

ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y PRIMER REGISTRO DEL DINOFLAGELADO *Pronoctiluca spinifera* EN EL CARIBE COLOMBIANO

Morphological aspects and first record of unarmored dinoflagellate *Pronoctiluca spinifera* in the Colombian Caribbean

Jesús Javier HOYOS-ACUÑA¹, Jhon Carlos SALON-BARROS², José Ernesto MANCERA-PINEDA^{3*}

¹Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Magdalena. Carrera 32 n°. 22-08, Santa Marta, Colombia.

²Dirección General Marítima, Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas. Barrio Bosque, Sector Manzanillo, Escuela Naval de Cadete Almirante Padilla, Cartagena, Colombia.

³Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 n° 45-03, Bogotá, Colombia.

*For correspondence: jemancerap@unal.edu.co

Received: 1st February 2018, **Returned for revision:** 30th May 2018, **Accepted:** 28th December 2018.

Associate Editor: Nubia E. Matta.

Citation/Citar este artículo como: Hoyos-Acuña JJ, Salon-Barros JC, Mancera-Pineda JE. Aspectos morfológicos y primer registro del dinoflagelado *Pronoctiluca spinifera* en el caribe colombiano. Acta biol. Colomb. 2019;24(2):264-274. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v24n2.70179>

RESUMEN

Se registró por primera vez la presencia del dinoflagelado atecado *Pronoctiluca spinifera* (Lohman) (Schiller, 1933) en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad-PNNCPR del Caribe colombiano. Fueron hallados a uno y 40 m de profundidad, tres ejemplares con tamaño promedio de 54,84 µm de largo y 10,29 µm de ancho; de contorno fusiforme con dos proyecciones, una en forma de tentáculo (13,56 µm) y otra puntiaguda. Los sitios de muestreo se caracterizaron por temperaturas entre 27,7 y 30,3 °C; salinidad entre 35,6 y 36,4 y clorofila a entre 0,0801 y 0,1741 mg/m³; valores típicos de ambientes oceánicos. Con el presente trabajo se amplía la distribución de *P. spinifera* hallándose por primera vez en el mar Caribe Colombiano en el PNNCPR.

Palabras clave: Dimensiones, Fitoplancton, heterotrófico, *Noctilucales*, oligotrófico.

ABSTRACT

The presence of the unarmored dinoflagellate *Pronoctiluca spinifera* (Lohman) Schiller (1933) was recorded for the first time in the Parque Nacional Natural Corales de Profundidad-PNNCPR, in the Colombian Caribbean. Three specimens with an average size of 54.84 µm long and 10.29 µm wide were found at one and 40 m depth; of the fusiform outline with two projections, one in the form of the tentacle (13.56 µm) and another pointed. The sampling sites were characterized by temperatures between 27.7 and 30.3 °C; salinity between 35.6 and 36.4 and Chlorophyll a between 0.0801 and 0.1741 mg / m³; typical values of oceanic environments. With this paper, the distribution of *P. spinifera* is extended, being found for the first time in the Colombian Caribbean Sea in the PNNCPR.

Keywords: Dimensions, Heterotrophic, Phytoplankton, *Noctilucales*, oligotrophic.

INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados son el segundo grupo más abundante del fitoplancton, responsable de la producción de energía en las redes tróficas del océano (Lalli y Parson, 1997). Su adaptación a gran variedad de ambientes se ve reflejada en la gran diversidad de formas, tipos de nutrición y un enorme registro fósil que data de millones de años (Rizzo, 1987). Poseen dos flagelos móviles y en su mayoría son unicelulares, aunque algunos forman colonias (Gómez y López-García, 2011). Existen especies autotróficas, otras heterotróficas y un grupo muy reducido con condiciones mixotróficas (Lalli y Parson, 1997). Se estima que aproximadamente en los océanos 2294 son especies de vida libre marina (Gómez, 2012), en el gran Caribe 404 (Wood, 1968) y 171 en el Caribe colombiano (Lozano-Duque *et al.*, 2011).

Los dinoflagelados según su morfología se dividen en dos grupos; los tecados (cubiertos) por la presencia de placas celulósicas en el anfragma; y los atecados (desnudos) por el poco desarrollo o la ausencia de estas placas (Balech, 1988; Larsen, 2002). Los atecados presentan una pared frágil y placas finas, lo que generan dificultades en la observación por microscopía óptica (Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril, 2013), suelen pertenecer a los órdenes *Oxyrrhiales*, *Actiniscales*, *Gymnodiniales* y *Noctilucales* y los caracteres morfológicos que los distinguen son: tamaño, forma general, posición y morfología del cingulum (desplazamiento), el sulcus, la presencia o ausencia de cloroplastos y pirenoides, forma, posición del núcleo y posibles estructuras superficiales (Larsen y Sournia, 1991). Caracteres de gran relevancia como la hendidura apical, los apéndices y las manchas oculares, solo se pueden observar en muestras frescas sin fijación (Larsen, 2002).

Con el propósito de mitigar las presiones sobre los ecosistemas estratégicos regionales y en particular los ecosistemas de coral, Colombia declaró en el año 2013 Área Marina Protegida-AMP al Parque Nacional Natural Corales de Profundidad-PNNCPR (Hincapié, 2015), constituyendo cerca del 40 % de la biodiversidad del borde de la plataforma continental del Caribe colombiano (Alonso *et al.*, 2015). Los corales de profundidad son considerados ecosistemas estratégicos de biodiversidad en los océanos, se cree que albergan una mayor diversidad de especies que los arrecifes de corales duros tropicales (Echeverry, 2013). Esto representa gran relevancia entre los ecosistemas marinos al brindar un importante valor económico, ecológico y social, mediante la oferta de bienes y servicios ecosistémicos (Maldonado y Cuervo, 2016).

Colombia como país megadiverso debe continuar adelantando acciones para extender el conocimiento de su diversidad biológica, en especial de sus AMP soportado en la comunidad científica nacional e internacional, con el fin de generar información como insumo para acciones de manejo y la toma de decisiones a nivel ejecutivo basadas en datos científicos. Por tal razón, en función a su relevancia

ecológica y los pocos reportes de dinoflagelados atecados en el Caribe colombiano, derivado en la dificultad de preservar y observar los especímenes, el presente trabajo tiene el objetivo de describir la presencia del dinoflagelado atecado *P. spinifera*, algunos aspectos morfológicos y las condiciones ambientales de las aguas del PNNCPR en donde se hallaron estos ejemplares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El PNNCPR se encuentra ubicado en el Caribe colombiano a una distancia aproximada de 12 km del PNN Corales del Rosario y San Bernardo y a 32 km de la Península de Barú (Fig. 1) (Hincapié, 2015). Cuenta con una extensión aproximada de 1421 km², con profundidades que oscilan entre 24 y 800 m y temperatura ambiental entre 27 a 30 °C. Constituido por tres hábitats importantes: fondos blandos profundos, corales profundos y corales mesofóticos (Alonso *et al.*, 2015; Parques Corales, 2016).

La cuenca del Caribe colombiano esta modulada por el desplazamiento de la zona de convergencia intertropical (ZCIT), la cual consiste en una cinta longitudinal formada por masas de aire que provienen del hemisferio norte y sur (Sarmiento-Devia *et al.*, 2013). El muestreo fue realizado en el mes de mayo, cuando la ZCIT se encuentra localizada hacia el sur, correspondiente a la época seca (Lonin *et al.*, 2010), manifestándose con vientos moderados y en ocasiones vientos fuertes provenientes del norte (N) y noreste (NE), (Andrade, 1993).

Fase de campo

En una campaña oceanográfica desarrollada en mayo del 2016, fueron tomadas muestras de agua en roseta oceanográfica Carousel SBE 32 equipada con botellas tipo Niskin de 8 L y perfilador CTD SeaBird Electronics 19 Plus, en el buque oceanográfico A.R.C “Providencia”; las muestras fueron colectadas en dos puntos del PNNCPR; el punto uno (P1) muestreado a un metro de profundidad y el punto dos (P2) a 40 m. Asimismo fueron tomadas mediciones *in situ* de salinidad y temperatura con conductímetro WTW pH/Cond 3320 y el perfilador antes descrito. Para las muestras fitoplanctónicas fueron colectados 500 mL de agua marina, los cuales fueron depositados en botellas plásticas ámbar y preservadas con formaldehído al 4 % neutralizado con tetraborato de sodio (Thronsen, 1978; Boltvskoy, 1995; Edler y Elbrächter, 2010).

Fase de laboratorio

El montaje y conteo de las células fue realizado mediante el método de cámaras de sedimentación Utermöhl, (1958); las muestras fueron sedimentadas por un periodo de tiempo de 48 horas, utilizando un cilindro de 100 mL debido a la baja concentración de organismos fitoplanctónicos

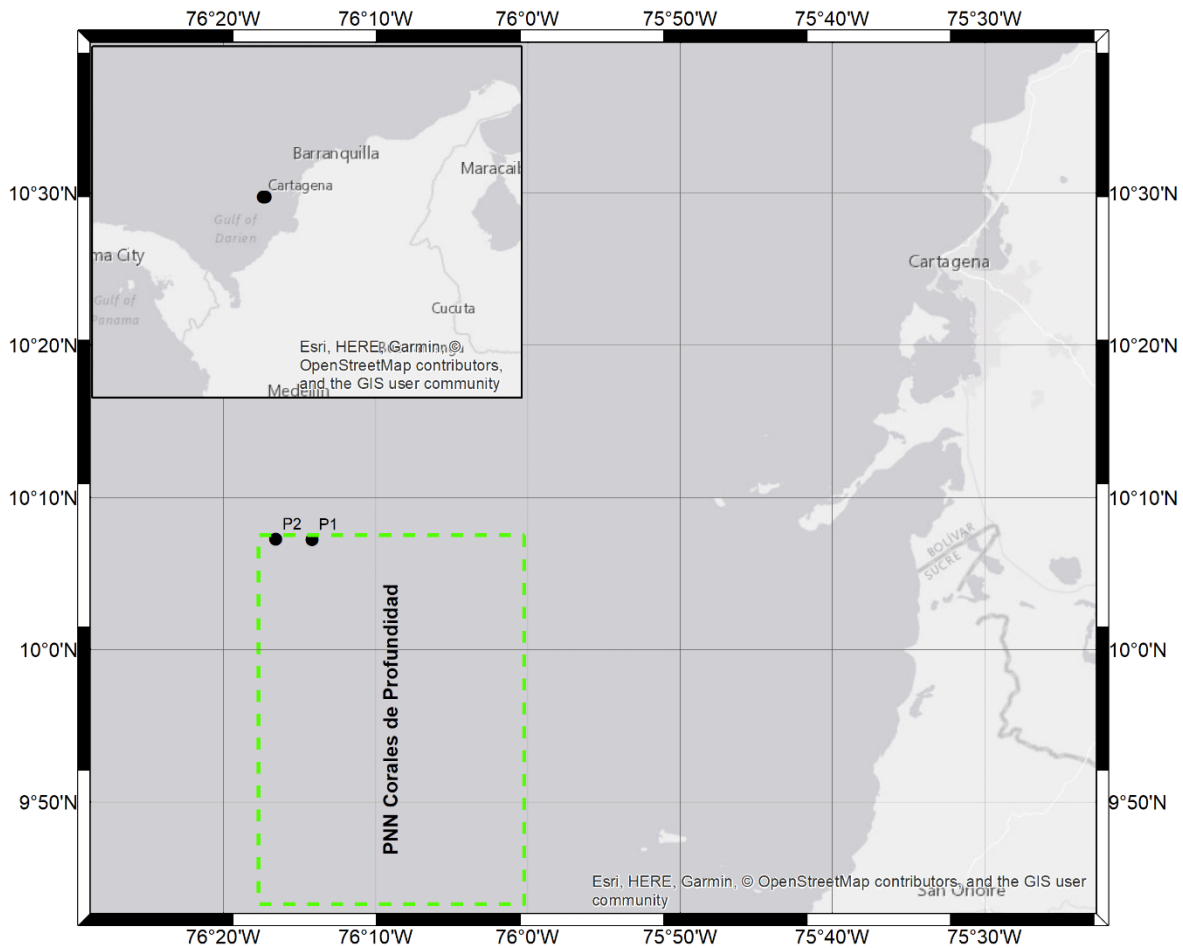


Figura 1. Área de estudio mostrando los sitios donde se encontró *Pronoctiluca spinifera*.

previamente observados con montajes de volúmenes inferiores. La observación de las muestras fue realizada en el laboratorio de biología de DIMAR-CIOH Caribe mediante el microscopio invertido Olympus IX73 a magnificaciones de 200X y 600X. Los registros y mediciones se realizaron con la cámara Olympus XC50 con el Software Olympus Cellsens Standard 1.13.

Identificación

La identificación taxonómica de *P. spinifera* fue realizada tomando como referencia los trabajos de Schiller, (1933), Balech, (1971), Taylor, (1976), Balech, (1988), Steidinger y Tangen, (1996), Ojeda, (1998), Gómez, (2013b), Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril, (2013), Gárate-Lizárraga, (2014) y Escobar-Morales y Hernández-Becerril, (2015).

Determinación de clorofila A

La clorofila *a* fue determinada utilizando la técnica espectrofotométrica en presencia de feofitina descrito en APHA, (2012) previamente confirmado por el laboratorio del CIOH Caribe (DIMAR-CIOH, 2016).

RESULTADOS

Pronoctiluca Spinifera (Lohman), (Schiller, 1933) (Figs. 2A-E).

Sinonimia: *Protodinifer tentaculatum* Kofoid y Swezy 1921, p. 112, pl. 7, fig. 74, figura en el texto R, 2 *Cystodinium sp.* Balech, 1971, p. 168, lám. 38, fig. 747.

Referencias: Schiller (1933, p. 270, fig. 259 a-d) Taylor (1976, p. 188, pl. 37. fig. 429); Balech (1988, p. 200, lám. 87, fig. 5) Steidinger and Tangen (1996, p. 465, lám. 23), Ojeda (1998, p. 160, lám. 12), Gómez (2013b, p. 73, fig. 2 a-j), Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril (2013, p. 253, fig. 3G), Gárate-Lizárraga (2014, p. 580, fig. 3R) Escobar-Morales and Hernández-Becerril (2015, p. 18, fig. 32).

Se logró realizar la descripción morfológica de *P. spinifera* (Fig. 2d) con registros fotográficos que se obtuvieron en las observaciones de organismos fitoplanctónicos (Fig. 2 a-c). Se observaron células solitarias con longitud aproximadamente cuatro o cinco veces el diámetro, contorno fusiforme; presencia de dos extensiones, una proyección anterior en forma de tentáculo y otra puntiaguda mucho más corta en el extremo opuesto. Núcleo circular situado cerca del extremo

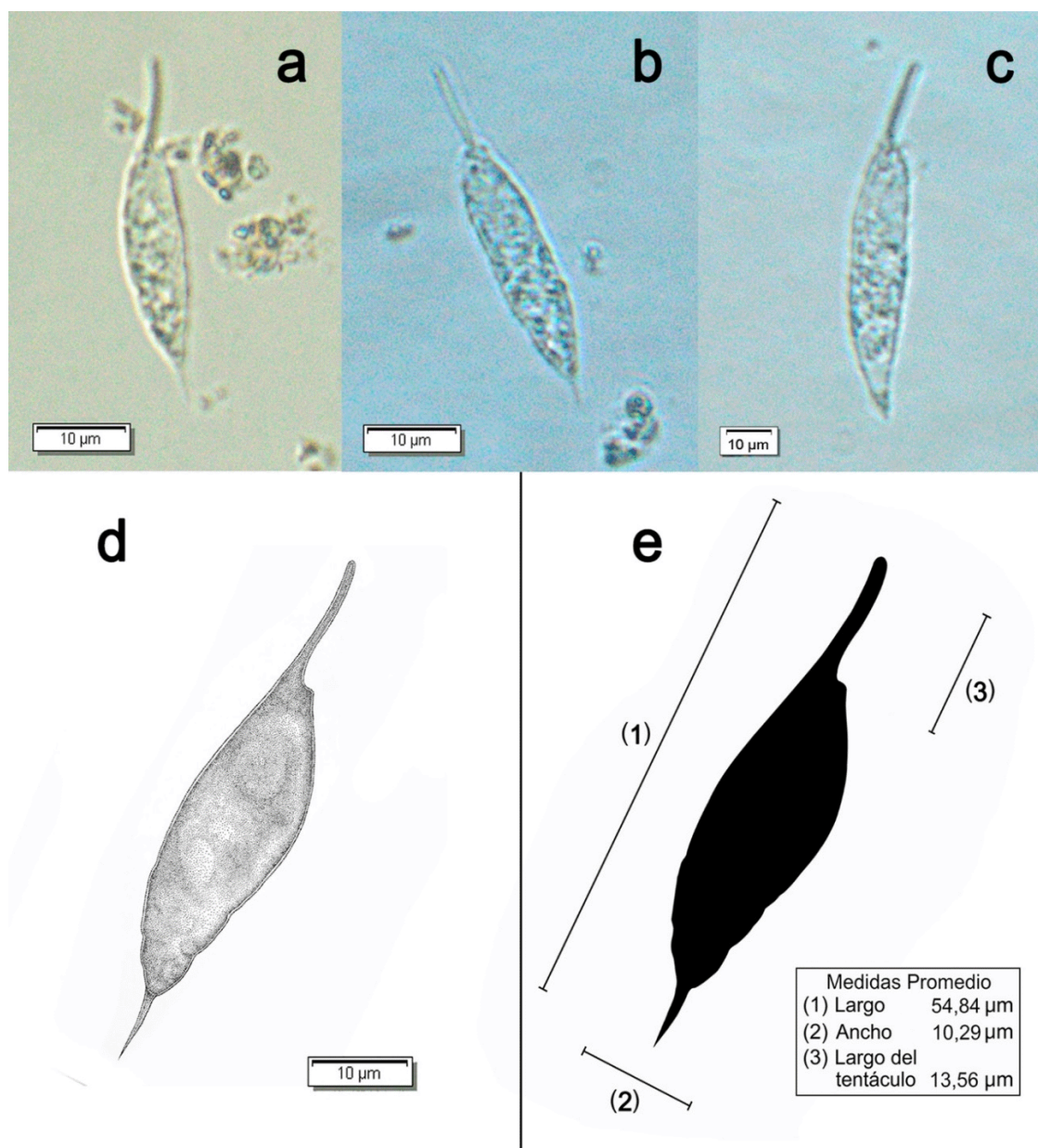


Figura 2. Resultados de las observaciones de *Pronoctiluca spinifera* en microscopio óptico con magnificación 60x. a-b) Ejemplares colectados a un metro de profundidad (superficial), c) ejemplar 3, corresponde a 40 m de profundidad, las dimensiones de los ejemplares se muestran en la Tabla 1. d) Descripción morfológica de *Pronoctiluca spinifera*, a partir de las figuras a-c, e) Medidas promedio de *Pronoctiluca spinifera*.

anterior y pequeños residuos de sustancias de reserva en su interior, evidenciando características heterotróficas.

Las células de *P. spinifera* fueron encontradas en dos puntos, el primero a un metro de profundidad (10°9' N, y 76°17' W) y en el segundo a 40 m de profundidad (10°7' N, y 76°16' W) en el PNNCPR (Fig. 1). Los especímenes de *P. spinifera* encontrados corresponden a longitudes entre 50,07 y 59,33 µm (Tabla 1). La morfología de los ejemplares fue variable, observando formas de tentáculos, longitud y ancho distintos. Las medidas promedio de los tres especímenes de *P. spinifera* descritos en las aguas del Caribe colombiano pueden visualizarse en la Fig. 2e.

El elenco sistemático fitoplanctónico acompañante de *P. spinifera* fue compuesto por 27 taxa (Tabla 2), las diatomeas fueron las de mayor riqueza de taxa (nueve diatomeas pennadas y ocho diatomeas centrales), asimismo se encontraron nueve taxa de dinoflagelados y un taxón de silicoflagelados.

Variables fisicoquímicas: *P. spinifera* fue encontrada en aguas de superficie y profundidad con temperaturas de 30,34 °C y 27,69 °C, respectivamente; salinidades (PSU) de 35,6 y 36,38 y concentraciones de clorofila *a* de 0,174 mg/m³ y 0,08 mg/m³.

Tabla 1. Dimensiones de *Pronoctiluca spinifera* en micras de diferentes localidades. N/R no se reporta la información.

Dimensiones (µm)			Fuente	Localidad
Largo	Ancho	Largo del tentáculo		
25-54	13-33	8-16	Schiller, (1933)	Alemania
25-30	N/R	N/R	Herrera y Margalef, (1963)	Mar mediterráneo
40-50	N/R	N/R	Balech, (1988)	Atlántico sudoccidental
42-54	N/R	N/R	Ojeda, (1998)	Islas Canarias
30-60	9-22	N/R	Gómez, (2013)	Pacífico sudoriental y occidental
25	12	N/R	Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril, (2013)	Golfo de Tehuantepec
22-26	10-14	N/R	Gárate-Lizárraga, (2014)	Golfo de California
20-22	10-12	N/R	Escobar-Morales y Hernández-Becerril, (2015)	Pacífico mexicano
55,11*	9,11*	12,32*		
50,07*	10,24*	14,40*	Presente estudio	Mar Caribe colombiano
59,33**	10,65**	13,95**		

* Ejemplar encontrado en P1 (1 m)

** Ejemplar encontrado en P2 (40 m)

Tabla 2. Elenco sistemático acompañante de *Pronoctiluca spinifera* en aguas del Caribe colombiano.

Grupo fitoplanctónico	Taxones acompañantes
Diatomeas Centrales	<i>Asterolampra</i> sp Ehrenberg, 1844
	<i>Bacteriastrum furcatum</i> Shadbolt, 1854
	<i>Chaetoceros decipiens</i> Cleve, 1873
	<i>Chaetoceros didymus</i> Ehrenberg, 1845
	<i>Guinardia flaccida</i> (Castracane) H. Peragallo, 1892
	<i>Guinardia striata</i> (Stolterfoth) Hasle in Hasle and Syvertsen, 1996
	<i>Rhizosolenia</i> sp Brightwell, 1858
	<i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightwell, 1858
Diatomeas Pennadas	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann and J. C. Lewin, 1964
	<i>Cymatosira belgica</i> Grunow in Van Heurck, 1881
	<i>Cocconeis</i> sp Ehrenberg, 1836
	<i>Fragillaria</i> sp Lyngbye, H. C. (1819)
	<i>Navicula</i> sp Bory, 1822
	<i>Nitzschia</i> sp Hassall, 1845
	<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky, 1902
	<i>Thalassionema</i> sp Grunow ex Mereschkowsky, 1902
Dinoflagelados	<i>Thalassiothrix</i> sp Cleve and Grunow, 1880
	<i>Gonyaulax</i> sp Diesing, K. M. (1866)
	<i>Oxytoxum</i> sp Stein, 1883
	<i>Phalacroma rotundatum</i> (Claparède and Lachmann) Kofoid and Michener, 1911
	<i>Prorocentrum balticum</i> (Lohmann) Loeblich, 1970
	<i>Prorocentrum lima</i> (Ehrenberg) F. Stein, 1878
	<i>Prorocentrum</i> sp Ehrenberg, 1834
	<i>Protoperidinium</i> sp R. S. Bergh, 1881
Silicoflagelados	<i>Tripos furca</i> (Ehrenberg) F. Gómez, 2013
	<i>Tripos fusus</i> (Ehrenberg) F. Gómez, 2013
	<i>Dictyocha fibula</i> Ehrenberg 1839

DISCUSIÓN

P. spinifera es un dinoflagelado atecado capaz de alimentarse de otros organismos como dinoflagelados y zooplancton pequeños (Steidinger y Tangen, 1997). Los dinoflagelados atecados como los del género *Pronoctiluca* no poseen una pared celular funcional, por lo que la conservación de la morfología celular no es realizable, dado que los métodos de preservación de los especímenes no son adecuados y la mejor opción para la observación de estos son las muestras vivas (Larsen, 2002). Varias descripciones de dinoflagelados desnudos no conservables se basan en material preseleccionado en donde es frecuente que la taxonomía sea inadecuada; muchos de ellos son poco descritos y probablemente nunca puedan identificarse de manera adecuada (Larsen y Sournia, 1991; Larsen, 2002).

Sin embargo, se han desarrollado métodos de colecta y fijación con Tetraóxido de osmio (OsO₄), el cual permite la observación de estructuras celulares de estos grupos, pero es poco utilizado por el riesgo que representa a la salud de los observadores, sus vapores altamente irritantes y tóxicos (Boltvskoy, 1995). Por estas razones, son poco estudiados, con escasos reportes en los listados de especies fitoplanctónicas (Larsen, 2002). En el caso del Mar Caribe se han reportado 331 especies de dinoflagelados tecados y 67 atecados (Wood, 1968), en el Caribe colombiano se han encontrado 183 y cinco respectivamente (Lozano-Duque *et al.*, 2011; Malagón y Perdomo, 2013; Mancera-Pineda *et al.*, 2014).

Los individuos encontrados mostraron acumulación de sustancias en el velo alimenticio, lo cual concuerda con descripciones morfológicas del género realizadas por Gómez, (2013b) quien evidencia la acumulación de alimento en el interior de *P. spinifera*.

En relación con el tamaño de *P. spinifera*, se determinó que las dimensiones del presente estudio están dentro del rango que caracterizó por primera vez la especie (Schiller, 1933), también coinciden con las medidas reportadas en las Islas Canarias, Pacífico sudoriental y occidental (Tabla 1). Por el contrario, los especímenes en el Caribe colombiano fueron de mayor tamaño que los registrados en el Mar Mediterráneo, Atlántico sudoccidental, Pacífico mexicano y Golfo de California (Tabla 1).

El registro de las medidas morfológicas son insumos clave para la identificación de las especies, el tentáculo es un carácter relevante del género *Pronoctiluca*; permite identificar a *P. rostrata* por la doble sección en el tentáculo, a *P. pelagica* por la disposición en diferentes ángulos del tentáculo, a *P. acuta* por la presencia de un tentáculo mediano o durante la división celular siendo ausente y *P. spinifera* por diferentes formas, tamaños y disposición del tentáculo (Gómez, 2013b). Schiller, (1933) describe la especie con medidas de largo, ancho y longitud del tentáculo; no obstante, trabajos como el de Herrera y Margalef, (1963), Balech, (1988) y Ojeda, (1998) se limitan a registrar solo una medida (largo del espécimen); en trabajos más recientes (Gómez, 2013b;

Gárate-Lizárraga, 2014; Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril, 2015) solo se reporta largo y ancho de las células.

El ejemplar de *P. spinifera* hallado a 40 m de profundidad presentó un mayor tamaño en contraste con los especímenes identificados en la superficie; esto permite plantear la existencia de condiciones favorables para la especie a esta profundidad. Desafortunadamente no existen estudios acerca de la dieta de *P. spinifera*; no obstante, en general los dinoflagelados heterotróficos poseen gran capacidad de adaptación trófica, pueden consumir aparte de dinoflagelados y zooplancton, diatomeas, bacterias y detritos (Jacobson y Anderson, 1986; Shanks y Walters, 1996; Hansen y Calado, 1999); además están asociados con el consumo de nieve marina (Tiselius y Kuylenstierna, 1996). En el Caribe colombiano, aunque son poco estudiados estos tópicos; Lozano *et al.*, (2010b) en un estudio taxonómico del fitoplancton en el Caribe colombiano, mencionan que es probable que las diatomeas como grupo más abundante, mejore la disponibilidad alimenticia de las comunidades profundas, a esto se le agrega que los dinoflagelados se constituyeron en el grupo de mayor riqueza de especies, lo que permite plantear también un posible pastoreo sobre las diatomeas, favoreciendo la presencia de los dinoflagelados; hipótesis a comprobar en estudios posteriores.

Con relación a la distribución de *P. spinifera*, habita distintos mares y océanos, tanto cálidos como templados (Margalef, 1961; Gómez, 2005). Se ha encontrado en el Océano Índico (Wood, 1963; Taylor, 1964; Taylor, 1967; Sournia, 1972; Taylor, 1976); Mar Mediterráneo (Herrera y Margalef, 1963; Palau *et al.*, 1991; Ignatiades, 1994; Gómez, 2003; Gómez y Gorsky, 2003; Gómez y Boicenco, 2004; Nassar y Khairy, 2014); Pacífico Occidental (Sur de China, Filipinas, Célebes y Sulu); Pacífico sudoriental Perú-Chile (Gómez, 2013b); Pacífico mexicano (Escobar-Morales y Hernández-Becerril, 2015); Golfo de Tehuantepec (Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril, 2013); Baja California Sur (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2007); Golfo de California (Gárate-Lizárraga, 2014); Océano Atlántico nororiental (Wood, 1968); Atlántico sudoccidental (Balech, 1988); Islas Canarias (Ojeda, 1996; 1998; Gil-Rodríguez *et al.*, 2003); Golfo de México (Zamudio *et al.*, 2013) y en la Bahía de Guanabara, en Brasil (Vieira de Rezende *et al.*, 2015). Para las aguas territoriales colombianas, anterior a esta publicación, no existe registro de esta especie; en el Pacífico colombiano no se ha reportado la presencia de *P. spinifera*; mientras que en el Caribe colombiano se amplía su distribución, hallándose en el PNNCPR.

El género *Pronoctiluca* Fabre-Domergue, (1889) está integrado por dinoflagelados heterotróficos, con morfología piriforme o fusiforme. Las especies de este género poseen un tentáculo bien desarrollado en la parte anterior, no estriado, móvil, pero no retráctil, con dos flagelos largos insertados; uno dirigido hacia la parte posterior de la célula y otro en dirección transversal, el núcleo suele ser un dinocarion típico

(Balech, 1988; Sournia, 1986; Gómez, 2013b). El género se caracteriza por la locomoción y los cambios rápidos en su forma celular (Gómez *et al.*, 2010), mostrando afinidad con *Noctiluca scintillans* (Macartney) Kofoid, con quien comparte similitud en la movilidad del tentáculo en todas las direcciones, la falta de cíngulo y las numerosas vacuolas (Gómez, 2013b). Sin embargo, *Noctiluca* posee un flagelo, mientras que *Pronoctiluca* exhibe dos (Fensome *et al.*, 1993).

Pronoctiluca es considerado un género primitivo de posición sistemática incierta (Patterson *et al.*, 1991). Fue ubicado inicialmente en la familia *Noctilucaceae* (Kent 1881), y posteriormente excluido por no tener los caracteres definidos para la familia (Cachon y Cachon, 1967). Schiller, (1933) lo incluyó en la familia *Pronoctilucaceae* (M. Lebour, 1925) del orden *Gymnodinales*; lo que evidencia que el género presenta problemas al determinar su posición sistemática. En la actualidad está ubicado en el orden *Noctilucales*, familia *Protodiniferaceae* (Kofoid y Swezy 1921), (Gómez, 2013b; Worms, 2017; Guiry y Guiry, 2018;), junto con otras cuatro especies y una variedad: *P. acuta* (J. Schiller, 1933; Lohmann, 1912;), *P. pelagica* (Fabre-Dom, 1889), *P. rostrata* (F.J.R. Taylor, 1976), *P. Phaeocysticola* (Scherffel Pavillad, 1922) y *P. Acuta var. Curvata* (Lohmann, 1912; J. Schiller, 1933).

P. spinifera presenta caracteres similares con otras especies de *Pronoctiluca* (Gómez, 2013b) durante observaciones en la división celular de *P. spinifera*, caracterizó un extremo posterior puntiagudo y alargado, indicando similitud con la morfología de *P. acuta*; generando una hipótesis en la que *P. acuta* puede constituir una variación morfológica de *P. spinifera*. Además *P. pelagica* posee un contorno piriforme, carece de flagelos y está cubierto con capas hialinas, con gran parecido a la forma intermedia de *P. spinifera*, pero la capacidad de encriptación es la que determina a *P. pelagica* (Takayama, 1998) utilizando microscopía electrónica de barrido, logró describir dos secciones del tentáculo cilíndrico de *P. rostrata*, diferenciando el tentáculo de *P. spinifera* por ser reducido. En ese orden de ideas, es incierta la legitimidad de *P. rostrata* como especie separada, dada la posibilidad de ser un morfotipo de *P. spinifera*.

Del elenco sistemático acompañante a *P. spinifera* (Tabla 2), son taxa regularmente reportadas en el Caribe colombiano (Arias y Duran, 1984; Franco-Herrera *et al.*, 2006; Lozano *et al.*, 2010a; Lozano *et al.*, 2010b; Lozano *et al.*, 2010c; Lozano *et al.*, 2011; Salon-Barros y Cañón-Páez, 2013). Dentro de las diatomeas, las destacables por su abundancia fueron *Navicula* sp, asociada comúnmente a zonas costeras con influencia de descargas continentales (Lange-Bertalot, 2001) y *Thalassionema nitzschioides*, al encontrarse generalmente con alta abundancia en sistemas estuarinos (Cassis y Avaria, 2002). Por los dinoflagelados, *Prorocentrum balticum* y *P. lima*, quienes han sido responsables de recientes florecimientos algales en la Bahía de Cartagena (Salon-Barros *et al.*, 2016); asimismo, las especies *Tripos furca* y *T. fusus*, en donde es importante resaltar el reemplazo

del género *Ceratium* Schrank, 1973 por *Tripos* Bory, 1823 (Gómez, 2013a); han sido asociadas a florecimientos algales nocivos (Vargas-Montero y Freer, 2004), ellas poseen características psicrófilas que le permiten mayor influencia en aguas oceánicas que en costeras (Carbonell, 1979).

La temperatura y salinidad del agua marina estructuran físicamente la columna de agua y regulan gran parte de sus procesos biogeoquímicos (Millero, 2013), de allí la relevancia en el registro de las condiciones ambientales en PNNCPR al encontrar a *P. spinifera*. Al momento de revisar los reportes de esta especie a escala global, algunos simplemente no reportan condiciones oceanográficas (Wood, 1968; Palau *et al.*, 1991; Ojeda, 1996; Gil-Rodríguez *et al.*, 2003; Gómez, 2003; Gárate-Lizárraga, 2007; Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril, 2013; Nassar y Khairy, 2014; Escobar-Morales y Hernández-Becerril, 2015), por su parte Margalef, (1961) evidencia un amplio rango de temperatura de adaptación de esta especie y la describe como cosmopolita de aguas templadas (10 - 20 °C) y aguas cálidas (20 - 25 °C). Adicional a eso, en el Océano Pacífico (Gómez, 2013b) y en el Golfo de México (Zamudio *et al.*, 2013) esta especie fue hallada en aguas con temperaturas de 26 - 30°C y 28,8 °C respectivamente; temperaturas similares a las encontradas en PNNCPR. Paralelamente, los valores de salinidad en los puntos estudiados en PNNCPR son propios de aguas oceánicas (Lalli y Parson, 1997), condición con la cual *P. spinifera* es habitualmente reportada (Gárate-Lizárraga, 2014), hasta llegar a encontrarse en salinidades de 38 en el Mediterráneo, lo que muestra que puede establecerse en gran variedad de ambientes oceánicos templados y tropicales, validando su condición cosmopolita.

La concentración clorofila-*a* como indicador de biomasa fitoplanctónica analizada bajo el criterio de Barocio-León, (2006) quien categorizó las aguas marinas en oligotróficas (<0,2 mg/m³), mesotróficas (>0,2 mg/m³ y 2 mg/m³) y eutróficas (>2,0 mg/m³), indican que las características tróficas de las aguas donde se encontró *P. spinifera* corresponden a un estado oligotrófico, siendo muy distinto a los valores de biomasa fitoplanctónica encontrados por Franco-Herrera *et al.*, (2006) en el Golfo de Salamanca frente a las costas del Magdalena, quienes hallaron concentraciones altas de clorofila *a* en distintas épocas del año debido a la alternancia entre la influencia de la pluma del Río Magdalena en época lluviosa (septiembre-noviembre) y la surgencia costera en épocas de vientos alisios (enero-marzo). Las concentraciones de clorofila-*a* encontrados durante el presente estudio son también más bajas que las encontradas en la Bahía de Santa Marta a diferentes profundidades (Mancera-Pineda *et al.*, 2013).

Muller-Karger *et al.*, (1989) por medio de análisis de series de tiempo con el sensor remoto *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS) establecieron para las aguas del Caribe la condición oligotrófica, coherente con los resultados *in situ* del presente estudio. No obstante, de acuerdo con la propuesta

de regionalización dinámica del Caribe, Cañón-Páez y Santamaría, (2010) empleando sensores remotos (SeaWiFS, MODIS-AQUA y MERIS) establecieron que para la zona de PNNCPR confluyen la región mesotrófica del Golfo del Darién y la región oligotrófica Giro Panamá-Colombia, lo que permite plantear en función a los datos encontrados de clorofila-*a*, la posible influencia del Giro Panamá-Colombia por la advección de aguas superficiales sobre PNNCPR. Estos resultados estarían de acuerdo con los de un reciente estudio en el que utilizando imágenes mensuales del sensor MODIS entre 2003 y 2013, encontraron que solo tres áreas del Mar Caribe colombiano presentan valores relativamente altos de clorofila, el Golfo de Urabá, la desembocadura del Río Magdalena y la península de la Guajira (Coronado-Franco *et al.*, 2018).

CONCLUSION

Dada la dificultad del estudio de los dinoflagelados desnudos y los pocos reportes para el Caribe colombiano, el registro de *P. spinifera* en aguas superficiales y subsuperficiales, toma relevancia. Se han descrito aspectos morfológicos, encontrándose que su tamaño es mayor en aguas subsuperficiales del PNNCPR y que las condiciones ambientales de las aguas en donde fue encontrada son de carácter oceánico y oligotrófico. Este primer reporte de *P. spinifera* en el Caribe colombiano, no solo amplía el conocimiento sobre la distribución geográfica de la especie, sino que a la vez muestra la necesidad de desarrollar estudios sobre dinoflagelados desnudos en aguas colombianas. Para esto se requiere el desarrollo de nuevos métodos de preservación y observación apropiados para este tipo de organismos. Así mismo es necesario estudiar la dinámica trófica de los dinoflagelados heterotróficos, con el propósito de mejorar el conocimiento de la diversidad biológica y funcional de las aguas territoriales colombianas y a su vez de ecosistemas estratégicos como PNNCPR, en especial de los organismos planctónicos que son la principal base alimenticia de los sistemas oceánicos.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección General Marítima -DIMAR por los aspectos logísticos, financieros y uso de equipos en las fases de toma y observación de las muestras, así como agradecer a la tripulación del A.R.C "Providencia" por la participación durante la campaña oceanográfica, el personal del Área de Protección al Medio Marino- APROM, al Laboratorio del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas del Caribe- CIOH; al profesor Luis Alfonso Vidal Velásquez, a la Oceanógrafa Marleny García por sus aportes al manuscrito y a Martin Mak por las ilustraciones.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

REFERENCIAS

- Alonso D, Vides M, Cedeño C, Marrugo M, Henao A, Sanchez JA, Andrade JC, Gonzalez F y Gómez M. Parque Nacional Natural Corales de profundidad. Descripción de comunidades coralinas y fauna asociada. Serie de Publicaciones Generales del Invemar. 2015;N°88. p. 3-4.
- Andrade CA. Analisis de la velocidad del viento sobre el Mar Caribe. Bol Cient CIOH. 1993;13:33-43. Doi:http://dx.doi.org/10.26640/01200542.13.33_43
- APHA. American Public Health Association. Standard methods for the examination of water and wastewater. 22 ed. Washington: American Public Health Association; 2012. p. 10-28.
- Arias F, Durán J. Variación Anual del Fitoplacton en la Bahía de Cartagena. Bol Cient CIOH. 1984;5: 62-116.
- Boltvskoy A. Taxonomía y morfología de los dinoflagelados: Métodos de trabajos. En: Arveal K, Ferrario ME, Oliveira EC y Sar E, editor(s) Manual de métodos ficológicos. Univ de Concepción. Concepción; 1995. p. 55-82.
- Balech E. Microplankton de la Campaña Oceanográfica. Productividad III. Rev Mus Argent Cienc Nat. Bernardino Rivadavia. Inst Nac Invest Cienc Nat. 1971;3(1). p. 168.
- Balech E. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Madrid: Editorial Publicaciones Especiales. Instituto Español de Oceanografía; 1988. p. 195.
- Barocio-León O. Variabilidad espacial y temporal del coeficiente de absorción y pigmentos del fitoplancton en la corriente de California. (Tesis de doctorado). Ensenada, Mexico. Universidad de Baja California; 2006. p. 539-549.
- Cachon J, Cachon M. Contribution à l'étude des Noctilucidae S-K, I, Les Kofoidininae Cachon J y M. Evolution Morphologique et Systematique. Protist. 1967;4:427-444.
- Cañón M, Santamaría E. Regionalización dinámica del gran Caribe basada en productos espectro-radiométricos satelitales Influencia de la pluma del río Magdalena en el Caribe Colombiano. (Tesis de Maestría). Cartagena: Facultad de Oceanografía física, Escuela Naval Almirante Padilla; 2010. 97 p.
- Carbonell M. Ceratium Schrank (Perdiniales) en la Bahía de Cartagena (10°25' N y 75°30' W). Bol Cient CIOH. 1979;2:21-53.
- Cassis D, Avaria S. Variación temporal del fitoplancton entre 1993 y 1998 en una estación fija del seno Aysen, Chile (45°26' S, 73°00' W). Rev Bio Mar Oceanogr. 2002;37(1):43-65. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572002000100007>.
- Coronado-Franco KV, Selvaraja JJ, Mancera Pineda JE. Algal blooms detection in Colombian Caribbean Sea using MODIS imagery. Mar Pollut Bull. 2018;133:791-798. Doi: <http://dx.org/10.1016/j.marpolbul.2018.06.021> DIMAR-CIOH. Manual de Procedimientos técnicos e instructivos de operación y calibración de equipos de laboratorio del Centro de Investigaciones Oceanográficas e Hidrográficas del Caribe. Cartagena, Colombia: Dirección General Marítima; 2016. 15 p.

- Echeverry A. Corales de profundidad: nueva área marina protegida. *La Timonera*. 2013;19:46-47.
- Escobar-Morales S, Hernández-Becerril DU. Free-living marine planktonic unarmoured dinoflagellates from the Gulf of the Mexico and the Mexican Pacific. *Bot Mar*. 2015;58(1):9-22. Doi: <http://doi.org/10.1515/bot-2014-0049>.
- Edler L, Elbrächter M. The Utermöhl methods for quantitative phytoplankton analysis. En: Karlson B, Cusack C, Bresnan E, editor(s). *Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis*. París: Editorial Unesco. Manuals and Guides No. 55; 2010. p. 13.
- Fensome R, Taylor FJR, Norris G, Sanjeant WAS, Wharton DI and Williams G. A Classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology*. American museum of natural history. Hanover: Editorial Sheridan Press; 1993. p. 1-351.
- Franco-Herrera A, Castro L, Tigreros P. Plankton dynamics in the South-Central Caribbean Sea: strong seasonal changes in a Coastal Tropical System. *Caribbe J Sci*. 2006;42:24-38.
- Gárate-Lizárraga, I. Unarmored dinoflagellates present during a bloom of *Ceratoperidium falcatum* in Bahía de la Paz, Gulf of California. *Rev Bio Mar Ocean*. 2014;49(3):577-587. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572014000300014>
- Gárate-Lizárraga I, Band-Schmidt CJ, Verdugo-Díaz G, Muñetón-Gómez MS, Félix-Pico EF. Dinoflagelados (Dyphopyceae) del Sistema Lagunar Magdalena- Almejas. En Funes-Rodríguez R, Gómez-Gutierrez J, Palomares-García R, editor(s). *Estudios ecológicos en Bahía de Magdalena*. La Paz, Baja California Sur: Comité Editorial del IPN; 2007. p. 145-175.
- Gíl-Rodríguez M, Haroum R, Ojeda A, Berechibar E, Domínguez P, Herrera B. División Protista. En Moro L, Martín J, Garrido J; Izquierdo I, editores. *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales)*. Las Palmas de Gran Canaria: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias; 2003. p. 5-23.
- Gómez F, Boicenco L. An annotated checklist of dinoflagellates in the Black Sea. *Hydrobiologia*. 2004;517(1):43-59. Doi: <http://dx.doi.org/10.1023/B:HYDR.0000027336.05452.07>.
- Gómez F. Checklist of Mediterranean Free-Living Dinoflagellates. *Bot Mar*. 2003;46(3):215-242. Doi: <http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1515/BOT.2003.021>.
- Gómez F. A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans. *Acta Bot Croa*. 2005;64(1):129-215.
- Gómez F. A Checklist and Classification of living Dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). *CICIMAR Oceánides*. 2012; 27(1):65-140.
- Gómez F. Reinstatement of the Dinoflagellate genus *Triplos* to replace *Neoceratium*, marine species of *Ceratium* (Dinophyceae, Alveolata). *CICIMAR Oceánides*. 2013a;28(1):1-22.
- Gómez F. Morfology and distribution of *Pronoctiluca* (Dinoflagellata, incertae sedis) in the Pacific Ocean. *Acta Ocea Sin*. 2013b;32(4):71-76. Doi:<http://dx.doi.org//10.1007/s13131-013-0300-x>.
- Gómez F, Gorsky G. Annual microplankton cycles in Villefranche Bay, Ligurian Sea, NW Mediterranean. *J. Plank Res*. 2003;25(4):323-339. Doi: <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/25.4.323>.
- Gómez F, López-García P. Avances en el estudio de los Dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica*. 2011;21(3):343-364.
- Gómez F, Moreira D, López-García, P. Molecular phylogeny of noctiluroid dinoflagellates (Noctilucales, Dinophyceae). *Protist*. 2010;161(3):466-478. Doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.protis.2009.12.005>.
- Guiry MD, Guiry GM. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland. 2017. Galway. Disponible en <http://www.algaebase.org>. Citado en julio 15 de 2018.
- Hansen P, Calado A. Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates. *J. Euk. Microb*. 1963;46:382-389.
- Herrera J, Margalef R. Hidrografía y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellón y la desembocadura del Ebro, de julio de 1960 a junio de 1961. *Inv Pes*. 1963;24:33-112.
- Hincapié A. Tres nuevas áreas protegidas marinas y costeras en Colombia. *La Timonera*. 2015;19:46- 47.
- Ignatiades L. Species dominance and niche breadth in "bloom" and "not- bloom" phytoplankton populations. *Acta Ocean*.1994;17(1):89-96.
- Jacobson DM, Anderson DM. Thecate heterotrophic dinoflagellate: Feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol*. 1986;22:249-258. Doi:<http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817.1986.tb00021.x>
- Lalli CM, Parson TR. *Biological Oceanography An Introduction*. 2 edition. Vancouver: Editorial Elsevier Butterworth-Heinemann; 1997. pp. 21- 45.
- Lange-Bertalot H. *Navicula sensu stricto: 10 Genera separated from Navicula sensu lato*. Frustulia. En Lange-Bertalot H editor. *Diatoms of Europe: diatoms of the European inland waters and comparable habitats*. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag, K.G. 2001. Vol 2. p. 1-526.
- Larsen J, Sournia A. The diversity of heterotrophic dinoflagellates. En: Patterson DJ, Larsen J, editors. *The biology of free living heterotrophic flagellates*. Systematic Association, Special Volume 45. Oxford: Clarendon Press; 1991. p. 313-332.
- Larsen J. Dinoflagelados atecados potencialmente tóxicos en el cono sur americano. En: Sar EA, Ferrario M, Reguera B, editores. *Floraciones algales nocivas en el cono sur americano*. Madrid: Instituto Español de Oceanografía; 2002. p. 147-154.
- Lonin SA, Hernández JL y Palacios DM. Atmospheric events disrupting coastal upwelling in the southwestern Caribbean. *J Geo Res*. 2010;115:1-17.
- Lozano-Duque Y, Medellín-Mora J, Navas GR. Contexto climático y oceanográfico del mar caribe colombiano. En: INVEMAR, editores. *Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano*. Serie de publicaciones Especiales, Invemar No 20; 2010a. p. 53-84.

- Lozano-Duque Y, Vidal LA, Navas GR. La comunidad fitoplanctónica en el mar Caribe colombiano. En: INVEMAR, editores. Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano. Serie de publicaciones Especiales, Invemar No 20; 2010b. p. 86-118.
- Lozano-Duque Y, Vidal LA, Navas GR. Listado de diatomeas (*Bacillariophyta*) registradas en el Mar Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost. 2010c;39(1):83-116. Doi: <http://dx.doi.org/10.25268/bimc.invemar.2010.39.1.144>.
- Lozano-Duque Y, Vidal LA, Navas GR. Lista de especies de dinoflagelados (*Dinophyta*) registrados en el Mar Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost. 2011;40(2):361-380. Doi: <http://dx.doi.org/10.25268/bimc.invemar.2011.40.2.116>.
- Maciel-Baltazar E, Hernández-Becerril D. Especies de dinoflagelados atecados (Dyrophyta) de la costa de Chiapas, sur del Pacífico mexicano. Rev Biol Mar Oceanogr. 2013;48(2):245-259. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000200005>.
- Malagón LA, Perdomo LV. *Cochlodinium polykrikoides* bloom in the Colombian Caribbean. Harmful Algae News. 2013;47:14-15.
- Maldonado JH, Cuervo-Sanchez R. Valoración económica del Parque Nacional Natural corales de profundidad. Bol Invest Mar Cost. 2016;45(1):99-121. Doi:<http://dx.doi.org/10.25268/bimc.invemar.2016.45.1.632>.
- Mancera-Pineda JE, Montalvo-Talaigua M, Gavio B. Dinoflagelados potencialmente tóxicos asociados a material orgánico flotante (Drift) en San Andrés isla, Reserva Internacional de la Biosfera - Seaflower. 2014;36(1):139-156. Doi:<http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v36n1.43896>.
- Mancera-Pineda JE, Pinto G, Vilardy S. Patrones de distribución estacional de masas de agua en la bahía de Santa Marta, Caribe colombiano: Importancia relativa del upwelling y outwelling. Bol. Invest. Mar. Cost. 2013;42(2):329-360. Doi:<http://dx.doi.org/10.25268/bimc.invemar.2013.42.2.55>.
- Margalef R. Distribución ecológica y geográfica de las especies de fitoplancton marino. Inv Pesq. 1961;19:81-101.
- Muller-Karger F, McClain C, Fisher T, Esaias W, Varela R. Pigments distributions in the Caribbean Sea: Observations from space. Prog. Oceanogr. 1989;23(1):23-64. Doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0079-6611\(89\)90024-4](http://dx.doi.org/10.1016/0079-6611(89)90024-4).
- Millero F. Chemical oceanography. 4 edition: Editorial CRC Press; 2013. P. 2-17.
- Nassar M, Khairy HM. Checklist of Phytoplankton species in the Egyptian waters of the Red Sea and some surrounding habitats (1990-2010). Ann Res Rev Biol. 2014;4(23):3566-3585. Doi: <http://dx.doi.org/10.9734/ARRB/2014/10866>
- Ojeda A. Biomasa fitoplanctónica y clorofila *a* en las islas Canarias occidentales. Mayo 1986. En O. Llinás J. González A, Rueda MJ: Editorial Oceanografía y Recursos Marinos en el Atlántico Centro-Oriental; 1996. p. 93-121.
- Ojeda, A. Dinoflagelados de Canarias: Estudio taxonómico y ecológico. (Tesis de doctorado). Las Palmas de Gran Canaria. Departamento de Biología. Universidad de las palmas de gran canaria; 1998. p. 159-160.
- Parques Corales. Parque Nacional Natural de Colombia. 2016 Disponible en: <http://www.parquesnacionales.gov.co/portal/es/parques-nacionales/parque-nacional-natural-corales-de-profundidad>. Citado: 26 de Noviembre 2016.
- Palau M, Cornet C, Riera T, Zabala M. Planktonic Gradient Along a Mediterranean Sea Cave. Oeco Aqua. 1991;10:299-316.
- Patterson DJ, Zölffel M. Heterotrophic flagellates of uncertain taxonomic position. En: Patterson DJ, Larsen J, editor(s). The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford: Editorial Systematic Association. 1991;45:427-476.
- Rizzo PJ. The Biology of Dinoflagellates (Botanical Monographs), Taylor FJR, editor. Blackwell Scientific Publications, Oxford; 1987.
- Salon-Barros J, Canón-Páez. Caracterización de la comunidad fitoplanctónica en áreas oceánicas del Caribe colombiano durante la época seca del año 2011 (Febrero y Marzo) (Tesis de pregrado): Santa Marta. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Magdalena; 2013. 69 p.
- Salon-Barros JC, Hoyos-Acuña JJ, Arregoces LJ, Mancera JE. *Prorocentrum lima* and *balticum* blooms in Cartagena de Indias, Colombian Caribbean. Harmful Algae News. 2016;53:9.
- Sarmiento-Devía R A, López- Escobar A V, Mejías M B, Dávila P M, Franco-Herrera A. Variabilidad intra-annual del régimen climático en sectores de surgencia en el sudeste del Mar Caribe, usando ERA Interim. Rev Bio Mar Oceanogr. 2013;48(3):471-485. Doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000300006>
- Schiller J. Dinoflagellate (Peridineae). En: Dr. L. Rabenhorst's, (Ed.). Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Part I. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H; 1933. p. 267-272.
- Shanks A, Walters K. Feeding by a heterotrophic dinoflagellate (*Noctiluca scintillans*) in marine snow. Limnol. Oceanogr. 1996;41(1):177-181. Doi: <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1996.41.1.0177>
- Sournia A. Atlas du phytoplancton marin. Volume I: Introduction, Cyanophycées, Dycytochophycées, Dinophycées et Raphidophycées. 15 ed. París: Editions du centre national de la recherche scientifique; 1986. p. 54-55.

- Sournia A. Quatre nouveaux dinoflagelles du plankton marin. *Phycology*. 1972;11(1):71-74.
- Steidinger K, Tangen K. Chapter 3: Dinoflagellates. En: Tomas C editor. *Identifying Marine Phytoplankton*. San Diego: Editorial Academic Press; 1997. p. 387-584.
- Takayama, H. Morphological and taxonomical studies of the free-living unarmored Dinoflagellates occurring in the Seto Inland sea and adjacent waters. Ph.D. dissertation. Tokio: University of Tokio; 1998. 211 p.
- Taylor FJR. A study of the phytoplankton of the south western Indian ocean. *J. Sou. Afri. from the International Indian Ocean Expedition*. Stuttgart Bibliotheca Botanica; 1964:75-78.
- Taylor FJR. *Phytoplakton of the south western indian ocean*. Nova Hedwigia; 1967. p. 432-479.
- Taylor FJR. *Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition: A report on material collected by the R.V. 'Anton Bruun' 1963-1964* Stuttgart: E. Schweizerbat'sche Verlagsbuchhandlung; 1976. p. 188-189.
- Tiselius P, Kuylenstierna M. Growth and decline of a diatom spring bloom: phytoplankton species composition, formation of marine snow and the role of heterotrophic dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 1996;18(2):133-155. Doi: <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/18.2.133>
- Thronsdon J. Preservation and storage. En: Sournia A, editor. *Phytoplankton manual*. París: Unesco; 1978. p.70-71.
- Vargas-Montero M, Freer E. Presencia de los dinoflagelados *Ceratium dens*, *C. fusus* y *C. furca* (Gonyaulales: Ceraticeae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev Bio Trop.* 2004;52(1):115-120. Doi: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v52i1>.
- Vieira de Rezende K, Ferreira HMM, Monteiro PCM, Eduardo J, De Castro VS y Mangiavacchi N. Phytoplankton community structure in one sector of Guanabara Bay (RJ, Brazil) during 2011 and 2012. *Braz. J. Oceanogr.* 2015;63(3):239-245. Doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1679-87592015086506303>
- Utermöhl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt int Verein. Limnol.* 1958;9:1-38.
- Wood E, J. F. Check-list of dinoflagellates recorded from the Indian Ocean Rep. *Div Fish Oceanogr. Commonw. Sci Ind Res Org Austr.* 1963;28:1-55.
- Wood E. *Dinoflagellates of the Caribbean sea and adjacent áreas*. Miami: Universidad Miami; 1968. p. 120.
- Worms Editorial Board. *World Register of Marine Species*. Disponible en: www.marinespecies.org.
- Zamudio M.E, Licea S, Luna R. Relative abundance and distribution of unarmoured dinoflagellate species in the Southern Gulf of Mexico (2005-2010). En: Lewis JM, Marret F y Bardley L, editors. *Biological and Geological Perspectives of Dinoflagellates*. Ed. 1er. Chapter 22: The Micropalaentology Society. Special Publication; 2013. p. 233-238. Doi:<http://dx.doi.org/10.1144/TMS5.22>.