (2010, p. 155, fig. 4.6A); Gárate-Lizárraga (2014, p. 580, fig. 3K).

Células solitarias con forma ovoidal. Sus dimensiones son 115 µm de largo y 40 µm de ancho. El epicono es de mayor longitud que el hipocono, con forma cónica y un ápice ligeramente romo. El hipocono es semi hemisférico, con un antápice redondeado y una pequeña

protuberancia en el centro. El *cingulum* es angosto, espiralado, desciende sobre su lado izquierdo. El *sulcus* es muy pequeño, poco profundo, inicia cerca del *cingulum* y termina antes del antápice. El núcleo es de gran tamaño con forma elíptica, se aloja en el hipocono y una pequeña fracción de él se aloja en el epicono. Se observan estructuras esféricas de color morado distribuidos por todo el cuerpo. El citoplasma es en general amarillo claro. Se observo un solo espécimen.

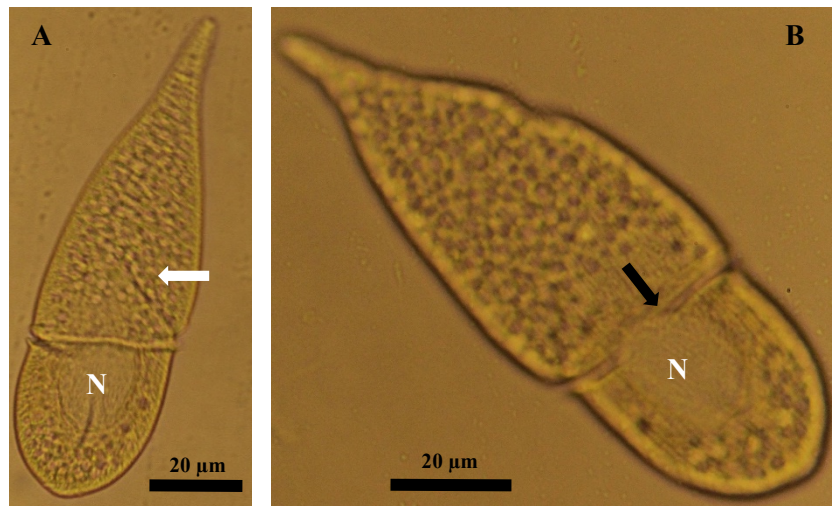


Figura 29. *Gyrodinium lachryma*. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium maculatum*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 30)

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 315, fig. DD: 19, pl. 6, fig. 62).

Células solitarias de forma ovoide. Sus dimensiones son 60 µm de largo y 40 µm de ancho. El cuerpo presenta algunas estrías longitudinales. El hipocono es ligeramente mayor que el epicono. El epicono es cónico, con un ápice ancho y redondeado. El hipocono es semi hemisférico, con un antápice pronunciado y poco redondeado. El *cingulum* se encuentra en posición premediana, es muy angosto, profundo y con forma de espiral que desciende sobre su lado izquierdo. El *sulcus* es angosto y profundo en el centro de la célula, inicia muy por

debajo del ápice donde se curva hacia la derecha y se extiende hasta antes del llegar al antápice. El núcleo es grande, esférico y se aloja en la región intercingular. El citoplasma es granular con una coloración gris y tonalidades rosa en la periferia. Se observo un espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie se realizó siguiendo la descripción y el iconotipo de Kofoid *et* Swezy (1921).

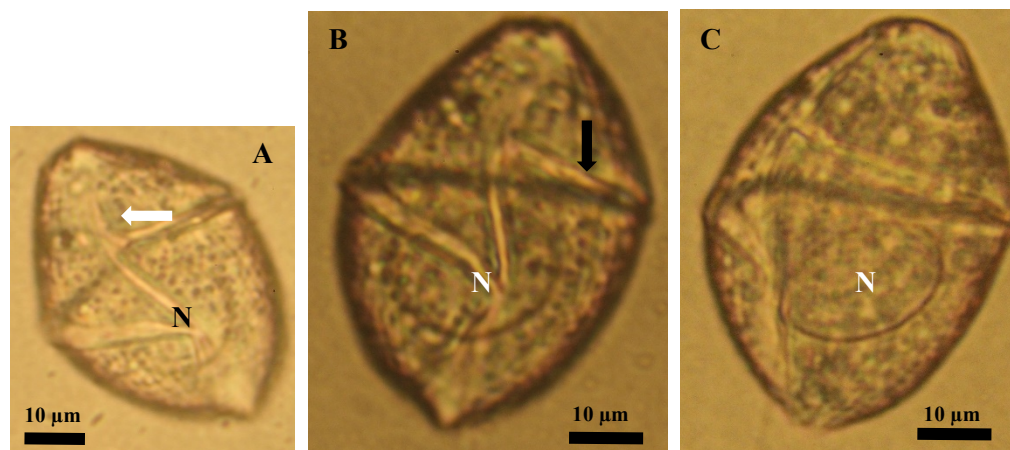


Figura 30 (A-C) *Gyrodinium maculatum*. (A-B) Vista ventral; (C) Vista lateral derecha. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium obtusum*** Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 31)

Basionimo: *Gymnodinium spirale* var. *obtusum* Schütt.

Sinónimo: *Gymnodinium spirale* var. *obtusum* Schütt 1895; *Spirodinium spirale* var. *obtusum* Lemmermann 1899.

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 319, fig. DD: 3, pl. 9, fig. 103); Lebour (1925, pl. 8, fig. 3); Dodge (1982, fig. 11N).

Células solitarias de forma elipsoidal. Sus dimensiones son 70 µm de largo y 43 µm de ancho. El cuerpo presenta un gran número de estrías longitudinales. El epicono y el hipocóno son

casi del mismo tamaño. El epicono es hemisférico, con un ápice redondeado. El hipocono igualmente presenta una forma hemisférica, con un antápice ligeramente romo y ancho. El *cingulum* es angosto, profundo y forma una espiral que desciende en el lado izquierdo. El *sulcus* es angosto, profundo, se extiende desde el ápice hasta el antápice, sigue una trayectoria casi recta, ya que en el centro de la célula se desvía ligeramente a la derecha. El núcleo es mediano de forma esférica y se aloja en la parte anterior de la célula casi en el centro. El citoplasma presenta en general una coloración marrón y ámbar, con numerosas estructuras granulares de color morado claro. Se observó un solo espécimen.

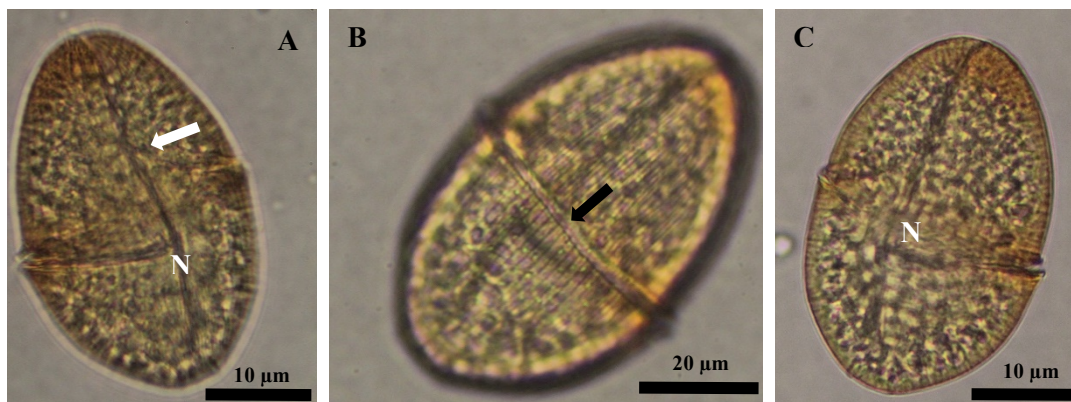


Figura 31. *Gymnodinium obtusum*. (A) Vista ventral; (B-C) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium pingue*** (Schütt) Kofoid *et* Swezy 1921 (Figura 32).

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 327, fig. DD: 15, pl. 4, fig. 38); Lebour (1925, pl. 8, fig.4); Dodge (1982, fig. 12J).

Células solitarias con forma ovoide. Sus dimensiones van desde 41-46 µm de largo y 32-35 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El hipocono es más grande que el epicono. El epicono es trapezoide, con un ápice romo. El hipocono es hemisférico con una ligera protuberancia en el antápice, con lados desiguales, siendo el derecho el de mayor

longitud. El *cingulum* es angosto, profundo y descendente. El *sulcus* es estrecho y profundo, inicia en el ápice y se extiende hasta el antápice con una desviación hacia su lado derecho. El núcleo no es muy grande, presenta forma elíptica y se aloja en el hipocono, más próximo hacia su lado izquierdo. El citoplasma no presenta una coloración aparente, contiene pequeñas esferas en el epicono muy cerca de la periferia con una coloración marrón. En el hipocono se observa una gran masa de coloración amarillo dorado, por lo que podría tratarse de alimento. Se observaron 6 especímenes.

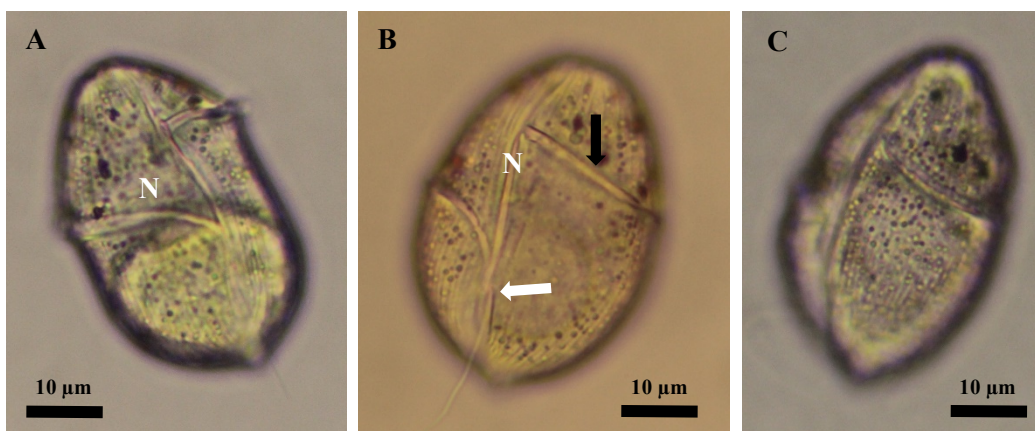


Figura 32. *Gymnodinium pingue*. (A-B) Vista ventral; (C) Vista lateral. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium spirale* (Bergh) Kofoid et Swezy 1921 (Figura 33)**

Basionimo: *Gymnodinium spirale* Bergh

Sinónimos: *Gymnodinium spirale* Bergh 1881; *Spirodinium spirale* (Bergh) Schütt 1896.

Referencias: Gárate-Lizárraga (2014, p. 580, fig. 3M); Reñe *et al.* (2015, p. 245, fig. 4A-B); Al-Yamani *et Saburova* (2019, p.88 pl.45).

Células solitarias con forma fusiforme de gran tamaño. Sus dimensiones son 115 µm de largo y 31 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El epicono es de forma cónica

con un ápice casi puntiagudo y lados desiguales. El hipocono es ligeramente cónico con un antápice semi redondeado. El *cingulum* es estrecho, profundo y descendente. El *sulcus* es estrecho y poco profundo, inicia cerca del ápice y se extiende casi de forma recta hasta el antápice. El citoplasma en general es de color verde claro con amarillo dorado en la periferia. Se observo un solo espécimen.

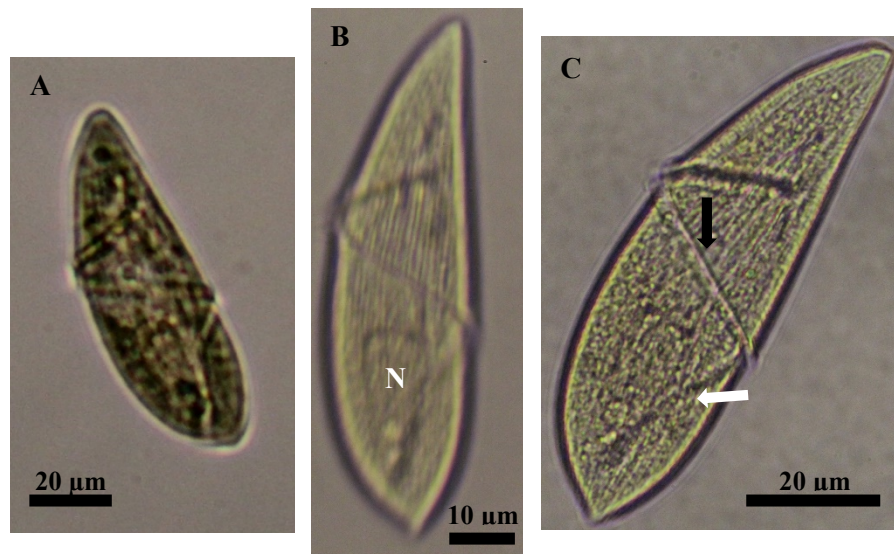


Figura 33. *Gyrodinium spirale*. Células en vista lateral a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Gyrodinium virgatum*** Kofoid et Swezy 1921 (Figura 34)

Referencias: Kofoid et Swezy (1921, p. 339, fig. DD: 21, pl. 10, fig. 112).

Células solitarias de forma semi fusiforme. Sus dimensiones son 40-44 µm de largo y 26-28 µm de ancho. El cuerpo presenta numerosas estrías de coloración verde dorado. El epicono es más pequeño que le hipocono. El epicono es cónico, con un ápice redondeado. El hipocono es semi hemisférico en su lado derecho, con un pequeño lóbulo en su lado derecho, el antápice es angosto y ligeramente romo. El *cingulum* es espiralado, desciende sobre su lado izquierdo,

en donde se vuelve ancho y profundo. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, inicia en el ápice y se extiende hasta el antápice casi de forma recta. El núcleo es mediano de forma elipsoidal y se ubica en el centro de la célula. El citoplasma presenta una coloración entre amarillo y dorado. Se observan algunos gránulos de forma sub esférica de coloración verde aceite distribuidos por todo el cuerpo en especial uno que se aloja muy cerca del ápice. Se observaron 3 especímenes.

**Comentarios taxonómicos:** La identificación de esta especie fue mediante la descripción y el iconotipo de Kofoid *et* Swezy (1921).

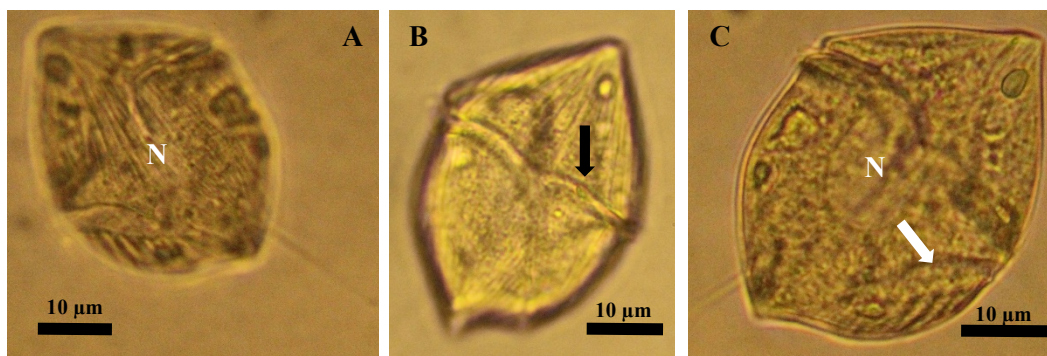


Figura 34. *Gyrodinium virgatum*. (A) Vista ventral; (B-C) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra "N" indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium* sp.1** (Figura 35)

Células solitarias de talla pequeña, con forma semi esférica. Sus dimensiones son 32 µm de largo 28 µm de ancho. El cuerpo no presenta estrías. El epicono es ligeramente más pequeño que el epicono. El epicono es semi hemisférico, con un ápice redondeado en vista ventral y ligeramente romo en vista ventral. El hipocono es cóncavo, con un antápice redondeado. El *cingulum* es espiralado, estrecho en su lado izquierdo, descendente en su lado izquierdo, ancho y profundo. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, inicia en el ápice y se extiende hasta

el antápice, sigue una trayectoria sigmoide. El núcleo es grande, se aloja en el centro del hipocono. El citoplasma es granular, la coloración es en general amarillo marrón. Se observo un solo espécimen.

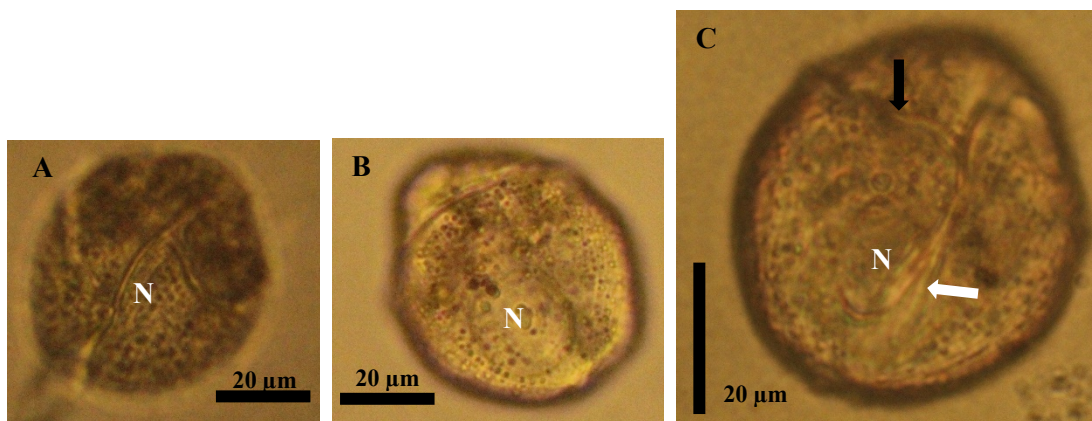


Figura 35. *Gyrodinium* sp.1. (A) Vista ventral; (B-C) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium* sp.2** (Figura 36)

Célula solitaria alargada, de forma fusiforme. Sus dimensiones son 52 µm de largo y 29 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales de color azul claro. El epicono es más pequeño que el hipocono. El epicono es estrecho, con un ápice redondeado en vista ventral y romo en vista dorsal. El hipocono presenta lados paralelos, con dos lóbulos semi redondeados en vista ventral y un antápice poco redondeado en vista dorsal. El *cingulum* es muy angosto y profundo en vista dorsal, estrecho y profundo en vista ventral, descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es en general estrecho y poco profundo, inicia en el extremo derecho de *cingulum* y se desvanece en el antápice, en donde se vuelve más ancho y profundo. El citoplasma presenta granulaciones en el epicono y pequeñas esferas verde fosforescente cerca del antápice, la coloración del citoplasma es verde ocre con amarillo. Se observo un solo espécimen.

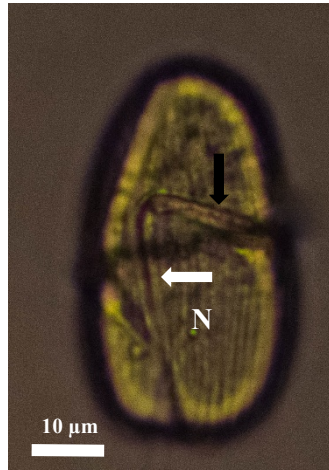


Figura 36. *Gyrodinium* sp.2. Célula en vista ventral a 40x. . La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### ***Gyrodinium* sp. 3** (Figura 37)

Célula solitaria de forma elipsoidal. Sus dimensiones son 45  $\mu\text{m}$  de largo y 28  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo tiene pocas estrías longitudinales. El epicono es ligeramente más pequeño que el hipocono. El epicono es de forma semi hemisférica, con un ápice redondeado y lados desiguales. El hipocono también es semi hemisférico, con un antápice casi redondeado. El *cingulum* es muy angosto, profundo y descendente. El *sulcus* es más angosto, poco profundo, presenta una desviación hacia la derecha en el hipocono, inicia en el ápice y se extiende hasta el antápice. El núcleo es grande de forma esférica, se aloja en el centro del epicono. El citoplasma es en general de color verde gris, con numerosos gránulos en todo el cuerpo de coloración amarillo claro. Se observó un solo espécimen.

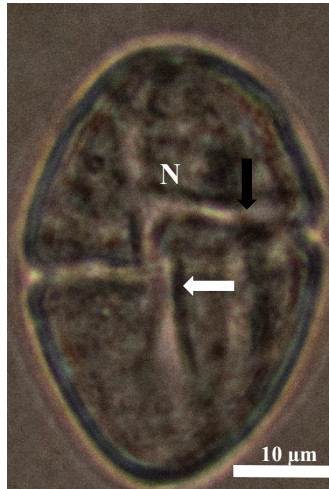


Figura 37. *Gyrodinium* sp.3. Célula en vista ventral a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### ***Gyrodinium* sp.4** (Figura 38)

Célula solitaria con forma elíptica. Sus dimensiones son 50 µm de largo y 30 µm de ancho. El cuerpo presenta estrías de coloración gris perla. El epicono y el hipocono son casi del mismo tamaño. El epicono es semi hemisferico, con ápice ligeramente puntiagudo. El hipocono es irregular, su lado derecho es ligeramente recto y su lado izquierdo esta redondeado, el antápice es angosto y puntiagudo sobre su lado derecho. El *cingulum* es angosto, profundo y descendiente. El *sulcus* es angosto, inicia en el ápice y se desvanece por debajo del extremo descendente izquierdo del *cingulum*. El citoplasma es mayormente granular en la región posterior, con algunas esferas en el epicono de color verde pino, la coloración en general del citoplasma es verde grisáceo. Se observo un solo espécimen.

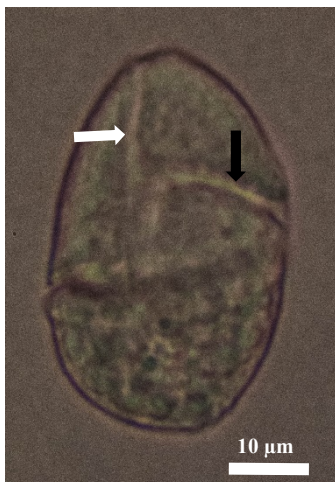


Figura 38. *Gyrodinium* sp.4. Célula en vista ventral a 40x. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### ***Gyrodinium* sp.5** (Figura 39)

Célula solitaria con forma elíptica. Sus dimensiones son 60  $\mu\text{m}$  de largo y 38  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo presenta numerosas estrías con una coloración verde fosforescente. El epicono es 2/3 el tamaño del hipocono. El epicono es ligeramente cónico con un ápice redondeado en vista ventral y ligeramente puntiagudo en vista dorsal. El hipocono es hemisférico, con el antápice ancho y redondeado. El *cingulum* es angosto, profundo, espiralado y descendente. El *sulcus* es angosto y profundo en el área intercingular, inicia cerca del ápice y se desvanece por debajo del *cingulum* descendente izquierdo. El núcleo es pequeño, con forma de corazón y se aloja en la región posterior. El citoplasma es granular con grandes esferas de color rosa morado, la coloración es en general amarillo dorado. Se observó un solo espécimen.

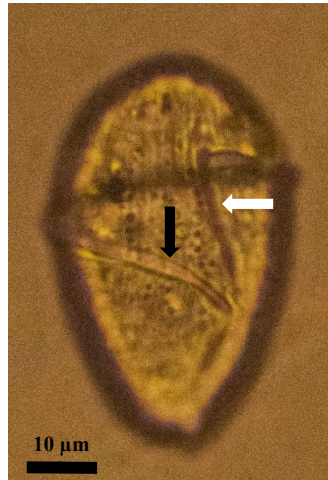


Figura 39. *Gyrodinium* sp.5. Célula en vista ventral a 40x. . La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### 6.1.2.3 Familia Ceratoperidiniaceae Loeblich III

#### Género *Pseliodinium* Sournia

#### *Pseliodinium fusus* (Schütt) Gómez 2018 (Figura 40)

Basionimo: *Gymnodinium fusus* Schütt 1895

Sinónimos: *Gymnodinium fusus* Schütt 1895; *Gyrodinium falcatum* Kofoid et Swezy 1921;

*Ceratoperidinium falcatum* (Kofoid et Swezy) Reñé et Salas 2013

Referencias: Garate-Lizárraga (2014, p. 579, fig. 2); Gómez (2018, figs. 80-102).

Células solitarias, con formas irregulares y algunas fusiformes. Sus dimensiones van de 60-90  $\mu\text{m}$  de largo y 70-80  $\mu\text{m}$  de ancho. En vista ventral la forma es cóncavo y en vista ventral es recto y profundo. El epicono es mayor que el hipocono. El epicono es redondeado en el ápice y en algunos ejemplares es casi cónico. El hipocono suele ser más redondeado en el antápice, con lados desiguales. El *cingulum* es angosto, poco profundo y desciende en su lado izquierdo. El *sulcus* es corto, profundo inicia a la mitad del epicono y se desvanece antes de

llegar al antapice. El núcleo es ovoide y se aloja en el centro de la célula. El citoplasma presenta una coloración verde dorado. Se observaron cuatro especímenes en diferentes estadios de maduración.

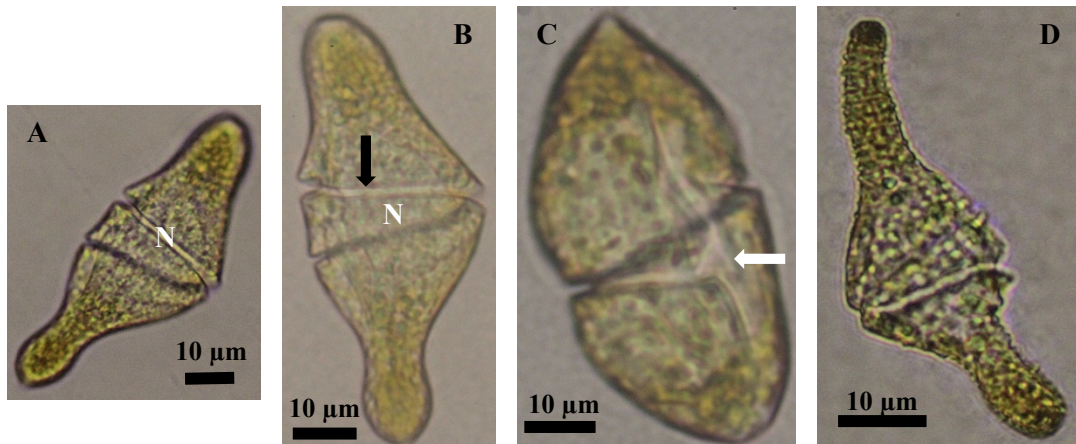


Figura 40. *Pseliodinium fusus*. (A-B) Vista lateral derecha; (C) Vista ventral; (D) Vista lateral izquierda. Las células se observaron a 10 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### Género *Torquentidium* Shin, Li, Lee *et* Matsuoka

*Torquentidium flavescens* (Kofoid *et* Swezy) Shin, Zhun *et* Matsuoka 2020 (Figura 41)

Sinónimo: *Gyrodinium flavescens* Kofoid *et* Swezy 1921

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, p. 302, pl. 4, fig. 39); Shin *et al.* (2020, figs. 1-22).

Células solitarias con forma semi ovoide. Sus dimensiones son de 50-54 µm de largo y 28-30 µm de ancho. El epicono es mayor que el hipocono. El epicono presenta lados desiguales, siendo el derecho el de mayor longitud. El hipocono es redondeado con un antápice ancho. El *cingulum* es espiralado y descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es ancho, profundo e inicia cerca de la región apical. El citoplasma presenta cuerpos granulares de coloración

verdosa, en general el color de la célula es amarillo marrón, con tonalidades oscuras en el ápice. Se observaron cuatro especímenes.

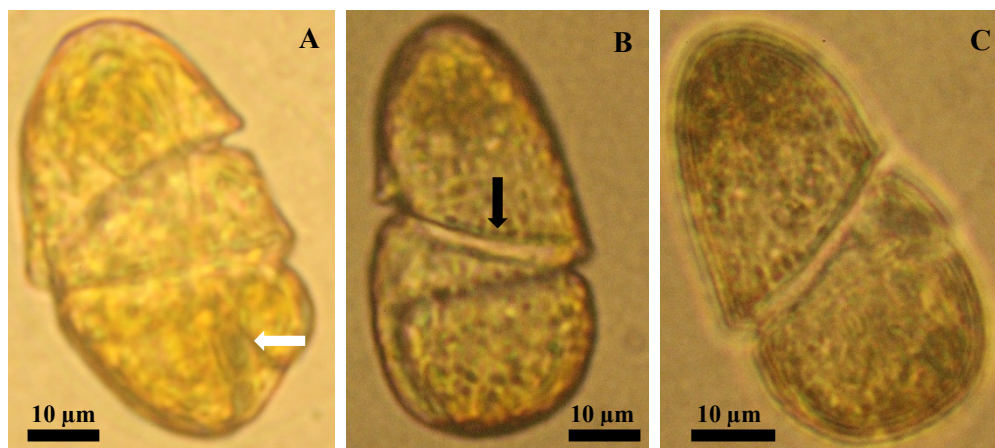


Figura 41. *Torquentidium flavescens*. (A) Vista ventral; (B) Vista lateral derecha; (C) Vista lateral izquierda. Las células se observaron a 100x. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### 6.1.2.4 Familia Kareniaceae Bergholtz, Daugbjerg, Moestrup *et* Fernández-Tejedor

##### Género *Karenia* Hansen *et* Moestrup

##### *Karenia* sp. (Figura 42)

Células solitarias, forma irregular y ligero aplanamiento dorsoventral. Sus dimensiones son 40 µm de largo y 32 µm de ancho. El epicono es menor que el hipocono. El epicono es semi hemisférico, lados irregulares y el ápice redondeado. El hipocono es angosto y bilobulado. El *cingulum* es mediano, angosto y ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho, poco profundo, invade ligeramente el epicono y se extiende hasta el antápice. El núcleo es mediano y se encuentra en el centro de la célula, más próximo a su lado izquierdo. El color del citoplasma es en general verde ocre, contiene pequeñas esferas de color verde dorado en el epicono. Se observó un solo espécimen.

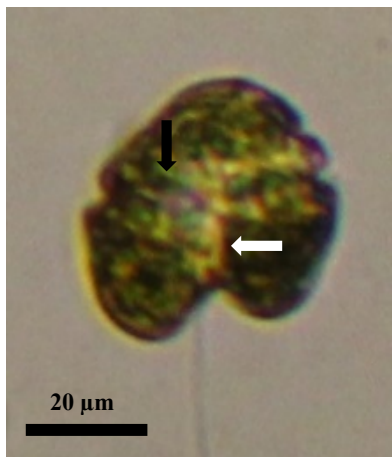


Figura 42. *Karenia* sp. Célula en vista ventral a 10x. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### Género *Karlodinium* Larsen

#### *Karlodinium australe* Salas, Bolch *et* Hallegraeff 2005 (Figura 43)

Referencias: Salas *et al.* (2005, figs.2-13); Al-Yamani *et* Saburova (2019, p. 117, pl.63).

Células solitarias de tamaño pequeño, con forma ovalada. Sus dimensiones son 25-29  $\mu\text{m}$  de largo y 22- 25 de ancho. El epicono y el hipocono son irregulares con un ápice y antápice redondeado. El *cingulum* es angosto, profundo y descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es estrecho, poco profundo e invade 1/3 del epicono. Tiene un surco apical muy estrecho cerca de la región apical. Núcleo de tamaño mediado alojado en el epicono. Presenta partículas grandes en el hipocono, podría tratarse de alimento. El citoplasma es en general de coloración verde marrón, con dos pirenoides cerca de la región cingular y algunos cloroplastos distribuidos cerca de la periferia. Se observaron tres especímenes.

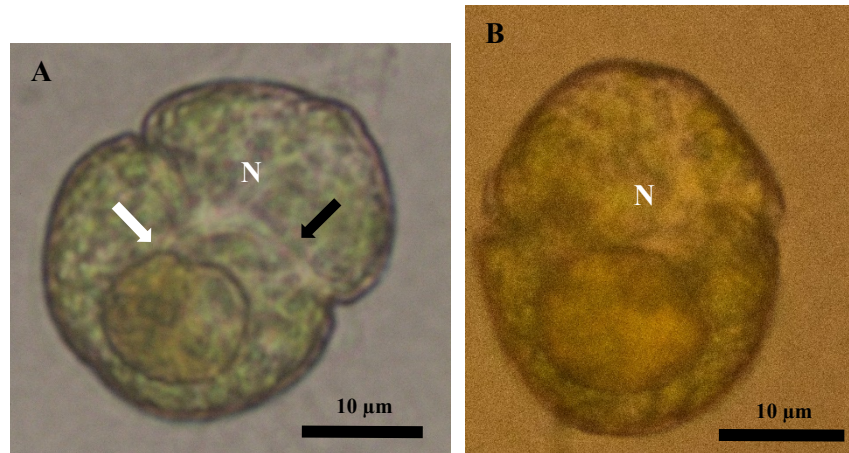


Figura 43. *Karlodinium australe*. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### **Género *Takayama* Salas, Bolch, Botes *et* Hallegraeff**

#### ***Takayama hélix* Salas, Bolch *et* Hallegraeff 2003 (Figura 44)**

Referencias: Salas *et al.* (2003, p. 1245, fig. 7-9); Al-Yamani *et* Saburova (2019, p. 128, pl.69).

Células solitarias de forma redondeada. Sus dimensiones son 40 µm de largo y 35 µm de ancho. El epicono es menor que el hipocono. El epicono es angosto redondeado con un ápice ligeramente romo. El hipocono es semi hemisférico, con lados desiguales. El *cingulum* es excavado, profundo y descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* invade levemente al epicono, es estrecho y poco profundo. El surco apical es sigmoide, estrecho e inicia cerca del *cingulum*. El núcleo es grande de forma elíptica y se ubica en el centro del epicono. El citoplasma es en general de una coloración verde dorado con pequeñas gotas de color verde aceite distribuidas en todo el cuerpo. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** Los caracteres morfológicos que ayudaron a la identificación de esta especie fue la posición y forma del núcleo, así como la disposición del surco apical.

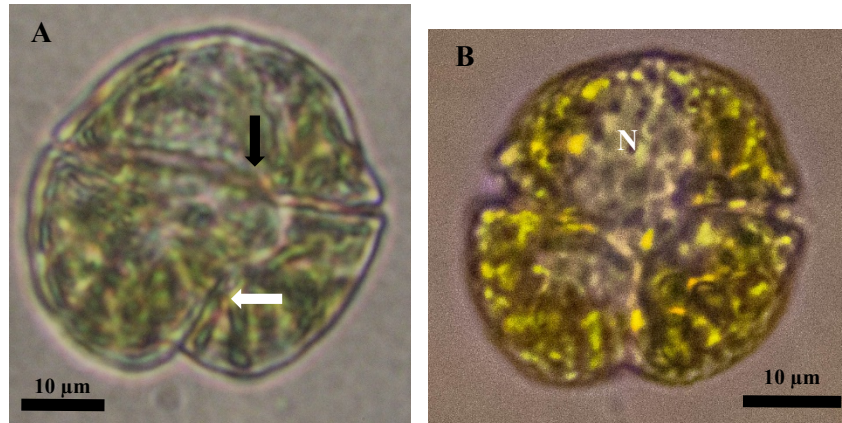


Figura 44. *Takayama helix*. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

***Takayama* sp.** (Figura 45)

Células solitarias de forma semi redondeada. Sus dimensiones son 45 µm de largo y 39 µm de ancho. El epicono es más pequeño que el hipocono. El epicono es hemisférico con el ápice redondeado. El hipocono es bilobulado en vista ventral. El *cingulum* es ancho, profundo y ligeramente descendente. El *sulcus* es estrecho, profundo, no invade el epicono y termina en el antápice. El núcleo es grande, esférico y se aloja en el centro de la célula. El citoplasma presenta una coloración en general verde ocre. Se observó un solo espécimen.

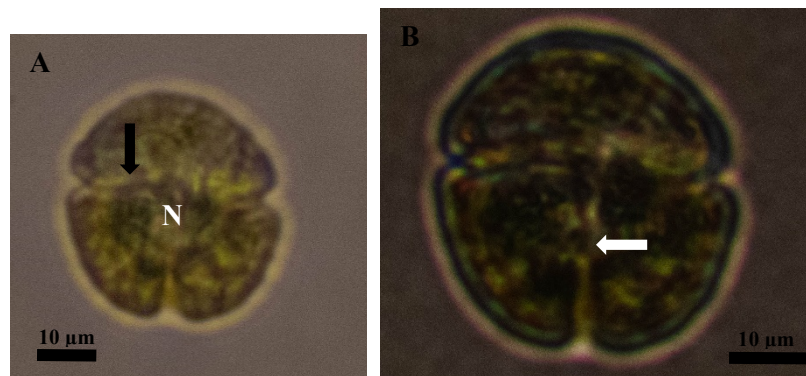


Figura 45. *Takayama* sp. (A) Vista ventral; (B) Vista dorsal. Células observadas a 10 y 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### 6.1.2.5 Familia Polykrikaceae Kofoid *et* Swezy

#### Género *Polykrikos* Bütschli

#### *Polykrikos kofoidii* Chatton 1914 (Figura 46)

Referencias: Kofoid *et* Swezy (1921, pl. 4, fig.47); Steidinger *et* Tangen (1997, pl. 21); Tillmann *et* Hoppenrath (2013, figs. 1-6, 8, 9, 11); Almazán-Becerril *et al.* (2016, p.56, figs. 117-118).

Célula pseudocolonial de forma cilíndrica, con una ligera compresión dorsoventral. Por lo general el cuerpo está compuesto por cuatro zooides. Las dimensiones son de 70-85  $\mu\text{m}$  de largo y 35-42  $\mu\text{m}$  de ancho. Cada uno de los zooides presenta un *sulcus* y un *cingulum*, El *cingulum* el ligeramente descendente, angosto y poco profundo. El *sulcus* es estrecho y recorre desde la región apical hasta la región antapical. Cada célula presenta dos células alojadas en la región posterior, la coloración del citoplasma es incoloro a gris oscuro. Se observaron 4 especímenes.

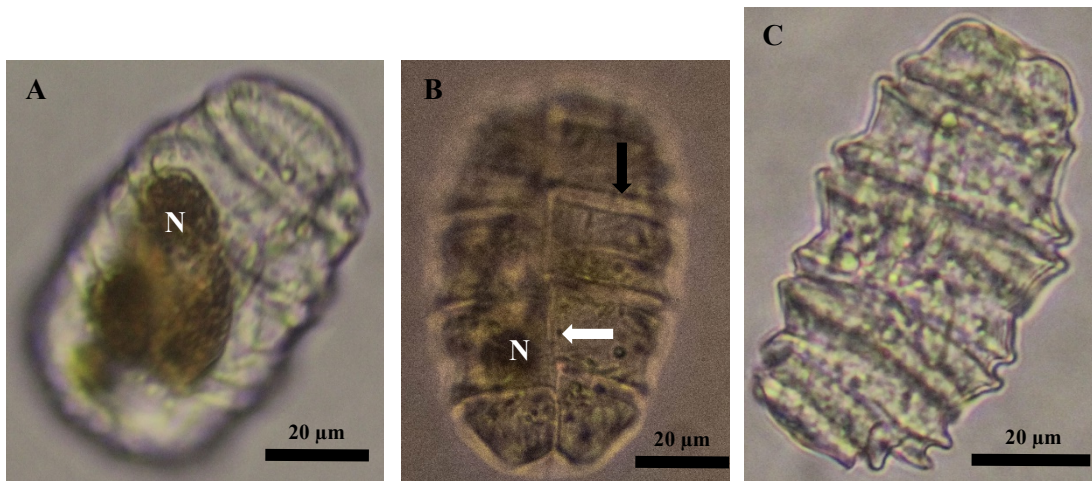


Figura 46. *Polykrikos kofoidii*. (A) Vista lateral; (B) Vista ventral; (C) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### 6.1.2.6 *incertae sedis*

Género *Balechina* Loeblich et Loeblich III

*Balechina pachydermata* (Kofoid et Swezy) Loeblich et Loeblich III 1968 (Fig. 47)

Basiónimo: *Gymnodinium pachydermatum* Kofoid et Swezy 1921

Sinónimos: *Gymnodinium pachydermatum* Kofoid et Swezy 1921 *Amphidinium vasculum* Kofoid et Swezy 1921; *Gymnodinium amphora* Kofoid et Swezy 1921; *Gymnodinium dogieli* Kofoid et Swezy 1921.

Referencias: Gómez *et al.* (2015, p. 1097-1100, fig.6-9); Almazán-Becerril *et al.* (2016, p.58, fig.121).

Células solitarias, con forma alargada elipsoidal y ligero aplanamiento dorsoventral. Sus dimensiones van desde 100-110  $\mu\text{m}$  de longitud total y 70-80  $\mu\text{m}$  de ancho. El cuerpo presenta estrías longitudinales. El epicono es redondeado en la región apical y es un tercio del tamaño de la célula. El hipocono es ovoide y sobresale del epicono. El *cingulum* es estrecho y descendente. El *sulcus* no invade el epicono y se extiende hasta el antápice. El núcleo es grande, elíptico, se aloja en la región posterior. Presenta algunas vacuolas color naranja en el centro de la célula. El citoplasma presenta una variación de color amarillo y verde. Se observaron 4 especímenes.

**Comentarios taxonómicos:** Actualmente el género no pertenece a ninguna familia del orden Gymnodinales y es la única especie del género *Balechina*.

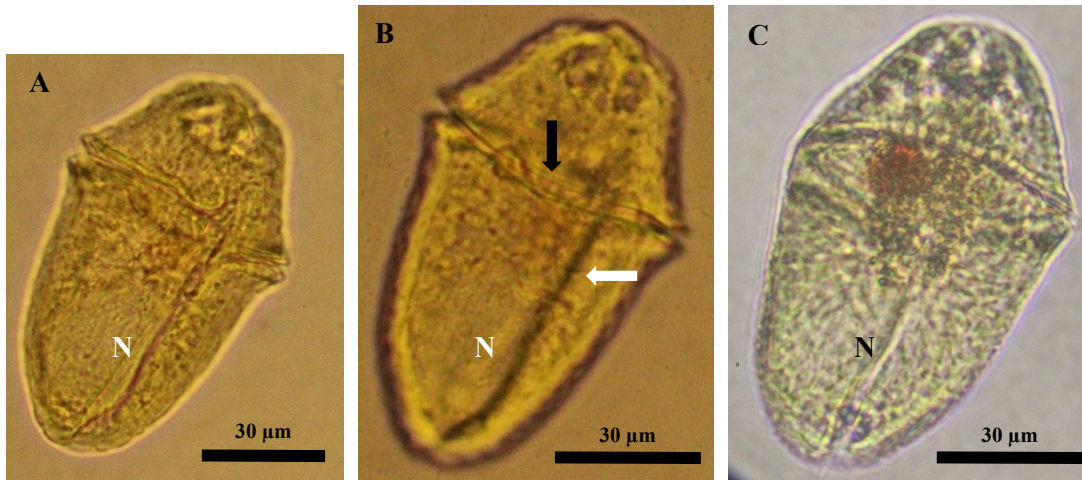


Figura 47. *Balechina pachydermata*. (A) Vista ventral; (B-C) Vista dorsal. Células observadas a 40 y 100x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### Género *Levanderina* Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg et Ellegaard

*Levanderina fissa* (Levander) Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg et Ellegaard 2014

(Figura 48)

Basionimo: *Gymnodinium fissum* Levander

Sinónimos: *Gymnodinium fissum* Levander 1894; *Gyrodinium fissum* (Levander) Kofoid et Swezy 1921; *Gyrodinium uncatenum* Hulburt 1957; *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee 1963; *Gymnodinium instriatum* (Freudenthal et Lee) Coats 2002; *Gymnodinium uncatenum* (Hulburt) Hallegraeff 2002.

Referencias: Moestrup *et al.* (2014, figs. 1-25); Gárate-Lizarraga (2014, p.29, figs. 2-10);

Reñe *et al.* (2015, p. 246, fig.5-D) Al-Yamani et Saburova (2019, p. 159, pl.85).

Células solitarias de forma ovoide, con ligera compresión dorsoventral. Sus dimensiones son 49 µm de largo y 38 µm de ancho. El epicono es asimétrico con un ápice ancho y plano. El hipocono tiene una hendidura profunda en la región antapical. El *cingulum* es angosto poco

profundo, se aloja en la parte media de la célula y descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es angosto-profundo, no invade el epicono y se extiende hasta el antápice. El citoplasma presenta una coloración marrón. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** Actualmente el género no pertenece a ninguna familia del orden Gymnodiniales y es la única especie del género *Levanderina*.

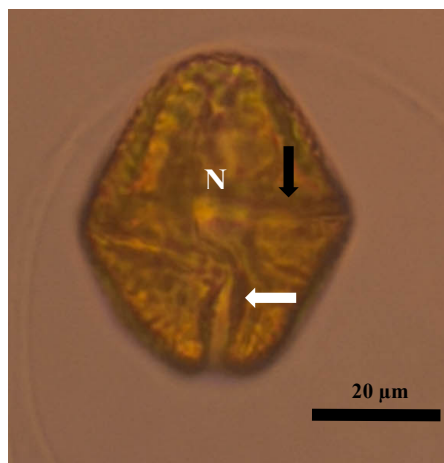


Figura 48. *Levanderina fissa*. Célula en vista ventral a 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

### 6.1.3 Orden Noctilucales Haeckel

#### 6.1.3.1 Familia Noctilucaeae Kent

##### Género *Spatulodinium* Cachon et Cachon

*Spatulodinium pseudonociluca* (Pouchet) Cachon et Cachon 1968 (Figura 49)

Basionimo: *Gymnodinium pseudonociluca* Pouchet 1885

Sinónimo: *Gymnodinium pseudonociluca* Pouchet 1885; *Gymnodinium pyrocystis* E.GJørgensen 1912; *Gymnodinium conicum* Kofoid et Swezy 1921.

Referencias: Gómez *et Souisii* (2007, p.234, figs. 2-14); Gómez *et al.* (2010, p.469, Fig.1: A-L); Maciel-Baltazar *et Hernández-Becerril* (2013, p.254, fig. 3-E); Gárate-Lizárraga (2014, p. 580, fig. 3-S).

Células solitarias de tamaño variable de acuerdo con su estadio de vida. Sus dimensiones son 70-80  $\mu\text{m}$  de largo y 50-60  $\mu\text{m}$  de ancho. El epicono es 1/3 el tamaño del hipocono. El epicono tiene forma de cono con un ápice romo y lados desiguales. El hipocono es redondeado en posición dorsal, tiene lados semi paralelos y un antápice semi lobulado en vista ventral, con excavación casi profunda en el centro. El *cingulum* forma una espiral y es descendente en su lado izquierdo. El *sulcus* es ancho y profundo, inicia en el ápice con una desviación a la izquierda y termina en el antápice con una desviación a la derecha en donde es más profundo. El núcleo es elipsoidal y se aloja en el hipocono, muy cerca del *cingulum*. El citoplasma presenta pequeñas gotas sin coloración aparente, en general el cuerpo es de color amarillo con tonalidades dorado. Se observaron siete especímenes.

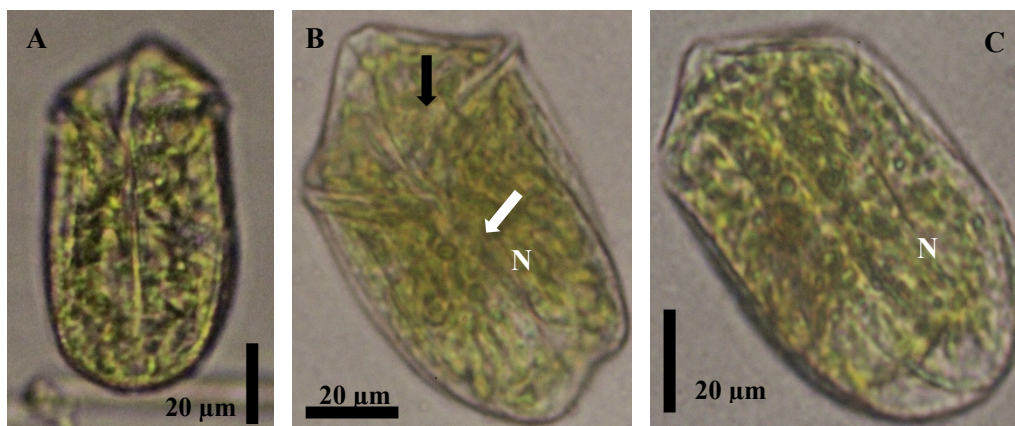


Figura 49. Células de *Spatulodinium pseudonocitluca*. (A-B) Vista ventral; (C) Vista lateral izquierda. Células observadas a 40 y 100x. La letra "N" indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

#### 6.1.4 Orden Torodinales Boutrup, Moestrup *et* Daugbjerg

##### 3.1.4.1 Familia Kapelodiniaceae Boutrup, Moestrup *et* Daugbjerg

##### Género *Kapelodinium* Boutrup, Moestrup *et* Daugbjerg

***Kapelodinium vestifici*** (Schütt) Boutrup, Moestrup *et* Daugbjerg 2016 (Figura 50)

Basionimo: *Gymnodinium vestifici* Schütt

Sinónimos: *Gymnodinium vestifici* Schütt 1895; *Gyrodinium glaucum* (Lebour) Kofoid *et* Swezy 1921; *Katodinium glaucum* (Lebour) Loeblich III 1965; *Lebouridinium glaucum* (Lebour) Gómez, Takayama, Moreira *et* López-García 2016.

Referencias: Boutrup *et al.* (2016, figs. 1-15); Gómez *et al.* (2016, p. 10, figs. 59-74); Al-Yamani *et* Saburova (2019, p.150, pl.79).

Células solitarias de forma alargada y fusiforme. Sus dimensiones son 40 µm de largo y 14 µm de ancho. El epicono es de mayor longitud que el hipocono. El epicono es semi redondo en el ápice con lados desiguales y base diagonal. El hipocono es puntiagudo y estrecho sobre la base del epicono. El *cingulum* es angosto, profundo y desciende ligeramente en su lado izquierdo. El *sulcus* es angosto en el antápice. El núcleo es semicircular y se ubica sobre la base del epicono. El citoplasma es de coloración verde ámbar con tonos grises. Una vacuola de gran tamaño por encima del núcleo con coloración amarillo dorado. Se observó un solo espécimen.

**Comentarios taxonómicos:** Actualmente esta es la única especie perteneciente al género *Kapelodinium*.

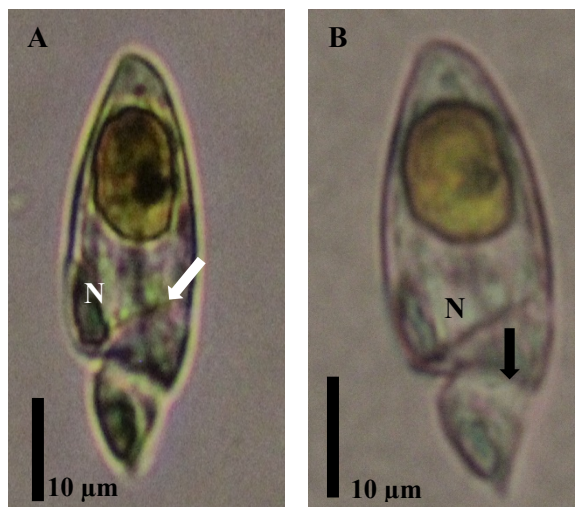


Figura 50. *Kapelodinium vestifici*. Células en vista ventral a 10 y 40x. La letra “N” indica la posición del núcleo. La flecha negra indica la posición del *cingulum* y la blanca el *sulcus*.

## 6.2 Análisis filogenéticos

Se obtuvo un total de 35 secuencias parciales de ADNr para dinoflagelados atecados (Anexo I, Tabla 2), de las cuales 17 secuencias corresponden a la amplificación del gen 18s y 18 al gen 28s. Se realizó un alineamiento con secuencias de SSU del orden Gymnodiniales el cual consistió en 56 secuencias, 11 nuevas generadas en este estudio, con una longitud de 1229 pares de bases (pb); el alineamiento con secuencias del orden Noctilucales y Syndiniales consistió en 23 secuencias, seis nuevas generadas en este estudio, con una longitud de 1250 pb. El alineamiento con LSU del orden Gymnodiniales consistió en 75 secuencias, 18 nuevas generadas en este estudio, con una longitud de 976 pb; el alineamiento con secuencias del orden Suessiales consistió en 24 secuencias, con una generada en este estudio, con una longitud de 550 pb.

### 6.2.1 Análisis combinado SSU-LSU

Los análisis filogenéticos mostraron que los dinoflagelados atecados de la Bahía de Todos Santos estuvieron distribuidos en cuatro ordenes (Gymnodiniales, Noctilucales, Syndiniales y Suessiales), para los cuales se presenta un análisis por separado (Figuras 51-53). La filogenia del árbol concatenado del orden Gymnodiniales se dividió en siete grandes clados (Figura 51). El clado I, con bajo soporte filogenético (BI= 0.65), mostró dos subclados hermanos (A y B). En el subclado A, con alto soporte filogenético (BI=0.99), estuvieron agrupadas secuencias del Genbank y secuencias generadas en este estudio para el género *Margalefidinium* (Anexo II: Fig. F). El subclado B, con buen soporte filogenético (BI=0.85), agrupó secuencias del GenBank y generadas en este estudio para los géneros hermanos *Levanderina* y *Akashiwo* (Anexo II: Fig. A). El clado II, perteneciente a la familia Kareniaceae, con bajo soporte filogenético (BI=0.60), estuvo integrado por secuencias del GenBank para los géneros hermanos *Karlodinium* y *Takayama* (Anexo II: Fig. B), los cuales a su vez fueron resueltos en un clado mayor como hermanos de *Karenia*. De nuestras secuencias solo *Takayama* estuvo representado en este clado. El clado III, perteneciente a la familia Ceratoperidiniaceae, con el máximo soporte filogenético (BI=1), estuvo conformado por secuencias generadas en este estudio y del GenBank, para los géneros hermanos *Torquentidium* y *Pseliodinium* (Anexo II: Figs. E-G), los cuales a su vez fueron resueltos en un clado mayor como hermanos de *Kirithra* y *Ceratoperidinium*. El clado IV, con bajo soporte filogenético (BI=0.63), estuvo conformado por secuencias del GenBank y generadas en este estudio para el género *Balechina* (Anexo II: Fig. D). El clado V, perteneciente a la familia Gyrodiniaceae, con alto soporte filogenético (BI=0.97), estuvo conformado por secuencias del GenBank y secuencias generadas en este estudio para el género *Gyrodinium*

(Anexo II: Figs. H-I). El clado VI, con el máximo soporte filogenético (BI=1), estuvo dividido a su vez en dos subclados hermanos (C y D). El subclado C, con alto soporte filogenético (BI=0.93), estuvo conformado por secuencias del GenBank del género *Polykrikos*. El subclado D, con bajo soporte filogenético (BI=0.56), estuvo conformado por los géneros del GenBank y generadas en este estudio para el género *Lepidodinium* (Anexo II Fig. C), el cual a su vez fue resuelto en un clado mayor como hermano de los géneros *Gymnodinium* y *Barrufeta*, a su vez este clado conformó un grupo mayor con secuencias del GenBank y generadas en este estudio para el género parafilético *Gymnodinium* (Anexo II: Fig. K). El clado VII, con alto soporte filogenético (BI=0.93), estuvo integrado por secuencias generadas en este estudio en posición incierta.

### 6.2.2 Análisis SSU

El análisis con SSU (Figura 52), con el máximo soporte filogenético (BI=1), mostró dos grandes clados. El clado I, representado por el orden Noctilucales, con bajo soporte filogenético (BI=0.65), estuvo dividido a su vez en dos subclado (A y B). El subclado A, con el máximo soporte filogenético (BI=1), perteneciente a la familia Kofoidiniaceae, a grupo secuencias del GenBank y generadas en este estudio para el género *Kofoidinium* (Anexo II: Fig. L). El subclado B, con alto soporte filogenético (BI=0.98), correspondiente a las familias Leptodiscaceae y Noctilucaceae, estuvo organizado a su vez en dos grupos monofiléticos, el primero que incluyó secuencias del GenBank para el género *Abedinium*, resultó a su vez en un clado mayor como hermano del grupo conformado por secuencias del GenBank de *Noctiluca* y *Spatulodinium*. El clado II, con alto soporte filogenético (BI=0.91), incluyó a los representantes del orden Syndiniales, agrupando secuencias del GenBank y generadas en este

estudio para el género *Amoebophrya*, este clado a su vez fue resuelto como el grupo hermano de una secuencia del GenBank para *Kofoidinium* sp. en posición incierta.

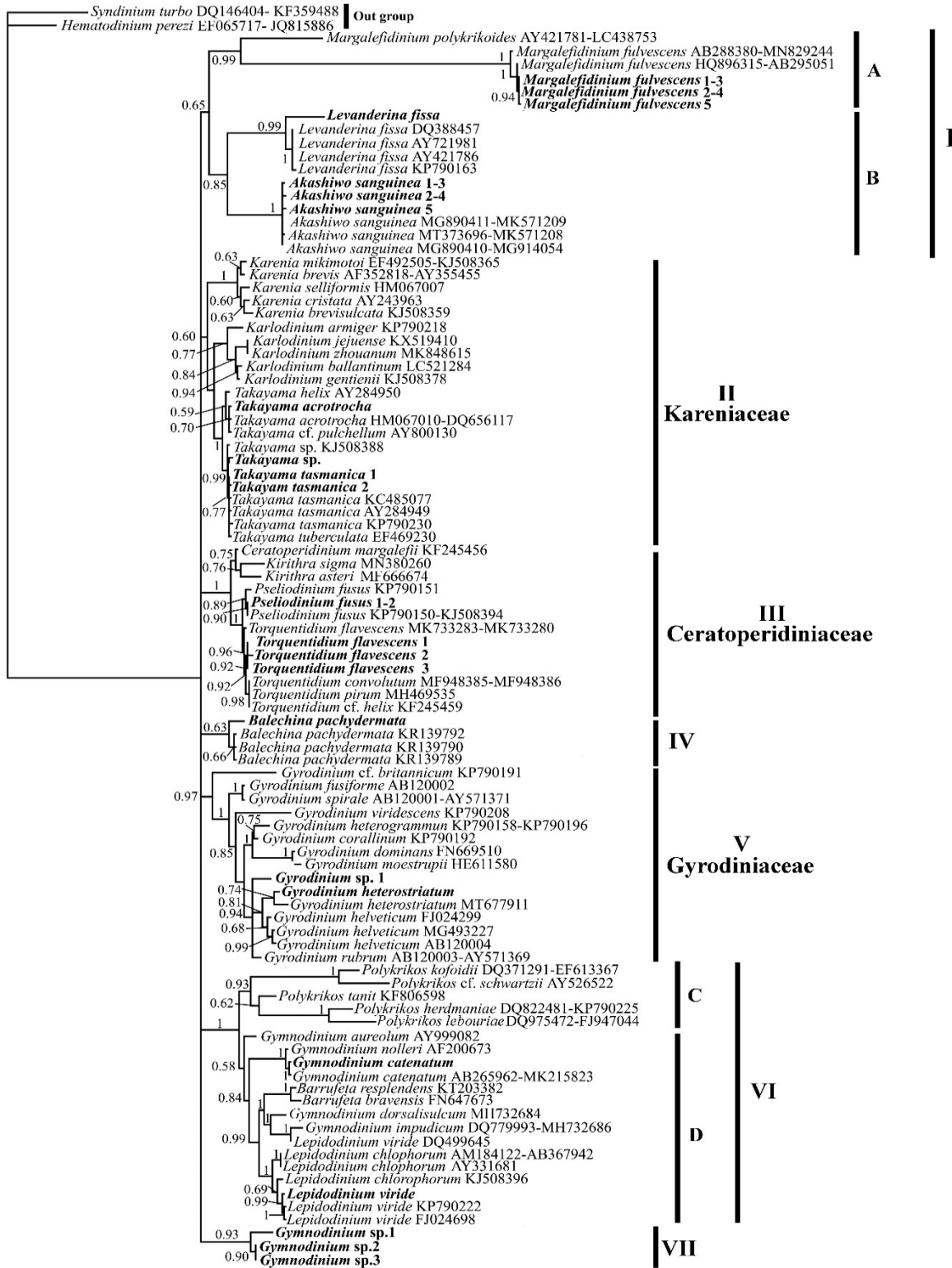
### 6.2.3 Análisis LSU

El análisis con LSU (Figura 53), con el máximo soporte filogenético (BI=1), para el orden Suessiales, estuvo organizado en cuatro grandes clados. La única secuencia generada en este estudio para este orden estuvo agrupada en el clado II, también con el máximo soporte filogenético (BI=1), con secuencias del GenBank para los géneros *Biecheleriopsis* (Anexo II: Fig. J) y *Protodinium*.

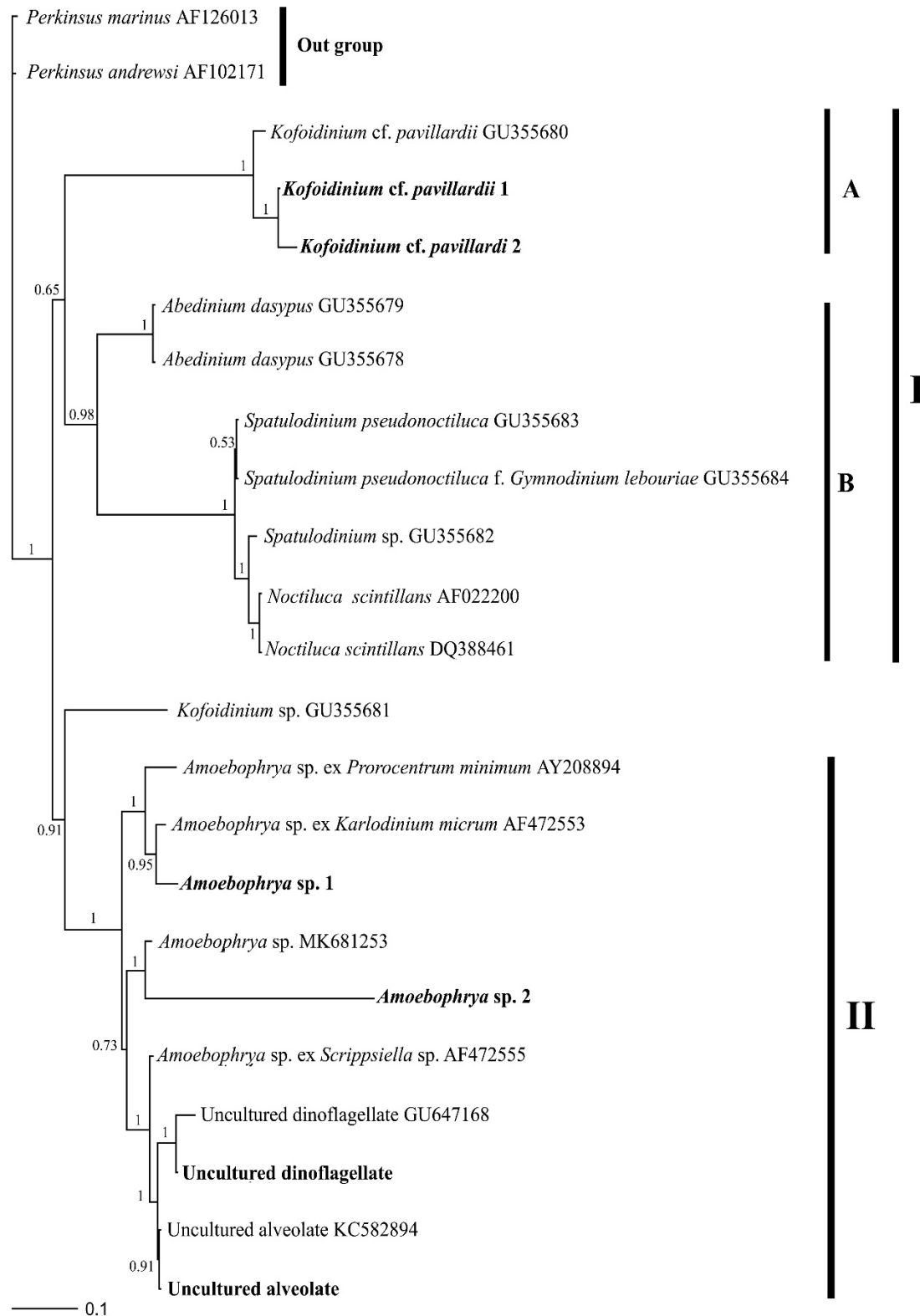
Para el orden Gymnodinales, los valores de distancia interespecífica con SSU variaron entre un mínimo de 3.2% para la especie *Akashiwo sanguine* - *Takayama acrotrocha* y un máximo de >100% para la especie *Margalefidinium fulvescens* - *Gymnodinium impudicum*. Los valores de distancia interespecífica con LSU variaron entre el mínimo 19% para *A.sanguinea*-*Karlodinium armiger* y un máximo de >100% para *M.polykrikoides*-*Polykrikos kofoidii*. Para el orden Noctilucales, los valores de distancia genética variaron entre el mínimo de 78% para *Kofoidinium* cf. *pavillardi*-*Abedinium dasypus* y un máximo de >100% para *K.* cf. *pavillardi*-*Spatulodinium* sp. Para el orden Syndiniales, los valores de distancia genética variaron entre el mínimo de 4% para *Amoebophrya* sp. ex *Karlodinium micrum*-*Amoebophrya* sp.1 y un máximo de 78% para *Amoebophrya* sp.1-Uncultured alveolate. Para el orden Suessiales, los valores de distancia interespecífica variaron entre el mínimo de 0.4% para *Biecheleriopsis adriatica*-*Protodinium simplex* y un máximo de 12% para *B. adriatica*-*Polarella glacilis*.

### **6.3 Distribución espacial**

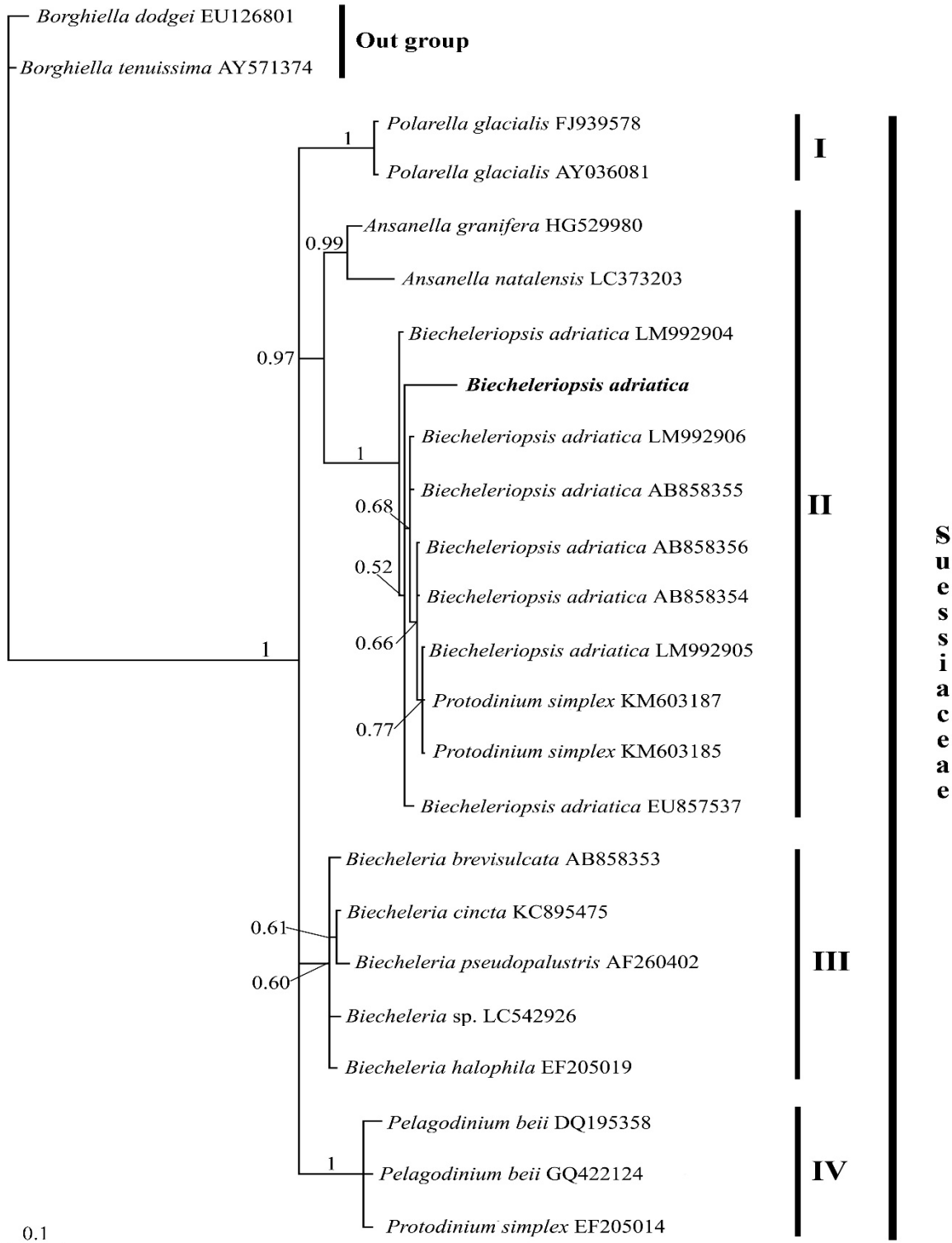
Los aislamientos celulares para los análisis morfológico y molecular nos indican diferencias entre el número de células aisladas para los muestreos mensuales y muestreos SEMAR (Anexo I, Tablas I-II). Para los muestreos mensuales se obtuvieron un total de 67 células aisladas, las cuales se encuentran distribuidas principalmente en las estaciones de la 8 a la 12 con un total de 47 células. En los muestreos SEMAR tuvimos un total de 34 células aisladas, donde el mayor número de células se colectaron en las estaciones costeras, las cuales comprenden las estaciones 1-4, 7-8. Los datos obtenidos para ambos muestreos nos indican que la distribución de los dinoflagelados atecados en la bahía Todos Santos podría ser homogénea, donde todas las estaciones de muestreo son idóneas para realizar toma de muestra.



**Figura 51.** Topología bayesiana basada en datos de secuencias combinadas de ADNr de SSU-LSU. Los números en los nodos son los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB). Los principales clados se indican con números romanos (I, II, III, IV, V, VI, VII). Los subclados se indican con letras (A, B, C, D). Las secuencias obtenidas en este estudio se muestran en negritas. La barra debajo del árbol indica sustituciones por sitio.



**Figura 52.** Topología bayesiana basada en datos de secuencias de ADNr de SSU, de especies del orden Noctiluceales y Syndiniales. Los números en los nodos son los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB). Los principales clados se indican con números romanos (I, II). Los subclados se indican con letras (A,B). Las secuencias generadas en este estudio están en negrita. La barra debajo del árbol indica sustituciones por sitio.



**Figura 53.** Topología bayesiana basada en datos de secuencias de ADNr de LSU, de especies del orden Sueciciales. Los números en los nodos son los valores de probabilidad posterior bayesiana (PPB). La barra a la derecha del árbol indica la familia (Sueciciales). Los principales clados se indican con números romanos (I, II, III, IV). Las secuencias generadas en este estudio están en negrita. La barra debajo del árbol indica sustituciones por sitio.

## 7. DISCUSIÓN

La combinación de observaciones morfológicas y el uso de herramientas moleculares permitió la identificación de diferentes morfoespecies, de los distintos grupos de dinoflagelados atecados para la Bahía de Todos Santos (BTS). Para algunos casos, la observación de los caracteres morfológicos se encontró limitada debido a la alta plasticidad fenotípica que estos organismos presentan, en especial aquellas especies que se encuentran dentro del género *Gymnodinium*. En este estudio detectamos 54 morfoespecies (Anexo I, Tablas I-II) de dinoflagelados atecados, repartidas en diferentes ordenes, siendo Gymnodiniales el orden con mayor diversidad. 47 especies del total, fueron reportadas por primera vez para la BTS y 26 son primer registro para el Pacífico mexicano. Se obtuvieron secuencias parciales de los genes 18s y 28s del ADNr para 21 especies, con los datos morfológicos y moleculares, se confirma que la diversidad de estos organismos en el área es actualmente parcial.

### 7.1 Diversidad morfológica

El presente estudio confirmó la presencia de 55 morfoespecies de dinoflagelados atecados para la Bahía de Todos Santos, de los cuales 42 fueron registros nuevos para la bahía y 21 de ellos fueron registros nuevos para México (Anexo I, Tabla I), siendo *Akashiwo sanguinea*, *Levanderina fissa* y *Margalefidinium fulvencens* de los que se sabe que tienen algún potencial nocivo (Whyte *et al.* 2001; Jessup *et al.* 2009) de las otras especies se desconoce. Hasta 2016, las especies de dinoflagelados atecados conocidas para la zona eran 13, los resultados del presente estudio incrementaron esta diversidad en 42 nuevos registros para la bahía, que

representan el 76% del total. Según lo informado por Almazán-Becerril *et al.* (2016) para la Bahía de Todos Santos, que hasta ahora constituía la única lista de dinoflagelados atecados para el área, nuestros resultados confirmaron los registros de siete taxones previamente registrados por ellos: *Akashiwo sanguinea*, *Balechina pachydermata*, *Gymnodinium gracile*, *Margalefidinium fulvescens*, *Gyrodinium spirale*, *Polykrikos kofoidii* y *Kapelodinium vestifici*. Con respecto a los nueve nuevos registros para la bahía, los dinoflagelados *Gymnodinium ravenescens*, *G. sphaericum*, *Gyrodinium britannicum* y *G. fusiforme* habían sido registrados previamente por Meave *et al.* (2012), para el Pacífico tropical, específicamente la Bahía de Acapulco. Sin embargo, nuestro registro de *G. sphaericum* no coincidió morfológicamente con el registrado por estos autores, aunque sí coincidió con la descripción y con uno de los dos iconotipos de Kofoid & Swezy (1921). Otros dinoflagelados registrados por primera vez en la bahía, como *Gyrodinium lacryma*, *Lepidodinium chlorophorum*, *Levanderina fissa* y *Pseliodinium fusus*, ya habían sido citados para Bahía de la Paz, en el Golfo de California en las obras de Garate-Lizárraga (2014a, 2014b). En cuanto a *Spatulodinium pseudonoctiluca*, también fue referido anteriormente frente a las costas de Chiapas por Maciel-Baltazar & Hernandez-Becerril (2013).

Los 21 nuevos registros para México se distribuyeron en cuatro familias del orden Gymnodiniales, 8 para Gymnodiniaceae, 10 para Gyrodiniaceae, 1 para Ceratoperidiniaceae y 2 para Kareniaceae. De la familia Gymnodiniaceae: la morfología de *G. impudicum* (= *Gyrodinium impudicum*) coincidió con la descripción de Fraga *et al.* (1995), pero no se encontró formando cadenas. En *G. inusitatum* (vista dorsal), la morfología externa, la disposición del núcleo y los cloroplastos coinciden con lo descrito por Gu *et al.* (2013). *G. pyrenoidosum* se observó solo una vez en diferentes vistas y aumentos y nuestro morfotipo

coincidió con la morfología descrita por Horiguchi & Chihara (1988). De la familia Gyrodiniaceae: *G. cf. dominans* (no encontrado completamente en vista ventral), coincidió morfológicamente con lo descrito por Hulbert (1957). *G. corallinum* y *G. maculatum* coincidían con las descripciones e iconotipos de Kofoid & Swezy (1921). De la familia Ceratoperidiniaceae, *Torquentidium flavescens* (= *Gyrodinium flavescens*) se observó en diferentes estaciones y se encontró como un nuevo registro, la morfología coincidió con la descripción de Shin *et al.* (2020). Para la familia Kareniaceae también se verificaron *Karlodinium australe* y *Takayama hélix* con la morfología descrita por de Salas *et al.* (2003) y de Salas *et al.* (2005).

Asimismo, de los 49 registros presentados, 11 de ellos constituyen el primer registro fotográfico para taxones que solo tenían un iconotipo (Anexo I, tabla 1). De la familia Gymnodiniaceae: *Gymnodinium cf. auratum* y *G. cf. multistriatum* eran muy similares entre sí en la forma del hipocono, sin embargo, eran diferentes tanto en la forma y tamaño del epicono, como en la presencia de estrías, ubicación del núcleo y sus dimensiones; ambas morfoespecies a pesar de estar en vista lateral y vista ventral, respectivamente, coincidieron con las descripciones de Kofoid & Swezy (1921). Si bien Meave del Castillo & Hernández-Becerril (1998) registraron previamente la presencia de *Gymnodinium auratum*, no presentaron ilustraciones de la especie, por lo que nuestro registro es el primero. *G. contractum*, *G. incisum* también coincidió con las descripciones e iconotipos presentados por Kofoid & Swezy (1921), en el caso de *G. heterostriatum*, una especie presuntamente plástica para la cual estos mismos autores presentaron tres iconotipos, nuestro morfotipo coincidió solo con uno de ellos. De la familia Gyrodiniaceae: aunque *cf. Gyrodinium bepo* no coincidía con la descripción de Schutt (1895), nuestro morfotipo era muy similar a su iconotipo. En el

caso de los dinoflagelados *G. capsulatum*, *G. dorsum*, *G. grave*, *G. obtusum*, *G. pingue* y *G. virgatum*, todos coincidieron con las descripciones e iconotipos de Kofoid & Swezy (1921). Es importante señalar que la mayoría de nuestros registros coinciden con los presentados por estos autores, esto se debe a que el sitio donde colectaron (La Jolla, California), está muy cerca de nuestra zona de estudio, por lo que esperamos encontrar más diversidad de dinoflagelados atecatos, debido a las condiciones hidrográficas que comparten ambos sitios. Los 11 registros de dinoflagelados atecatos identificados como sp., cinco para el género *Gymnodinium*, cinco para el género *Gyrodinium* y uno para el género *Takayama*, no fueron identificados a nivel de especie ya que su morfología externa no coincidió con especies conocidas. En cuanto a los géneros *Gymnodinium* y *Gyrodinium*, sus especies a menudo se confunden entre sí por su similitud morfológica y la plasticidad fenotípica que presentan, por lo que existen errores al momento de identificarlas, o podrían ser especies nuevas, problema que debe ser resuelto mediante el uso de marcadores moleculares y algunas otras técnicas de microscopía fina.

## 7.2 Relaciones filogenéticas

A partir de los análisis realizados con los marcadores moleculares 18s y 28s, se confirmó la presencia de 21 entidades filogenéticas, cinco de las cuales constituyeron nuevos registros para el Pacífico Mexicano, de los dinoflagelados atecados de la Bahía de Todos Santos, distribuidas en cuatro órdenes y siete familias. En el orden Gymnodiniales se agruparon 16 entidades filogenéticas (Gymnodiniaceae 7, Kareniaceae 2, Ceratoperidiniaceae 2, Gyrodiniaceae 2 y Incert. sed 2), en Noctilucales una (Kofoidiniaceae), en Syndiniales tres

(Syndiniaceae) y en Suessiales una (Suessiacea). A pesar de que uno de nuestros objetivos fue llegar a la identificación filogenética de las especies presentes en el área de estudio, no en todos los casos fue posible, ya que las filogenias resultantes con ambos marcadores no confirmaron su posición filogenética, pero sí evidenciaron una problemática importante en la clasificación actual del grupo en todos los niveles jerárquicos.

El análisis combinado con 18s y 28s mostró diferentes problemáticas como las que se discuten a continuación. *Margalefidinium*, tradicionalmente clasificado dentro de Gymnodiniaceae (Gómez *et al.* 2017), aparece en nuestro análisis en una posición basal, sin relación alguna con las especies de esta familia. Los valores de distancia interespecífica con *Margalefidinium polykrikoides* y *M. fulvescens* fueron incluso mayores al 100%, sugiriendo una estructura total que parece corresponder a una posición taxonómica por encima del nivel de familia. Sin embargo, aunque con nuestros datos morfológicos y moleculares presentes no es posible establecer su posición taxonómica, sí podemos confirmar filogenéticamente la presencia de *M. fulvescens*, sustentada por una similitud del 99.9%. Por otro lado, el género *Akashiwo*, comprendido dentro de la familia Gymnodiniaceae, mostró una relación cercana con el género monoespecífico *Levanderina*, actualmente en posición incierta (Moestrup *et al.* 2014), pero no así con las especies de su actual familia. Previamente Gómez (2012), a partir de sus observaciones morfológicas, ya había sugerido que dicho género debía ser reclasificado dentro de una nueva familia. Los resultados del presente estudio sustentan también la idea de que *Akashiwo* no pertenece a la familia Gymnodiniaceae ya que su posición filogenética sugiere que, junto con *Levanderina*, podrían comprender una nueva familia sustentada a su vez por los valores de distancia genética entre ellos. En la Bahía Todos Santos encontramos representantes para ambos géneros, aquellas secuencias cercanas a

*Levanderina* (con una similitud del 99.5%) mostraron una divergencia intraespecífica del 3.3%, lo cual sugiere una segunda especie aún no descrita para este género; en el caso de las secuencias cercanas con *Akashiwo sanguinea*, mostraron una similitud del 100%, lo que confirma su presencia en la bahía, pero no su posición taxonómica.

La familia Kareniaceae, agrupó cuatro de nuestras secuencias dentro del género *Takayama*, dos de las cuales mostraron 100% de similitud con *T. tasmanica* y una tercera el 100% de similitud con *T. acrotrocha*, confirmando su presencia en la bahía y un nuevo registro para el Pacífico Mexicano. Una cuarta secuencia, la cual presentó una similitud del 99.9% con *Takayama* sp., publicada en el trabajo de Reñe *et al.* (2015), sugiere una nueva entidad filogenética aún no descrita. Sin embargo, en dicho trabajo no se proporcionan datos morfológicos que permitan complementar nuestros datos actuales para describirlas como una nueva especie. La familia Ceratoperidiniaceae, agrupó cinco de nuestras secuencias, dos de las cuales presentaron 100% de similitud con *Pseliodinium fusus* y tres 99.5% con *Torquentidium flavescens* sin porcentaje de divergencia genética entre ellas, con lo que se confirmó su presencia en la Bahía y un nuevo registro para el Pacífico Mexicano. Asimismo, las secuencias de *T. convolutum*, *T. pirum* y *T. cf. helix*, formaron un clado monofilético, sin divergencia entre ellas, lo que sugiere un posible error en la identificación de estas secuencias como especies distintas. Por otro lado, una de nuestras secuencias mostró una similitud del 99% con *Balechina pachydermata*, única especie conocida para el género (Gómez *et al.* 2015), sin divergencia genética entre ellas. Aunque se confirma la presencia de esta especie en la bahía, su posición taxonómica sigue siendo incierta, sin embargo, se sugiere que una nueva familia debe ser descrita para posicionar a este grupo.

*Gyrodinium* de la familia Gyrodiniaceae, agrupó a dos de nuestras secuencias con *Gyr. heterostriatum*, *Gyr. helveticum* y *Gyr. rubrum*, fuertemente sustentada por los valores de soporte. Aunque la similitud entre *Gyr. helveticum* y nuestra secuencia referida como *Gyrodinium* sp.1, fue del 99.5%, su posición filogenética no sustenta que se trate de la misma especie, a pesar de que los valores de distancia genética entre ellas sí podrían confirmarlo. Sin embargo, un estudio detallado con marcadores más precisos y con una mayor resolución interespecífica, podrían confirmar su posición taxonómica, ya que los datos morfológicos que se han observado al momento sugieren que se tratan de especies distintas. Nuestra segunda secuencia mostró una similitud de 99.8% con *Gyr. heterostriatum*, recientemente descrito por Gómez *et al.* (2020), con lo que confirmamos su presencia en la bahía y un nuevo registro para el Pacífico Mexicano. El intervalo de distancia genética entre las especies de *Gyrodinium* variaron con SSU en 6.6-24% y con LSU en 8.6-19.4%, muy superiores a los valores de distancias interespecíficas observadas en otros géneros del grupo, lo que evidencia la necesidad de reevaluar el estatus de estas especies dentro de *Gyrodinium*, incluidas nuestras secuencias, como único género.

Para la familia Gimnodiniaceae, se agruparon dos de nuestras secuencias, mostrando 100% de identidad con *Gymnodinium catenatum* y *Lepidodinium viride* (nuevo registro) respectivamente, confirmando su presencia en la bahía. Por otro lado, en nuestra filogenia *Gymnodinium* constituye un grupo parafilético dentro de la familia, un clado lo conforma *G. aureolum*, otro *G. catenatum* y *G. nolleri* y un último clado *G. dorsalicum* y *G. impudicum*. En filogenias publicadas anteriormente (Daugbjerg *et al.* 2000; de Salas *et al.* 2003, 2004), también se muestra la parafítesis dentro de este género, por lo que consideramos necesario realizar una reestructuración taxonómica. El clado conformado por las especies de

*Lepidodinium*, con un soporte máximo, estuvo bien diferenciado de *Gymnodinium*, aunque una de las secuencias de *L. viride* se ubicó en el mismo clado que *G. impudicum*, pero con una distancia genética del 10.3%, lo que puede atribuirse a un error de identificación de esta secuencia. Por otro lado, tres de nuestras secuencias, identificadas por sus características morfológicas como especies del género *Gymnodinium*, se agruparon en una posición basal. La primera secuencia etiquetada como *Gymnodinium* sp.1, tuvo un 90% de similitud con *Gertia stigmatica* (especie no considerada para este estudio) del GenBank, sin embargo, las secuencias etiquetadas como *Gymnodinium* sp.2 y sp.3, presentaron el mismo morfotipo y tuvieron un 94% de similitud con *Karlodinium gentienii*, pero sin ninguna relación con las especies de la familia Kareniaceae; además presentaron una divergencia genética entre 8.6-19.4% con respecto al género *Karlodinium*. Estos resultados sugieren que las tres secuencias corresponden a una nueva familia, un nuevo género y nuevas especies, que deben ser descritas mediante morfología detallada.

La filogenia generada para el orden Noctilucales, agrupó a dos de nuestras secuencias, las cuales mostraron un 96% de similitud con *Kofoidinium* cf. *pavillardi*, sin embargo, mostraron una divergencia genética del 9.6%, lo que indica que no corresponden a una misma especie. Por lo tanto, aunque confirmamos la presencia de representantes del orden en la bahía, no pudimos constatar su identidad filogenética ya que nuestra morfoespecie etiquetada como *K. cf. pavillardi*, en realidad corresponde a una especie del género *Kofoidinium*, aún no descrita para la ciencia. Otra secuencia etiquetada como *Kofoidinium* sp. incluida en este análisis, se agrupó en una posición basal al orden Noctilucales, lo que sugiere una mala identificación de esta secuencia. Se ha propuesto al orden Noctilucales como un grupo basal dentro de los dinoflagelados (Saldarriaga *et al.* 2004), pero los argumentos para proponer tal posición

siguen siendo débiles, ya que actualmente las únicas secuencias disponibles en el GenBank son para SSU. La filogenia para el orden Syndiniales, el cual agrupa exclusivamente secuencias del género *Amoebophrya*, agrupó a cuatro de nuestras secuencias que por sus características morfológicas fueron etiquetadas como *Margalefidinium fulvescens*. Sin embargo, en lugar de secuenciar a esta especie, fueron secuenciadas especies endoparasitas de *Amoebophrya*, dos de ellas mostraron 99% de similitud con *Amoebophrya* sp. del GenBank (MK681253 y AF472553) y las dos restantes tuvieron 99% de similitud con secuencias etiquetadas como dinoflagelados y alveolados desconocidos (KC582894 y GU747168). Las especies del género *Amoebophrya* son consideradas como dinoflagelados endoparásitos que matan a otros dinoflagelados formadores de FAN (Miller *et al.* 2011). Durante floraciones de *M. polykirkoides* en 2012, registradas en las aguas costeras de Corea, se observaron infecciones causadas por este dinoflagelado tóxico, en el cual se describieron dos especies endoparasitas de *Amoebophrya* (Park *et al.* 2019) Esta evidencia nos permite suponer que estos dinoflagelados parásitos también son capaces de infectar a la especie *M. fulvescens*. Sin embargo, es indispensable realizar una revisión taxonómica completa de este grupo poco estudiado en el mundo, a fin de conocer su diversidad real y su función ecológica en el ambiente. Finalmente, la filogenia para el orden Suessiales, agrupó una de nuestras secuencias, con una similitud del 100% con *Biecheleriopsis adriatica*, lo cual nos permite igualmente confirmar su presencia en la Bahía y un nuevo registro.

### **7.3 Especies formadoras de FAN**

Es importante contar con una caracterización precisa de la flora para la Bahía Todos Santos, como sitio importante para la acuicultura, ya que los FAN son un problema a nivel mundial

que afectan principalmente las zonas costeras, generan grandes afectaciones en los sectores económicos (turismo, acuicultura, pesca comercial y deportiva) y sanitarios (salud pública), así como a la vida silvestre.

En el fitoplancton marino tóxico, los dinoflagelados son el grupo más importante por su número y diversidad, de acuerdo con Moestrup *et al.* (2009) y Hansen (2021), se tienen listadas 104 especies de dinoflagelados tóxicos, donde 23 especies corresponden a dinoflagelados atecados, 19 para el orden Gymnodiniales y cuatro para el orden Amphidinales, del total de dinoflagelados atecados, solo 11 generan FAN. En este estudio detectamos cuatro especies nocivas (*Akashiwo sanguinea*, *Levanderina fissa*, *Lepidodinium chlorophorum* y *Margalefidinium fulvescens*), una tóxica (*Gymnodinium catenatum*) y dos potencialmente formadoras de florecimientos (*Lepidodinium viride* y *Takayama tasmanica*), para el resto de las especies se desconoce su efecto.

En México, se han registrado varias epizootias relacionadas con la floración de *A. sanguinea*, el último evento reportado fue en el año 2007, en donde, esta especie causó posiblemente condiciones anóxicas (abundancia de  $4.6 \times 10^3$  células/l), lo que provocó la muerte masiva de especies bentónicas al Norte de Baja California Sur (Ochoa *et al.* 1997; Sierra- Beltran *et al.* 1998; Garate- Lizárraga *et al.* 2008). *Levanderina fissa* ha sido reportada en altas abundancias (de 163 a  $265 \times 10^3$  células/l) en Bahía de la Paz, México, aunque las floraciones de esta especie fueron inofensivas para la zona (Garate-Lizárraga, 2014b). *Lepidodinium chlorophorum* ha sido reportada en bajas abundancias (de 200 a 400 células/l) en Bahía de la Paz, México, sin generar repercusiones en la zona (Garate-Lizárraga, 2014a). Cabe señalar que esta especie ha formado grandes florecimientos (abundancias de  $2.6 \times 10^6$  células/l) al sur del Mar Mediterráneo, las costas de Francia y Chile, provocando grandes mortandades

de peces y bivalvos en cultivo, esto se debe a la secreción de sustancias poliméricas extracelulares, lo que provoca una mayor viscosidad en el agua de mar. (Illoul *et al.* 2008; Roux *et al.* 2021). *M. fulvescens* ha sido reportado en lagunas y bahías del sur del Golfo de California (Morquecho-Escamilla & Alonso-Rodriguez, 2008), estando presente en abundancias de 600 a 45, 800 células/l, en bahía de La Paz, México (Garate-Lizárraga, 2014c), sin generar daño alguno. *Gymnodinium catenatum* ha formado de manera recurrente FAN (desde su descripción en 1943 hasta la fecha) en diferentes regiones del Pacífico Mexicano, presentando altas densidades ( $1 \times 10^6$  células/l) en la parte norte del Golfo de California y registros poco abundantes en el Pacífico Tropical Mexicano. Esta especie produce toxinas paralizantes, por lo que ha provocado intoxicaciones en humanos y en la vida silvestre (Mee *et al.* 1986; Cortés-Altamirano y Sierra-Beltrán, 2008; Band-Schmidt *et al.* 2010). Las especies potencialmente formadoras de florecimientos, *Takayama tasmanica* y *Lepidodinium viride* no han sido reportadas como tóxicas o nocivas. *T. tasmanica* ha sido reportada en Bahía de la Paz, con baja abundancia (400-600 células/l) (Garate-Lizarraga, 2014a), en Anderson *et al.* (2021) señalan que la especie se ha presentado en gran abundancia a lo largo de la costa Este y Golfo de Estados Unidos, sin generar repercusión alguna. *L. viride* representa el primer registro para el Pacífico Mexicano, por lo que no se tiene información sobre florecimientos de esta especie, sin embargo, Reñe *et al.* 2015 han reportado a esta especie como nociva, ya que se le ha relacionado con mortandades de peces en las costas del Mar Mediterráneo, debido al agotamiento de oxígeno.

## 7.4 Recomendaciones

Es necesario continuar con monitores para poder tener una identificación temprana de la diversidad de dinoflagelados atecados en la zona.

La medición de factores ambientales podría permitir conocer las condiciones para que estos organismos estén presentes o ausentes en la bahía.

Se requiere el uso y diseño de cebadores específicos para este grupo, lo que permitirá obtener un mayor porcentaje de éxito en la amplificación.

Establecer cultivos de las especies atecadas permitirá estudiar más a detalle su biología, ecología y relaciones filogenéticas.

Es necesario complementar la identificación de especies, mediante el uso de microscopia electrónica de barrido y microscopia de transmisión, lo que permitirá una descripción detallada de la morfología externa y la ultraestructura.

## 8. CONCLUSIONES

A través de la identificación morfológica y molecular fue posible conocer la diversidad real de dinoflagelados atecados para la bahía de Todos Santos, con total de 54 morfoespecies, las cuales se distribuyeron en cinco ordenes (Gymnodiniales, Noctilucales, Suessiales, Syndiniales y Torodiniales).

La identificación mediante la observación de caracteres morfológicos nos permitió identificar un mayor número de especies, con un total de 49 morfoespecies descritas, de las cuales 47 fueron nuevos registros para la Bahía Todos Santos y 26 nuevos registros para el Pacífico mexicano. Asimismo se presenta el primer registro fotográfico de 11 especies para las que solo existían iconotipos.

La implementación de la técnica de single-cell PCR permitió la generación de secuencias de dinoflagelados atecados para la BTS, donde se identificaron 21 entidades filogenéticas. La ventaja que tuvo el uso de dicha técnica, fue la identificación de nuevos registros para la zona y el Pacífico Mexicano, así como la identificación de especies formadoras de florecimientos algales y probables nuevas especies.

Los monitores constantes en el área de estudio permitieron la identificación de cuatro especies nocivas (*Akashiwo sanguinea*, *Levanderina fissa*, *Lepidodinium chlorophorum* y *Margalefidinium fulvescens*), una tóxica (*Gymnodinium catenatum*) y dos potencialmente formadoras de florecimientos algales (*Takayama tasmanica*, *Lepidodinium viride*) de dinoflagelados atecados.

## 9. LITERATURA CITADA

Almazán-Becerril, A., Aké-Castillo, J. A., García-Mendoza, E., Sánchez-Bravo, Y. A., Escobar-Morales, S & Valadez Cruz, F. 2016. *Catálogo de microalgas de Bahía de Todos Santos, Baja California*. México: CICESE.

Al-Yamani, F.Y. & Saburova, M.A. 2019. *Marine phytoplankton of kuwait's Waters Volume I Cyanobacteria, Dinoflagellates, Flagellates*. Kuwait Institute for Scientific Research, Kuwait, 469 pp.

Álvarez, S. L. G. 1977. Vientos en la Bahía de Todos Santos, Baja California. *Ciencias Marinas* 4: 81-89.

Anderson, D.M., Fensin, E., Glober, C.F., Hoeglund, A.E., Hubbard, K.A., Kulis, D.M., Landsberg, J.H., Lefebvre, K.A., Provoost, P., Richlen, M.L., Smith, J.L., Solow, A.R & Trainer, V.L. 2021. Marine harmful algal blooms (HAB,s) in the United States: History, current status and futures trends. *Harmful Algae*. 102: 101975.

Band-Schmidt, C. J., Bustillos-Guzmán, J. J., López-Cortes, D. J., Gárate-Lizárraga, I., Núñez-Vázquez, E. J. & Hernández-Sandoval, F. E. 2010. Ecological and physiological studies of *Gymnodinium catenatum* in the Mexican Pacific. *Marine Drugs* 8:1935-1961.

Bolch, C.J.S. 2001. PCR protocols for genetic identification of dinoflagellate cells and cysts. *Phycologia* 40: 162–167.

Boutrup, P.V., Moestrup, Ø., Tillmann, U. & Daugbjerg, M. 2016. *Katodinium glaucum* (Dinophyceae) revisited: proposal of new genus, family and order based on ultrastructure and phylogeny. *Phycologia* 55: 147-164.

Cachon, J. & Cachon, M. 1967. Contribution a l'étude des Noctilucidae Saville-Kent. I. Les Kofoidininae Cachon, J. et M. évolution, morphologique et systématique. *Protistologica* 3: 427-444.

Cachon, J & Cachon, M. 1969. Contribution a l'étude des Noctilucidae Saville-Kent. Évolution, morphologique, cytologie, systématique. II. Les Leptodiscinae Cachon J. et M. *Protistologica* 5: 11 33.

Cortés-Altamirano, R. & Sierra-Beltrán A. P. 2008. Biotoxins from freshwater and marine harmful algal blooms occurring in Mexico. *Toxin Reviews* 27: 27-77.

Cortes-Lara, M. C., Cortes-Altamirano, R., Cupul-Magana, A., Rodriguez-Nava, L. V. & Vega-Villasante, F. 2012. *Guía de florecimientos microalgales (2000-2011) causantes de mareas rojas en la Bahía Banderas, Jalisco/Nayarit, México*. Prometeo Editores S.A. de C.V, Guadalajara, Jalisco, Mexico.

Cruz-Colín, M.A & Cupul-Magaña, L.A. 1997. Erosión y aporte sedimentario de los cantiles marinos de la Bahía Todos Santos, Baja California, en el período de 1970 a 1991. *Ciencias Marinas* 73: 303-315.

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

Dodge, J.D. 1982. *Marine Dinoflagellates of the British Isles*. Her Majesty's Stationery Office, London, 303 pp.

Durazo, R., Ramirez-Manguilar, A. M., Miranda, L & Soto-Mardones, L. A. 2010. Climatología de variables hidrográficas. En: Gaxiola-Castro G. y Durazo R. (Eds.), *Dinámica del Ecosistema Pelágico frente a Baja California, 1997-2007: Diez años de Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California* (1er ed.). pp. 25-57. Mexico: INE/CICESE/UABC/SEMARNAT.

Espinosa-Carreón, L. T. 2001. Temperatura, salinidad, nutrientes y clorofila a en aguas costeras de la Ensenada al sur de California. *Ciencias Marinas* 27: 397-422.

Esqueda-Lara, K & Hernandez-Becerril, D.U. 2010. *Dinoflagelados microplanctonicos marinos del Pacifico central de México) Isla Isabel, Nayarit y costas de Jalisco y Colima*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 206 pp.

Fensome, R.A., Taylor, F.J.R., Norris, G., Sarjeant, W.A.S., Wharton, D.I. & Williams, G.L. 1993. A classification of fossil and living.

Fimbres-Martínez, M. 2019. Distribución y abundancia de microalgas ictiotóxicas en la costa noroeste de Baja California, México. Tesis para obtener el grado de Maestría. CICESE. Ecología Marina. 101p.

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

Gallardo- Rodríguez, J. 2009. Ingeniería de Bioprocesos en el cultivo de dinoflagelados. Tesis para obtener el grado de doctorado. Universidad de Almería. Facultad de Ciencias Experimentales. Departamento de Ingeniería Química. 211p.

Gárate-Lizárraga, I., Pérez-Cruz, B., Díaz-Ortiz, J. & Band-Schmidt, C. J. 2008. Microalgas y biotoxinas marinas en las costas mexicanas. *Conversus* 9: 22-26.

Gárate-Lizárraga I., Muciño-Márquez, E. & López- Cortés, D. J. 2010. Estadios de vida de *Gyrodinium falcatum* (Dinophyceae) en la Bahía de La Paz, Golfo de California. *CICIMAR Océánides* 25: 53-58.

Gárate-Lizárraga I., García-Domínguez, F., Pérez-Cruz, B. & Díaz-Ortiz, J.A. 2011. First record of *Cochlodinium convolutum* and *C. helicoides* (Gymnodiniales: Dinophyceae) in the Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46: 495-498.

Garate-Lizarraga, I. 2014a. Unarmored dinoflagellates present during a bloom of *Cetatosperidinium flacatum* in Bahía de la Paz, Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 577-587.

Gárate-Lizárraga, I. 2014b. Proliferation of *Levanderina fissa* and *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae: Gymnodiniales) in Bahía De La Paz, Gulf of California, México. *CICIMAR Océánides* 29: 25-35.

Gárate-Lizárraga, I. 2014c. Ocurrence of *Cochlodinium fulvescens* (Gymnodiniales: Dinophyceae) in the southwestern Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 123-127.

García-Mendoza, E., Cáceres-Martínez, J., Rivas, D., Fimbres-Martinez, M., Sánchez-Bravo, Y., Vásquez-Yeomans, R. & Medina-Elizalde, J. 2018. Mass Mortality of Cultivated Northern Bluefin Tuna *Thunnus thynnus orientalis* Associated with *Chattonella* Species in Baja California, Mexico. *Frontiers in Marine Science* 5:454.

Gómez, F., Furuya, K. 2005. Leptodiscaceans (Noctilucales, Dinophyceae) from the Pacific Ocean: First records of *Petalodinium* and *Leptodiscus* beyond the Mediterranean Sea. *European Journal of Protistology* 41: 231–239.

Gómez, F. & Souissi, S. 2007. The distribution and life cycle of the dinoflagellate *Spatulodinium pseudonociluca* (Dinophyceae, Noctilucales) in the northeastern English Channel. *Comptes Rendus Biologies* 330: 231-236.

Gómez, F., Moreira, D & Lopez-Garcia, P. 2010. Molecular phylogeny of Noctiluroid dinoflagellates (Noctilucales, Dinophyceae). *Protist* 161: 466-478.

Gómez, F., Moreira, D. & López-García, P. 2011. Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica* 21: 343-364.

Gómez, F. 2012. A checklist and classification of living dinoflagellates (Dinoflagellate, Alveolata). *CICIMAR Océánidades* 27:65-140.

Gómez, F., López-García, P., Takayama, H. & Moreira, D. 2015. *Balechina* and the new genus *Cucumeridinium* gen. nov. (Dinophyceae), unarmored dinoflagellate with thick cell coverings. *Journal of Phycology* 51: 1088-1105.

Gómez, F., Takayama, H., Moreira, D. & López-García, P. 2016. Unarmoured dinoflagellates with a small hyposome: *Torodinium* and *Lebouridinium* gen. nov. for *Katodinium glaucum* (Gymnodiniales, Dinophyceae). *European Journal of Phycology* 51: 226-241.

Gómez, F., Richlen, M.L. & Anderson, D.M. 2017. Molecular characterization and morphology of *Cochlodinium strangulatum*, the type species of *Cochlodinium*, and *Margalefidinium* gen. nov. for *C. polykrikoides* and allied species (Gymnodiniales, Dinophyceae). *Harmful Algae* 63: 32–44.

Gómez, F. 2018. Redefinition of *Ceratoperidinium* and *Pseliodinium* (Ceratoperidiniaceae, Dinophyceae) including reassignment of *Gymnodinium fusus*, *Cochlodinium hélix* and *C. pirum* to *Pseliodinium*. *CICIMAR Oceánides* 33: 1-11.

González-Pérez, R., Echeverría, O.M., Chavero, S.J & G. H. V. 2011. Los dinoflagelados, un grupo excepcional. *Ciencias* 103:66-69.

Gu, H., Liu, T., Vale, P. & Luo, Z. 2013. Morphology, phylogeny and toxin profiles of *Gymnodinium inusitatum* sp. nov., *Gymnodinium catenatum* and *Gymnodinium microreticulatum* (Dinophyceae) from the Yellow Sea, China. *Harmful Algae* 28: 97-107.

Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available from: <http://www.algaebase.org/> (accessed: 19 April 2021).

Hall T.A. 1999. BioEdit a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41: 95–98.

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

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

Hansen, G. (Ed) (2021). Gymnodiniales, in IOC-UNESCO Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. Available online at <http://www.marinespecies.org/hab>. Accessed on 2021-04-27.

Hallegraeff, G.M., Bolch, C.J.S., Huisman, J.M.S & de Salas, M.F. 2010. Planktonic dinoflagellates. In: Hallegraeff, G.M., Bolch, C.J.S., Hill, D.R.A., Jameson, I., LeRoi, J.M., McMinn, A., Murray, S., de Salas, M.F & Saunders, K (Eds). *Algae of Australia: Phytoplankton of temperate coastal waters*, CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 145-212.

Hinnebusch, A. G., Klotz, L.C., Blanken, R.L & Loeblich III, A.R. 1981. An evaluation of the phylogenetic position of the dinoflagellate *Cryptothecodinium cohnii* based on 5S rRNA characterization. *Journal of Molecular Evolution* 17: 334-347.

Horiguchi, T. & Chihara, M. 1988. Life cycle, behavior and morphology of a new tide pool dinoflagellate, *Gymnodinium pyrenoidosum* sp. nov. (Gymnodiniales, Pyrrophyta). *Botanical Magazine, Tokyo* 101: 255-265.

Hu, Z., Deng, Y., Li, Y. & Tang, Y. Z. 2018. The morphological and phylogenetic characterization for the dinoflagellate *Margalefidinium fulvescens* (= *Cochlodinium fulvescens*) isolated from the Jiaozhou Bay, China. *Acta Oceanologica Sinica* 37: 11–17.

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

Hyeon, H.S., Zhun, L. & Kazumi, M. 2020. Reclassification of *Gyrodinium flavescens* Kofoid & Swezy as *Torquentidium flavescens* comb.nov. (Cerato-peridiniaceae, Dinophyceae), based on morphology and phylogeny. *Phycologia* 5:133-139.

Illoul, H., Maso, M., Fortuño, J.M., Cros, L., Morales-Blake, A & Séridji, R. 2008. Potentially harmful microalgae in coastal Waters of the Algiers area (Southern Mediterranean Sea). *Criptogamie Algol* 29:261-278.

Jessup, D. A., Miller, M. A., Ryan, J. P., Nevins, H. M., Kerkering, H. A., Mekebri, A., Crane, D. B., Johnson, T. A. & Kudela, R. M. 2009. Mass stranding of marine birds caused by a surfactant producing red tide. *PLOS ONE* e4550.

Kofoid, C.A & Swezy, O. 1921. *The Free-Living Unarmored Dinoflagellata*. Memoirs of the University of California, University of California Press, Berkeley, 562 pp.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35:1547-1549.

Lebour, M.V. 1925. *The Dinoflagellates of the Northern Seas*. Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth, 150 pp.

Lindemann, E. 1928. Abteilung Peridineae (Dinoflagellatae). In: A. Engler & K. Prantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Wilhelm Engelmann. Bd. 2. pp. 1-104.

Licea, S., Moreno, J.L., Santoyo, H & Figueroa, G. 1995. *Dinoflagelados del Golfo de California*. UABCS, SEP-FOMES y PROMARCO, 165p.

López-García, P., Rodríguez-Valera, F., Pedrós-Alió, C & Moreira, D. 2001. Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature* 409: 603-607.

Luo, Z., Hu, Y., Tang, Y., Mertens, K.N., Leaw, C.P., Lim, P.T., Teng, S.T., Wang, L. & Gu, H. 2018. Morphology, ultrastructure, and molecular phylogeny of *Wangodinium sinense* gen. et sp. nov. (Gymnodinales, Dinophyceae) and revisiting of *Gymnodinium dorsalisulcum* and *Gymnodinium impudicum*. *Journal of Phycology* 54: 744-761.

Maciel-Baltazar, E & Hernandez-Becerril, D.U. 2013. Especies de dinoflagelados atecados (Dinophyta) de la costa de Chiapas, sur del Pacífico mexicano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48: 245-259.

Martínez, D. L. A., Navab, C & Ocampo, F.J. 1989. Estadística del oleaje en la bahía de Todos Santos, B. C., de septiembre de 1986 a agosto de 1987. *Ciencias Marinas* 15: 1-20.

Mateos, E., Marinone, S. G. & Parés-Sierra, A. 2009. Towards the numerical simulation of the summer circulation in Todos Santos Bay, Ensenada, B. C. México. *Ocean Modelling* 27: 107-112.

Matsuoka, K., Kawami, H., Fuji, R & Iwataki, M. 2006. Further examination of the cyst-theca relationship of *Protoperidinium thulense* (Peridinales, Dinophyceae) and the phylogenetic significance of round brows cysts. *Phycologia* 45: 632-641.

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

Meave-del Castillo, M.E., Zamudio-Resendiz, M.E & Castillo-Rivera, M. 2012. Riqueza fitoplanctónica de la Bahía de Acapulco y zona costera Aledaña, Guerrero, México. *Acta Botánica Mexicana* 100: 405-487.

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

Milne, I., Lindner, D., Bayer, M., Husmeier, D., McGuire, G., Marshall, D.F. & Wright, F. 2009. TOPALi v2: a rich graphical interface for evolutionary analyses of multiple alignments on HPC clusters and multi-core desktops. *Bioinformatics* 25: 126-127.

Miller, J.J., C.F. Delwiche & D.W. Coats. 2011. Ultrastructure of *Amoebophrya* sp. and its changes during the course of infection. *Protist* 163: 720-745.

Moestrup, Ø.; Akselmann-Cardella, R.; Churro, C.; Fraga, S.; Hoppenrath, M.; Iwataki, M.; Larsen, J.; Lundholm, N.; Zingone, A. (Eds) (2009 onwards). IOC-UNESCO

Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. Accessed at <http://www.marinespecies.org/hab> on 2021-04-27. doi:10.14284/362.

Moestrup, O., Hakanen, P., Hansen, G., Daugbjerg, N. & Ellegaard, M. 2014. On *Levanderina fissa* gen. & comb. nov. (Dinophyceae) (syn. *Gymnodinium fissum*, *Gyrodinium instriatum*, *Gyr. uncatenum*), a dinoflagellate with a very unusual sulcus. *Phycologia* 53: 265-292.

Ochoa, J. L., Sanchez-Paz, A., Cruz-Villacorta, A., Núñez-Vázquez, E. J. & Sierra-Beltran, A. P. 1997. Toxic events in the North Pacific coastline in Mexico during 1992-1995: origin and impact. *Hydrobiologia* 352:195-200.

Ok, J. H., Jeong, H. J., Lee, S. Y., Park, S. A., & Noh, J. H. 2020. *Shimiella* gen. nov. and *Shimiella gracilenta* sp. nov. (Dinophyceae, Kareniaceae), a kleptoplastidic dinoflagellate from Korean waters and its survival under starvation. *Journal of Phycology*.

Park, B.S., Kim, S., Kim, J.H., Kim, J.H & Han, M.S. 2019. Dynamics of *Amoebophrya* parasites during recurrent blooms of the ichthyotoxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in korean coastal waters. *Harmful algae* 84: 119-126.

Perez-Brunius, P., Lopez M. & Pineda, J. 2006. Hydrographic conditions near the coast of northwestern Baja California: 1997- 2004. *Continental Shelf Research* 26: 885-901.

Reñé, A., Camp, J & Garcés, E. 2015. Diversity and phylogeny of Gymnodiniales (Dinophyceae) from the NW Mediterranean Sea revealed by a morphological and molecular approach. *Protist* 166: 234-63.

Ronquist, F., Teslenko, M., van Der Mark, P., Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.

Roux, P., Siano, R., Collin, K., Bilién, G., Sinquin, C., Marchand, L., Zykwiniska, A., Delbarre-Ladrat, C & Schapira, M. 2021. Bacteria enhance the production of extracellular polymeric substances by the green dinoflagellate *Lepidodinium chlorophorum*. *Scientific Reports* 11: 4795.

Ruíz-De la Torre, M.C. 2016. Costa occidental de Baja California. En: *García-Mendoza, E., Quijano-Scheggia, SI, Olivos-Ortiz, A., Núñez-Vázquez, EJ, Eds*, Florecimientos algales Nocivos en México. 130-145.

Saldarriaga, J.F., Taylor, F.J.R., Cavalier-Smith, T., MendenDeuer, S & Keeling, P.J. 2004. Molecular data and the evolutionary history of dinoflagellates. *European Journal of Protistology* 40: 85–111.

Saunders, G. W., Hill, D.R.A., Sexton, J & Andersen, R.A. 1997. Small subunit ribosomal RNA sequences from selected dinoflagellates: testing classical evolutionary hypotheses with molecular systematic methods. In: Bhattacharya, D. (Ed.) *Origins of algae and their plastids*. Springer, New York, pp. 237-259.

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

de Salas, M. F., Bolch, C. J. S. and Hallegraeff, G. M. 2004. *Karenia asterichroma* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new dinoflagellate species associated with finfish aquaculture mortalities in Tasmania, Australia. *Phycologia* 43: 624–31.

de Salas, M.F. de., Bolch, C.J.S. & Hallegraeff, G.M. 2005. *Karlodinium australe* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new potentially ichthyotoxic unarmoured dinoflagellate from lagoonal habitats of south-eastern Australia. *Phycologia* 44: 640-650.

Sánchez, A., Carriquiry, J., Barrera, J & López-Ortiz, B. E. 2009. Comparación de modelos de transporte de sedimento en la Bahía Todos Santos, Baja California, México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geología* 61: 13-24.

Schiller, J. 1933. Dinoflagellatae (Peridineae) in Monographischer Behandlung. Teil 1. In: Kolkwitz, R. (Ed). *Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H, Leipzig, 617 pp.

Scholin, C.A., Herzog, M., Sogin, M & Anderson, D.M. 1994. Identification of group and strain-specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (Dinophyceae) II. Sequence análisis of a fragmento f the large subunit ribosomal RNA gene. *Journal of Phycology* 30: 999-1011.

Schütt, F. 1895. Die Peridineen der Plankton-Expedition. *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung* 4: 1-170.

Shin, H.H., Li, Z & Matsuoka, K. 2020. Reclassidication of *Gyrodinium flavescens* Kofoid & Swezy as *Torquentidium flavescens* comb. nov. (Cerato-peridiniaceae, Dinophyceae), based on morphology and Phylogeny. *Phycologia* 59: 133-139.

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

Sierra Beltrán, A. P., Cruz, A., Núñez-Vázquez, E. J., Del Villar, L. M., Cerecero, J. & Ochoa, J.L. 1998. An overview of the marine food poisoning in Mexico. *Toxicon* 36: 1493-1502.

Tang, Y.Z. & Gobler, C.J. 2015. Sexual resting cyst production by the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*: a potential mechanism contributing to the ubiquitous distribution of a harmful alga. *Journal of Phycology* 51: 298-309.

Taylor, F.J.R., Hoppenrath, M & Saldarriaga, J.F. 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity Conservation* 17: 407-418.

Takahashi, K., Benico, G., Mun Lum, W. & Iwataki, M. 2019. *Gertia stigmatica* gen. et sp. nov. (Kareniaceae, Dinophyceae), a New Marine Unarmored Dinoflagellate Possessing the Peridinin-type Chloroplast with an Eyespot. *Protist* 170:125680.

Thessen, A.E., Patterson, D.J & Murray, S.A. 2012. The taxonomic significance of species that have only been observed once: The genus *Gymnodinium* (Dinoflagellata) as an example. *PLoS ONE* 7: 1-34.

Tillmann, U. & Hoppenrath, M. 2013. Life cycle of the pseudocolonial dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* (Gymnodiniales, Dinoflagellata). *Journal of Phycology* 49: 298-317.

Whyte, J. N. C. (Ian), Haigh, N., Ginther, N. G. & Keddy, L. J. 2001. First record of blooms of *Cochlodinium* sp. (Gymnodiniales, Dinophyceae) causing mortality to aquacultured salmon on the west coast of Canada. *Phycologia* 40: 298–304.

Yoon, E.Y., Kang, N.S. & Jeong, H.J. 2012. *Gyrodinium moestrupii* n. sp., a new planktonic heterotrophic dinoflagellate from the coastal waters of Western Korea: morphology and ribosomal DNA gene sequence. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59: 571-586.

Zhangxi, H., Yunyan, D., Yuhan, L & Zhong -Tang, Y. 2018. The morphological and phylogenetic characterization for the dinoflagellate *Margalefidinium fulvescens* (= *Cochlodinium fulvescens*) isolated from the Jiaozhou Bay, China. *Acta Oceanologica Sinica* 37: 11–17.

## ANEXO I

**Tabla I.** Especies de dinoflagelados atecados detectadas en este estudio para la Bahía de Todos Santos. Se indica el número de observaciones de cada especie y los sitios de colecta. Los nuevos registros de México se indican con una "X". El número de la figura se muestra en la última columna, los asteriscos indican el primer registro fotográfico de la especie.

Especies	# de especímenes observados	Estación de colecta	Nuevo registro para México	Figura
<b>Gymnodiniales</b>				
<b>Gymnodiniaceae</b>				
<i>Akashiwo sanguinea</i> Hansen & Moestrup	5	E1-E2, S3-S4	-	2
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>auratum</i> Kofoid & Swezy	1	S10	X	3*
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>multistriatum</i> Kofoid & Swezy	1	S12	X	4*
<i>Gymnodinium contractum</i> Kofoid & Swezy	3	S5-S6, E7	X	5*
<i>Gymnodinium gracile</i> Bergh	5	S1-S4, E7	-	6
<i>Gymnodinium heterostriatum</i> Kofoid & Swezy	1	S9	X	7
<i>Gymnodinium impudicum</i> (Fraga & Bravo) Hansen & Moestrup	1	E1	X	8
<i>Gymnodinium incisum</i> Kofoid & Swezy	1	S11	X	9*
<i>Gymnodinium inusitatum</i> Gu, Liu, Vale & Luo	1	E8	X	10
<i>Gymnodinium pyrenoidosum</i> Horiguchi & Chihara	1	S10	X	11
<i>Gymnodinium ravenescens</i> Kofoid & Swezy	1	S9	-	12
<i>Gymnodinium sphaericum</i> Kofoid & Swezy	1	S12	-	13
<i>Gymnodinium</i> sp.1	1	E5	-	14
<i>Gymnodinium</i> sp.2	1	S7	-	15

<i>Gymnodinium</i> sp.3	1	E3	-	16
<i>Gymnodinium</i> sp.4	1	S11	-	17
<i>Gymnodinium</i> sp.5	1	S1	-	18
<b>Gyrodiniaceae</b>				
cf. <i>Gyrodinium bepo</i> Schutt	1	S7	X	19*
<i>Gyrodinium britannicum</i> Kofoid & Swezy	3	E1-E2	-	20
<i>Gyrodinium</i> cf. <i>dominans</i> Hulbert	2	S10	X	21
<i>Gyrodinium capsulatum</i> Kofoid & Swezy	1	S6	X	22*
<i>Gyrodinium corallinum</i> Kofoid & Swezy	1	S9	X	23
<i>Gyrodinium dorsum</i> Kofoid & Swezy	6	S1-S3, E4	X	24*
<i>Gyrodinium fusiforme</i> Kofoid & Swezy	1	S12	-	25
<i>Gyrodinium grave</i> (Meunier) Kofoid & Swezy	1	E6	X	26*
<i>Gyrodinium lacryma</i> (Meunier) Kofoid & Swezy	1	S8	-	27
<i>Gyrodinium maculatum</i> Kofoid & Swezy	1	S9	X	28
<i>Gyrodinium obtusum</i> Kofoid & Swezy	1	S12	X	29*
<i>Gyrodinium pingue</i> (Shutt) Kofoid & Swezy	6	E5-E7, S8	X	30*
<i>Gyrodinium spirale</i> (Bergh) Kofoid & Swezy	1	S9	-	31
<i>Gyrodinium virgatum</i> Kofoid & Swezy	3	S10-S11	X	32*
<i>Gyrodinium</i> sp.1	1	E2	-	33
<i>Gyrodinium</i> sp.2	1	E4	-	34
<i>Gyrodinium</i> sp.3	1	S8	-	35
<i>Gyrodinium</i> sp.4	1	S11	-	36

<i>Gyrodinium</i> sp.5	1	S1	-	37
<b>Gymnodiniaceae</b>				
<i>Lepidodinium chlorophorum</i> (Elbrachter & Schnepf) Hansen, Botes & Salas	1	S4	-	38
<i>Margalefidinium fulvescens</i> (Iwataki, Kawami & Matsuoka) Gómez, Richlen & Anderson	6	S9-S12	-	39
<b>Ceratoperidiniaceae</b>				
<i>Pseliodinium fusus</i> (Shutt) Gómez	4	E5, S8-S10	-	40
<i>Torquentidium flavescens</i> (Kofoid & Swezy) Shin, Zhun & Matsuoka	4	E5-E7	X	41
<b>Kareniaceae</b>				
<i>Karenia</i> sp.	1	S2	-	42
<i>Karlodinium australe</i> Salas, Bolch & Hallegraeff	4	S9	X	43
<i>Takayama hélix</i> Salas, Bolch & Hallegraeff	1	S11	X	44
<i>Takayama</i> sp.	1	S8	-	45
<b>Polykrikaceae</b>				
<i>Polykrikos kofoidii</i> Chatton	4	E5-E6, S10- S11	-	46
<b><i>incertae sedis</i></b>				
<i>Balechina pachydermata</i> (Kofoid & Swezy) Loeblich & Loeblich III	4	S5	-	47
<i>Levanderina fissa</i> (Levander) Moestrup, Hakanen, Hansen, Daughjerg & Ellegaard	1	E3	-	48

**Noctilucales****Noctilucaceae**

<i>Spatulodinium pseudonociluca</i> (Pouchet) Cachon & Cachon	7	E3-E4, E8, E10	-	49
--	---	-------------------	---	----

**Torodinales****Kapelodiniaceae**

<i>Kapelodinium vestifici</i> (Schutt) Boutrup, Moestrup & Daugbjerg	1	E7	-	50
---	---	----	---	----

**Tabla II.** Listado de muestras de dinoflagelados atecados aislados y secuenciados (18s y 28s) en este estudio. Se incluye el tamaño del fragmento amplificado, la estación de colecta y la figura para la morfoespecie. El número entre paréntesis en la columna “Especies” indica la clave que se le asigno a cada secuencia representada en el árbol filogenético. El guion (-) indica que no se tuvo un registro fotográfico de la morfoespecie.

Especies	Tamaño del fragmento amplificado (pb)	Estación de colecta	Figura
<b>Order Gymnodinales</b>			
<i>Akashiwo sanguinea</i> (1) (Hirasaka) Hansen & Moestrup	690	S1	A
<i>A. sanguinea</i> (2)	715	E2	
<i>A. sanguinea</i> (3)	460	E3	
<i>A. sanguinea</i> (4)	440	S4	
<i>A. sanguinea</i> (5)	557		
<i>Balechina pachydermata</i> (Kofoid & Swezy) Loeblich Jr., Loeblich III	477	E6	D
<i>Gymnodinium catenatum</i> Graham	650	S11	-
<i>G. sp. 1</i>	640	S12	K
<i>G. sp.2</i>	580	S11	-
<i>G. sp.3</i>	582		
<i>Gyrodinium heterostriatum</i> (Kofoid & Swezy) Gómez, Artigas & Gast	520	S10	H
<i>Gyrodinium sp.</i>	649	S9	I
<i>Levanderina fissa</i> (Levander) Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg & Ellegaard	648	E4	-
<i>Lepidodinium viride</i> Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara	660	S5	C

<i>Margalefidinium fulvescens</i> (1) (Iwataki, Kawami & Matsuoka) Gómez, Richlen & Anderson	349	E1	F
<i>M. fulvescens</i> (2)	661	S2	
<i>M. fulvescens</i> (3)	570	S8	
<i>M. fulvescens</i> (4)	597	S10	
<i>M. fulvescens</i> (5)	820	S12	
<i>Pseliodinium fusus</i> (1) (Schütt) Gómez	520	S8	E
<i>P. fusus</i> (2)	750		
<i>Takayama acrotrocha</i> (Larsen) Salas, Bolch & Hallegraeff	630	S11	-
<i>T. tasmanica</i> (1) Salas, Bolch & Hallegraeff	650	S12	B
<i>T. tasmanica</i> (2)	561		
<i>Takayama</i> . sp.	930	E5	-
<i>Torquentidium flavescens</i> (1) (Kofoid & Swezy) Shin, Li, Lee & Matsuoka	362	S6	G
<i>T. flavescens</i> (2)	617		
<b>Order Noctilucales</b>			
<i>Kofoidinium</i> cf. <i>pavillardi</i> (1) Cachon & Cachon	355	S9	L
<i>K.</i> cf. <i>pavillardi</i> (2)	330		
<b>Order Syndiniales</b>			
<i>Amoebophrya</i> sp. (1)	430	S8	
<i>A.</i> sp. (2)	660		-
Uncultured alveolate	560	S10	
Uncultured dinoflagellate	420		
<b>Order Suessiales</b>			
<i>Biecheleriopsis adriatica</i> Moestrup, Lindberg & Daugbjerg	520	S11	J

**Tabla III.** Lista de secuencias SSU y LSU utilizadas para el análisis filogenético, incluido la información geográfica y el número de acceso al GenBank. El guión (-) indica que no se cuenta con la información geográfica de la especie.

<b>Especie</b>	<b>Información Geográfica</b>	<b>Número de acceso al GenBank</b>
<b>Grupo externo</b>		
<i>Borghiella dodgei</i> Moestrup, Hansen & Daugberg	Lake Tovel (Italy)	EU126801
<i>B. tenuissima</i> (Lauterborn) Moestrup, Hansen & Daugberg	-	AY571374
<i>Hematodinium perezii</i> Chatton & Poisson	-	EF0655717
<i>H. perezii</i>	Atlantic Coastal Bays	JQ815886

<i>Perkinsus marinus</i> (Mackin, Owen & Collier) Levine	-	AF126013
<i>P. andrewsi</i> Coss, Robledo, Ruiz & Vasta	-	AF102171
<i>Syndinium turbo</i> Chatton	-	DQ146404
<i>S. turbo</i>	France	KF359488
<b>Orden Gymnodiniales</b>		
<i>Akashiwo sanguinea</i> (Hirasaka) Hansen & Moestrup	Tolo Harbor (Hong Kong)	MG890411
<i>A. sanguinea</i>	Soko Islands (Hong Kong)	MG890410
<i>A. sanguinea</i>	Gruissan, Ayrolle Lagoon (France)	MT373696
<i>A. sanguinea</i>	Soko Islands (Hong Kong)	MG914054
<i>A. sanguinea</i>	Jangmok Bay (Korea)	MK571208
<i>A. sanguinea</i>	Jangmok Bay (Korea)	MK571209
<i>Balechina pachydermata</i> (Kofoid & Swezy) Loeblich Jr., Loeblich III	Port of Valencia (Spain)	KR139789
<i>B. pachydermata</i>	Sao Sebastiao Channel (Brazil)	KR139790
<i>B. pachydermata</i>	Sao Sebastiao Channel (Brazil)	KR139792
<i>Barrufeta resplendens</i> Sampedro & Fraga	Gulf of Mexico	KT203382
<i>Bar. bravensis</i> (Hulburt) Gu, Lu & Mertens	Northwest Mediterranean Sea (Spain)	FN647673
<i>Ceratoperidinium margalefii</i> Loeblich III	Catalonia, La Muga river mouth (Spain)	KF245456
<i>Gymnodinium aureolum</i> (Hulburt) Hansen	Benguela Current (Namibia)	AY999082
<i>G. catenatum</i> Graham	Manila Bay (Philippines)	AB265962
<i>G. catenatum</i>	Southern Coast (Korea)	MK215823
<i>G. dorsalisulcum</i> (Hulbert, McLaughlin & Zahl) Shauna, Salas & Hallegraeff	Perhentian Island (Malaysia)	MH732684
<i>G. impudicum</i> (Fraga & Bravo) Hansen & Moestrup	Hase (South Korea)	DQ779993
<i>G. impudicum</i>	Corsica, Mediterranean Sea (France)	MH732686
<i>G. nolleri</i> Ellegaard & Moestrup	-	AF200673
<i>Gyrodinium cf. britannicum</i> Kofoid & Swezy	Catalan Coast	KP790191

<i>Gyr. corallinum</i> Kofoid & Swezy	Catalan Coast	KP790192
<i>Gyr. dominans</i> Hulbert	Masan (South Korea)	FN669510
<i>Gyr. fusiforme</i> Kofoid & Swezy	Otaru Bay (Japan)	AB120002
<i>Gyr. helveticum</i> (Penard) Takano & Horiguichi	Lake Shikotsu (Japan)	AB120004
<i>Gyr. helveticum</i>	Lake Baikal (Russia)	FJ024299
<i>Gyr. helveticum</i>	Lake Baikal (Russia)	MG493227
<i>Gyr. heterogrammun</i> Larsen	Catalan Coast	KP790158
<i>Gyr. heterogrammun</i>	Catalan Coast	KP790196
<i>Gyr. heterostriatum</i> (Kofoid & Swezy) Gómez, Artigas & Gast	North Sea (Netherlands)	MT677911
<i>Gyr. moestrupii</i> Yoon, Kang & Jeong	Western Korea	HE611580
<i>Gyr. rubrum</i> (Kofoid & Swezy) Takano & Horiguichi	Otaru Bay (Japan)	AB120003
<i>Gyr. rubrum</i>	-	AY571369
<i>Gyr. spirale</i> (Bergh) Kofoid & Swezy	Otaru Bay (Japan)	AB120001
<i>Gyr. spirale</i>	Otaru Bay (Japan)	AY571371
<i>Gyr. viridescens</i> Kofoid & Swezy	Catalan Coast	KP790208
<i>Karenia brevis</i> (Davis) Hansen & Moestrup	Gulf of Mexico	AF352818
<i>K. brevis</i>	Corpus Christi, Texas (USA)	AY355455
<i>K. brevisulcata</i> (Chang) Hansen & Moestrup	Concarneau Bay (France)	KJ508359
<i>K. cristata</i> Botes, Sym & Pitcher	South African Coast	AY243963
<i>K. mikimotoi</i> (Miyake & Kominami ex Oda) Hansen & Moestrup	-	EF492505
<i>K. mikimotoi</i>	New Caledonia	KJ508365
<i>K. selliformis</i> Haywood & Steidinger & MacKenzie	New Zealand	HM067007
<i>Karlodinium armiger</i> Bergholtz, Daugbjerg & Moestrup	Catalan Coast	KP790218
<i>Kar. ballantinum</i> Salas	Manila Bay (Philippines)	LC521284
<i>Kar. gentienii</i> Nézan, Chomérat & Siano	Brest Bay (France)	KJ508378
<i>Kar. jujense</i> Li & Shin	Northern East China Sea	KX519410
<i>Kar. zhouanum</i> Luo & Gu	-	MK848615
<i>Kirithra asteri</i> Boutrup, Tillmann, Daugbjerg & Moestrup	Argentina	MF666674
<i>Kir. sigma</i> Hu, Zhun, Shin & Tang	China	MN380260
<i>Levanderina fissa</i> (Levander) Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg & Ellegaard	New River estuary (USA)	AY721981
<i>L. fissa</i>	Korean coasts	AY421786

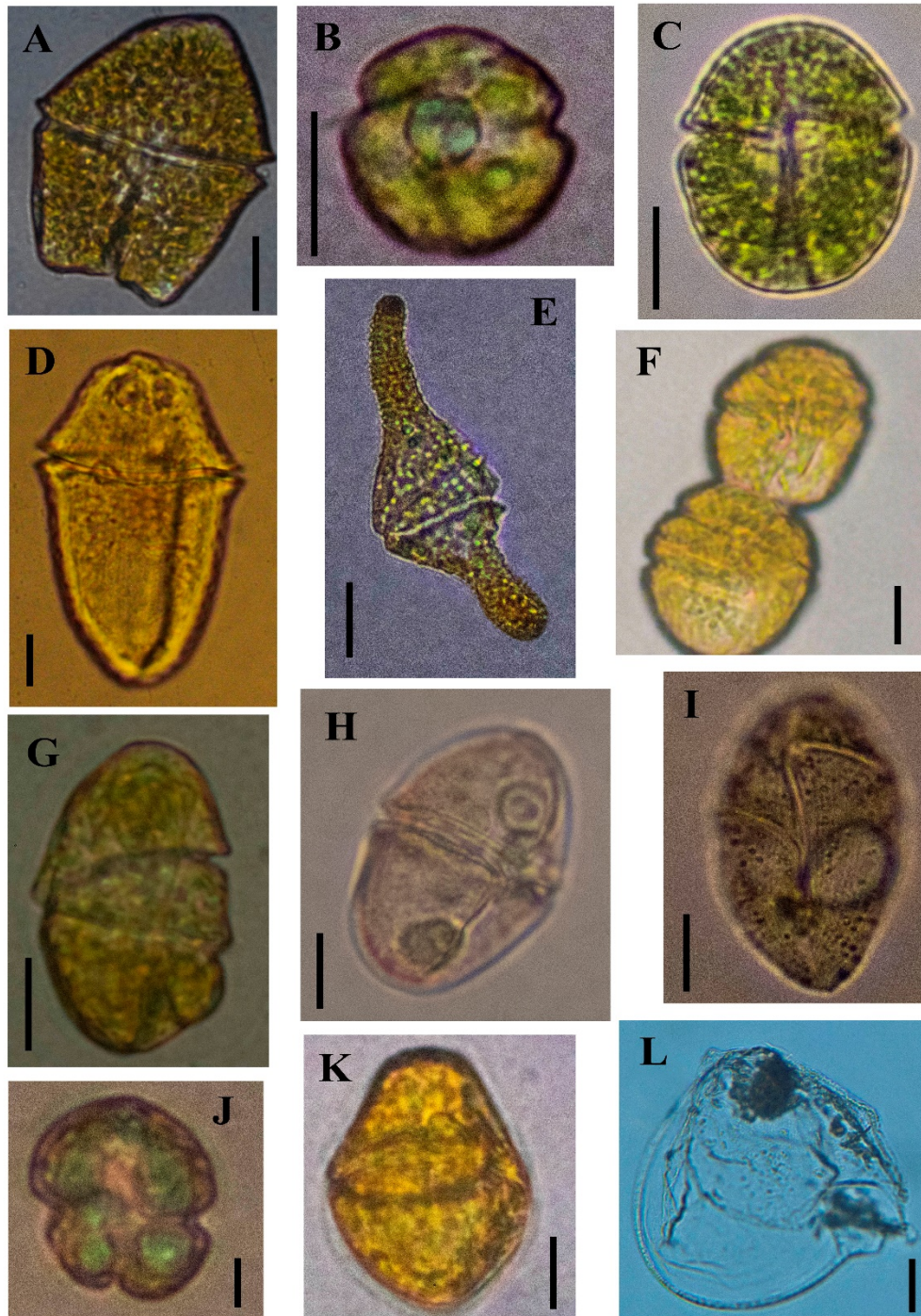
<i>L. fissa</i>	Long Island Sound	DQ388457
<i>L. fissa</i>	Catalan Coast	KP790163
<i>Lepidodinium chlorophorum</i> (Elbrächter & Schnepf)		
Hansen, Botes & Salas	-	AB367942
<i>Lep. chlorophorum</i>	Brest Bay (France)	KJ508396
<i>Lep. chlorophorum</i>	-	AM184122
<i>Lep. chlorophorum</i>	-	AB367942
<i>Lep. viride</i> Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara	South Africa	DQ499645
<i>Lep. viride</i>	Catalan Coast	KP790222
<i>Lep. viride</i>	Gulf of Naples (Italy)	FJ024698
<i>Margalefidinium polykrikoides</i> (Margalef) Gómez, Richlen, Anderson	Korean coasts	AY421781
	Lampung Bay (Indonesia)	LC438753
<i>M. polykrikoides</i>		
<i>M. fulvescens</i> (Iwataki, Kawami & Matsuoka) Gómez, Richlen & Anderson	Hurum Bay (Indonesia)	AB288380
	Santa Monica Bay (USA)	HQ896315
<i>M. fulvescens</i>	Jiaozhou Bay (China)	MN829244
<i>M. fulvescens</i>	California (USA)	AB295051
<i>Pseliodinium fusus</i> (Schütt) Gómez	Catalan Coast	KP790150
	Douarnenez Bay (France)	KJ508394
<i>P. fusus</i>		
<i>Polykrikos</i> cf. <i>schwartzii</i> Bütschli	-	AY526522
<i>Pol. herdmaniae</i> Hoppenrath & Leander	-	DQ822481
<i>Pol. herdmaniae</i>	Catalan Coast	KP790225
<i>Pol. kofoidii</i> Chatton	-	DQ371291
<i>Pol. kofoidii</i>	-	EF613367
<i>Pol. lebouriae</i> Herdman	-	DQ975472
<i>Pol. lebourae</i>	-	FJ947044
	Arenys Harbour, Catalonia (Spain)	KF806598
<i>Pol. tanit</i> Reñé		
<i>Takayama</i> cf. <i>pulchellum</i> (Larsen) Salas, Bolch & Hallegraeff	Xiamen Harbor (China)	AY800130
<i>T. acrotrocha</i> (Larsen) Salas, Bolch & Hallegraeff	Italy	HM067010
<i>T. acrotrocha</i>	Singapore	DQ656117

<i>T. helix</i> Salas, Bolch, Botes & Hallegraeff	North West Bay (Australia)	AY284950
<i>T. sp.</i>	Quiberon Bay (France)	KJ508388
	Tuggerah Lakes	
<i>T. tasmanica</i> Salas, Bolch & Hallegraeff	(Australia)	AY284949
<i>T. tasmanica</i>	East China Sea	KC485077
<i>T. tasmanica</i>	Catalan Coast	KP790230
	Southern Ocean	
<i>T. tuberculata</i> Salas	(Australian)	EF469230
	Tasmania, Nubeena	
<i>Torquentidium</i> cf. <i>helix</i> (Pouchet) Shin, Li, Lee & Matsu	(Australia)	KF245459
<i>Tor. convolutum</i> (Kofoid & Swezy) Shin, Li, Lee & Matsu	-	MF948385
<i>Tor. convolutum</i>	East China Sea	MF948386
<i>Tor. flavescens</i> (Kofoid & Swezy) Shin, Li, Lee & Matsuoka	-	MK733283
<i>Tor. flavescens</i>	-	MK733280
<i>Tor. pirum</i> (Schütt) Shin, Li, Lee & Matsuoka	Jiaozhou Bay (China)	MH469535
<b>Orden Noctilucales</b>		
<i>Abedinium dasypus</i> (Cachon & Cachon- Enjument) Loeblich Jr & Loeblich III	Banyuls (France)	GU355679
<i>A. dasypus</i>	Banyuls (France)	GU355678
<i>Kofoidinium</i> cf. <i>pavillardi</i> Cachon & Cachon	Gulf of Lions (France)	GU355680
<i>K. sp.</i>	Banyuls (France)	GU355681
<i>Noctiluca scintillans</i> (Macartney) Kofoid & Swezy	-	AF022200
<i>N. scintillans</i>	Long Island Sound	DQ388461
<i>Spatulodinium pseudonoclituca</i> (Pouchet) Cachon & Cachon	Wimereux (France)	GU355683
<i>S.pseudonoclituca</i> f. <i>Gymnodinium lebouriae</i>	Marseille (France)	GU355684
<i>S. sp.</i>	Gulf of Lions (France)	GU355682
<b>Orden Syndiniales</b>		
<i>Amoebophyra</i> sp. ex <i>Prorocentrum minimum</i>	-	AY208894
<i>Amo. sp.</i> ex <i>Karlodinium micrum</i>	Chesapeake Bay (USA)	AF472553
<i>Amo. sp.</i> ex <i>Scrippsiella</i> sp.	Chesapeake Bay (USA)	AF472555
<i>Amo. sp.</i>	-	MK681253
Uncultured dinoflagellate	Long Island Sound	GU647168

Uncultured alveolate	Northeastern Red Sea Coast	KC582894
<b>Orden Suessiales</b>		
<i>Ansanella granifera</i> Jeong, Jang, Moestrup & Kang	Korean coast	HG529980
<i>A. natalensis</i> (Horiguchi & Pienaar) Dawut, Sym & Horiguchi	South Africa	LC373203
<i>Biecheleria brevisulcata</i> Takahashi & Iwataki	Nagasaki, Nagayo (Japan)	AB858353
<i>B. cincta</i> (Siano, Montresor & Zingone) Siano	Coast of Yellow Sea (China)	KC895475
<i>B. halophila</i> (Biecheler) Moestrup, Lindberg & Daugbjerg	-	EF205019
<i>B. pseudopalustris</i> (Schiller) Moestrup, Lindberg & Daugbjerg	-	AF260402
<i>B. sp.</i>	Marlborough, Wedge Point (New Zealand)	LC542926
<i>Biecheleriopsis adriatica</i> Moestrup, Lindberg & Daugbjerg	Pohang (South Korea) Tongyoung (South Korea)	LM992904 LM992906
<i>Bie. adriatica</i>	Japanese coasts	AB858355
<i>Bie. adriatica</i>	Japanese coasts	AB858356
<i>Bie. adriatica</i>	Japanese coasts	AB858354
<i>Bie. adriatica</i>	Shiwha (South Korea)	LM992905
<i>Bie. adriatica</i>	-	EU857537
<i>Pelagodinium beii</i> (Spero) Siano, Montresor, Probert & Vargas	-	DQ195358
<i>P. beii</i>	-	GQ422124
<i>Polarella glacialis</i> Montresor, Procaccini & Stoecker	-	FJ939578
<i>Pol. glacialis</i>	Antarctic	AY036081
<i>Protodinium simplex</i> Lohmann	Bohai Sea (China)	KM603187
<i>Pro. Simplex</i>	East China Sea	KM603185
<i>Pro. Simplex</i>	-	EF205014

---

## ANEXO II



**Figura 54.** A. *Akashiwo sanguinea*. B. *Takayama tasmanica*. C. *Lepidodinium viride*. D. *Balechina pachydermata*. E. *Pseliodinium fusus*. F. *Mrgalefidinium fulvescens*. G. *Torquentidium flavescens*. H. *Gyrodinium heterostriatum*. I. *Gyrodinium* sp. J. *Biecheleriopsis adriatica*. K. *Gymnodinium* sp.1. L. *Kofoidinium* cf. *pavillardi*. Scale Escala: Fig. A-I, K = 20  $\mu$ m; Fig. J = 5  $\mu$ m; Fig. L = 100  $\mu$ m.