

## DINOPHYSALES (DINOFLAGELLATA: DINOPHYCEAE) DEL CARIBE SUR-ORIENTAL, COSTAS ORIENTALES DE VENEZUELA

GISELA ESTRELLA<sup>1</sup>, GREGORIO REYES<sup>2</sup>, JOSÉ RAFAEL DÍAZ-RAMOS<sup>2</sup>, AMELIA LA BARBERA<sup>3</sup>, LUIS TROC COLI<sup>4</sup> & ELVIRA FERRÁZ DE REYES<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> *Departamento de Biología. Escuela de Ciencias. Universidad de Oriente. Cerro Colorado. Av. Universidad. Cumaná. Edo. Sucre. Venezuela*  
*E-mail: gestrella62@gmail.com*

<sup>2</sup> *Laboratorio de Fitoplanctonología. Departamento de Biología Marina. Instituto Oceanográfico de Venezuela*  
*Universidad de Oriente. Cerro Colorado. Av. Universidad. Cumaná. Edo. Sucre. Venezuela*

<sup>3</sup> *Laboratorio de Toxicología Marina. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias y Pesca*  
*(INIA-Sucre) Cumaná, Venezuela*

<sup>4</sup> *Instituto de Investigaciones Científicas. Boca de Río. Isla de Margarita-Venezuela*

**RESUMEN:** Mediante técnicas de microscopía electrónica de barrido y microscopía óptica, se llevó a cabo un estudio taxonómico de dinoflagelados planctónicos del orden Dinophysales de las costas orientales de Venezuela (Sur del Mar Caribe). El orden estuvo representado por las familias Amphisoleniaceae, Oxyphysaceae y Dinophysiaceae, siendo esta última la mejor representada (12 especies) por los géneros *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Dinophysis* y *Metaphalacroma*. La familia Oxyphysaceae presentó solo el género: *Phalacroma* (8 especies) y la familia Amphisoleniaceae a el género *Amphisolenia* (2 especies). Se describen e ilustran 26 especies más un ejemplar identificado hasta el nivel de género. El número de especies encontradas representan alrededor del 9 % del total de especies de los Dinophysales. Se registraron cuatro especies potencialmente tóxicas (*Dinophysis acuminata*, *D. caudata*, *D. tripos* y *D. infundibulum*) de las cuales *D. acuminata* ha estado involucrada en eventos de intoxicación diarreaica en las costas europeas y Sur de Chile. *D. caudata*, *D. acuminata* y *D. tripos* fueron las especies más frecuentes. *D. infundibulum* constituye un nuevo registro para Venezuela y el Mar Caribe.

**Palabras clave:** Dinoflagelados, Dinophysales, *Dinophysis*, Mar Caribe, Venezuela.

**ABSTRACT:** By means of scanning electron microscopy and optical microscopy techniques, a taxonomic study of planktonic dinoflagellates of the order Dinophysales from the eastern coasts of Venezuela (South of the Caribbean Sea) was carried out. The order was represented by the families Amphisoleniaceae, Oxyphysaceae and Dinophysiaceae, the latter being the best represented (12 species) by the genera *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Dinophysis* and *Metaphalacroma*. The Oxyphysaceae family presented only the genus: *Phalacroma* (8 species) and the Amphisoleniaceae family presented the genus *Amphisolenia* (2 species). 26 species plus one specimen identified down to the genus level are described and illustrated. The number of species found represents around 9% of the total species of the Dinophysales. Four potentially toxic species were recorded (*Dinophysis acuminata*, *D. caudata*, *D. tripos* and *D. infundibulum*) of which *D. acuminata* has been involved in diarrheal poisoning events on the European coasts and southern Chile. *D. caudata*, *D. acuminata* and *D. tripos* were the most frequent species. *D. infundibulum* constitutes a new record for Venezuela and the Caribbean Sea.

**Keywords:** Dinoflagellates, Dinophysales, *Dinophysis*, Caribbean Sea, Venezuela.

### INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados poseen una organización celular eucariótica común para otros flagelados protistas. No obstante, poseen características anatómicas y fisiológicas muy particulares que los distinguen. El núcleo, dinocarión, posee uno de los genomas nucleares más grandes entre los eucariotas. Su existencia en el planeta queda registrada por fósiles del Período Silúrico, tiempo en el que se han adaptado a una variedad de hábitats planctónicos y bénticos en los diferentes cuerpos de

agua, presentando una amplia diversidad morfológica y trófica (autótrofos fotosintéticos, heterótrofos y mixótrofos). La mayoría son de vida libre pero también con representantes parásitos y simbioses con papeles ecológicos de importancia (STEIDINGER & TANGEN 1997; WISECAVER & HACKETT 2011; MORDRET *et al.* 2018; STEPHENS *et al.* 2018).

Durante el siglo XX fueron estudiados tanto por zoólogos como por botánicos, por tanto, para su clasificación se utilizaban ambos Códigos de

Nomenclatura (CINZ y CINB). En el sistema zoológico se les ubicaba en el Phylum PROTOZOARIOS y en el sistema botánico en el Phylum o División PYRRPHYTA o DINOPHYTA (SPECTOR 1984). La mayoría de los autores utilizaban éste último.

ADL *et al.* (2005) proponen un esquema de sistemática de rango sin nombre; es decir, sin designación formal de rango como “clase”, “sub-clase”, “orden”, etc., para evitar que un solo cambio cause una cascada de modificaciones en el sistema. La jerarquía la representan con una sangría en cada párrafo. Al respecto, ADL *et al.* (2007) señalan la necesidad de implementar nuevas pautas para regular los estándares en las descripciones y en la clasificación de las especies protistas. Con esto se pretende facilitar la modificación de la clasificación a la luz de la información filogenética molecular y evitar cambios en la nomenclatura en una gran cantidad de especies que podría generar confusión. GÓMEZ (2012) hace una revisión de las especies de dinoflagelados descritas hasta diciembre de 2011 y presenta un inventario haciendo correcciones en la nomenclatura, basándose en los preceptos del CINB y en la información filogenética disponible para el momento. Esto dificultó el ordenamiento en casi todos los niveles de la jerarquía taxonómica para el linaje de los dinoflagelados, incluyendo el orden Dinophysales.

Son pocas las propuestas que se han planteado en la sistemática de los dinoflagelados en los últimos 25 años, tiempo en el cual se han realizado innumerables trabajos de secuenciación de varios marcadores moleculares como información básica para la filogenia molecular, generándose una gran cantidad de información que debe ordenarse y estandarizarse con la información que ha proporcionado la taxonomía tradicional (basada en características morfológicas) o clasificación artificial. En este sentido, HOPPENRATH (2016) sostiene que a nivel de género y especie la combinación de datos morfológicos y moleculares se apoyan entre sí, obteniéndose buenos resultados.

En medio de la inestabilidad que aún persiste, los resultados de ésta investigación seguirán el esquema de clasificación propuesto por GÓMEZ (2012).

Los Dinophysales, generalmente reconocidos para el nivel de orden, lo constituyen un grupo de dinoflagelados tecados con aproximadamente 280 especies. Presentan alta diversidad morfológica, con especies heterótrofas y otras con cloroplastos de diversos orígenes o en simbiosis

con microalgas y bacterias diazotróficas (GÓMEZ *et al.* 2011a). El hábitat de los Dinophysales es exclusivamente marino, pueden ser oceánicos o neríticos, la excepción es el género *Sinophysis* el cual se encuentra, generalmente, en el agua intersticial de fondos arenosos (FAUST 1993). Al igual que en otros dinoflagelados, presentan una cubierta celular o teca que en los Dinophysales está formada, básicamente, por dos valvas comprimidas lateralmente, una derecha y una izquierda con sutura sagital. Esta sutura está interrumpida en el área apical y ventral por grupos de pequeñas placas que rodean al poro apical y al poro flagelar, respectivamente. La teca presenta cuatro regiones que son, antero-posteriormente: epiteca, cingulum, hipoteca y sulcus. Por el lado izquierdo del sulcus y delimitándolo se observa una aleta, con 2 ó 3 radios principales y del lado derecho otra menos desarrollada. La epiteca tiene desarrollo variable pero generalmente es más pequeña que la hipoteca, el cingulum queda delimitado por las membranas anterior y posterior (STEIDINGER & TANGEN 1997).

De acuerdo a estudios filogenéticos por secuenciación de las SSU y LSU ADNr, JENSEN & DAUGJERG (2009) y GÓMEZ *et al.* (2011b) concluyen que el orden Dinophysales está conformado por tres familias: Amphisoleniaceae LINDEMANN, Oxyphysaceae SOURNIA y Dinophysaceae STEIN. La familia Amphisoleniaceae se ubica ahora, desde el punto vista filogenético, a nivel basal y está formada por los géneros *Amphisolenia* y *Triposolenia*; en el segundo clado se ubica la familia Oxyphysaceae, que está conformada por los géneros: *Dinofurcula*, *Latifascia*, *Proheterochisma* y *Phalacroma* y en el tercer clado se ubica a la familia Dinophysaceae conformada por los géneros: *Citharistes*, *Dinophysis* grupo *Hastata*, *Dinophysis sensu stricto* (*s.s.*), *Histioneis*, *Histiophysis*, *Metadinophysis*, *Metaphalacroma*, *Ornithocercus*, *Parahistioneis* y Dinophysaceae *incertae sedis*. El análisis señala al género *Pseudophalacroma* (básicamente oceánico) y a el género *Sinophysis* (bentónico) formando dos clados por separado que divergen del clado principal de los Dinophysales *s. s.* (GÓMEZ *et al.* 2012). Al respecto, el autor señala que a medida que se han obtenido nuevas secuencias de géneros diferentes, la filogenia de los Dinophysales se visualiza cada vez más compleja. Los géneros *Dinophysis* EHRENBERG y *Phalacroma* STEIN se distinguen principalmente, por el tamaño de la epiteca, reducida en *Dinophysis* y proyectada en forma de cúpula desde el margen superior de la aleta cingular en *Phalacroma*. Pero debido a su morfología e idéntica

tabulación de las placas, BALECH (1967) y ABÉ (1967a) propusieron unir los dos, sugiriendo el uso de *Dinophysis* en razón de los preceptos del CINB. Sin embargo, además de las diferencias morfológicas, HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) presentaron evidencias fisiológicas y ecológicas que apoyaban la distinción original entre *Dinophysis* (principalmente fotosintetizador, con especies neríticas) y *Phalacroma* (principalmente heterotrófico, con especies oceánicas). Posteriormente, los estudios filogenéticos con datos de secuenciación de las SSU y LSU ADNr, de los distintos géneros del orden, confirman la separación.

Esta nueva información genética indica que, probablemente, los géneros son polifiléticos ya que las especies de *Dinophysis* se separan en cuatro clados y *Phalacroma* en dos clados. La conformación de los clados es más firme en *Dinophysis*, siendo el primero formado por las principales especies de Dinophysiales fotosintéticas: *Dinophysis sensu stricto*. Los restantes formarán tres nuevos géneros (JENSEN & DAUGJERG 2009; GÓMEZ *et al.* 2011b).

La secuenciación de la información genética de *Oxyphysis oxytoxoides*, único miembro de la familia Oxyphysaceae y único género-especie de los antiguos esquemas de clasificación, antes del uso de las técnicas moleculares, la ubica filogenéticamente cercana a *Phalacroma*, proporcionando las bases para reubicar y conformar la nueva combinación *Phalacroma oxytoxoides* (GÓMEZ *et al.* 2011b; PARK *et al.* 2011).

En general, los Dinophysales son comunes en aguas costeras y oceánicas de zonas tropicales o templadas a nivel mundial. Rara vez se encuentran en abundancia (generalmente, < 100 células l<sup>-1</sup>). Sin embargo, estacionalmente pueden presentarse en grandes concentraciones del orden de 10<sup>3</sup> a 10<sup>4</sup> células l<sup>-1</sup>. Estas floraciones han estado observándose con mayor frecuencia en los últimos años; ejemplo de ello son las reportadas con *Dinophysis fortii* PAVILLARD en aguas costeras de Japón y las de *Dinophysis acuminata* CLAP. & LACH., *D. acuta* EHRENBERG y *D. norvegica* CLAP. & LACH. en aguas costeras de Europa. En ambas áreas estos dinoflagelados han estado asociados al síndrome denominado intoxicación diarreaica por consumo de mariscos o DSP (Diarrhetic Shellfish Poisoning, por sus siglas en inglés). Esta intoxicación ha producido grandes y frecuentes eventos, la mayoría de ellos han sido registrados en Japón y en la costa occidental de Europa (Irlanda, Francia, Noruega, Suecia, Holanda

y España), donde se llevan programas de seguimiento continuos del fitoplancton y de la toxicidad en los moluscos (MARCAILLLOU-LE BAUT *et al.* 1985; TRAINER *et al.* 2013; RODRÍGUEZ *et al.* 2015). No obstante, en países donde es menos frecuente dichos eventos, por ejemplo, Estados Unidos, Canadá y Chile en América, Tailandia y Nueva Zelanda en el Pacífico y la India en Asia, se están llevando a cabo programas similares junto con estudios sistemáticos. En Venezuela, no se han confirmado casos de DSP debido a que no se aplican pruebas de toxicidad específicas para esta. Sin embargo, eventos diarreaicos luego de la ingesta de moluscos bivalvos y sin agentes etiológicos identificados, aunado a la presencia en las costas orientales del país de las especies potencialmente productoras de las toxinas diarreaicas, sugieren la posibilidad de que se trate de dicha intoxicación.

En cuanto a los estudios taxonómicos en las costas orientales venezolanas con registros de especies de los Dinophysales, se pueden citar los trabajos de MARGALEF (1965), HALIM (1967) y LA BARBERA (1993). El registro de las especies de los Dinophysales se encuentra en el Índice de la microflora marina de Venezuela (DÍAZ-RAMOS 2000).

Los objetivos de esta investigación fueron identificar las especies del orden Dinophysales de las costas nororientales venezolanas (Caribe suroriental) a través de un estudio taxonómico basado en la morfología tecal e indicar cuales de estas especies han sido señaladas como productoras de toxina diarreaica relacionadas con los eventos DSP. También se hace una revisión del estado actual del esquema de clasificación del orden a la luz de los aportes de la filogenia molecular.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio estuvo comprendida entre los 10° 21' N – 64° 21' W y 10° 42' N – 64° 21' W y los 10° 42' N – 63° 04' W y 10° 52' N – 63° 04' W (Fig. 1). Esta zona, especialmente la costa norte del estado Sucre, se caracteriza por presentar grandes bancos naturales de bivalvos marinos de importancia comercial (*Perna perna* LINNAEUS, *Atrina seminuda* LAMARCK, *Arca zebra* SWAINSON y algunas especies de pectínidos). La producción primaria, está por encima de los 200 gC.m<sup>-2</sup>.año<sup>-1</sup> (MULLER-KARGER & APARICIO 1994). Con frecuencia se presentan floraciones fitoplanctónicas masivas y en algunos casos, eventos de toxicidad (FERRAZ-REYES 1976; LA BARBERA-SÁNCHEZ *et al.* 1991). Las condiciones hidrográficas y ambientales del área han sido señaladas por GADE (1961) y FERRAZ-REYES (1976).

Las especies analizadas se encontraban en muestras almacenadas en el Laboratorio de Fitoplancton del Instituto Oceanográfico de Venezuela (Departamento de Biología Marina), en el Laboratorio de Toxicología Marina de la Estación Experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA-Sucre), en la Escuela Ciencias del Mar de la Universidad de Oriente (UDO-Nueva Esparta) y también del Proyecto SI-2136 (CONICIT-UDO; TABLA 1). Para este último, las muestras fueron obtenidas mensualmente durante el período septiembre 1990 - septiembre 1991 en las siguientes estaciones: Punta Araya ( $10^{\circ}38'04''$  N y  $64^{\circ}40'30''$  W), Morro de Chacopata ( $10^{\circ}42'30''$  N y  $63^{\circ}40'30''$  W) y Punta Patilla ( $10^{\circ}41'20''$  N y  $63^{\circ}21'51''$  W).

Las muestras fueron colectadas a nivel superficial y subsuperficial de la columna de agua con red de plancton (30  $\mu$ m luz de malla). Se almacenaron en frascos de vidrio con tapa plástica y se preservaron con formalina neutralizada con hexametilentetramina. Se midió la temperatura *in situ* con termómetro de mercurio ( $\pm 0.1^{\circ}$ C). La revisión de cada muestra se realizó con la ayuda de un microscopio compuesto Wild Heerbrugg M-11. Los ejemplares se aislaron con micropipetas y se midieron según las recomendaciones de KOFOID &

SKOGSBERG (1928) y FUKUYO *et al.* (1981). La expresión L/H se refiere a la relación entre la longitud antero-posterior del cuerpo (L) y la longitud dorso-ventral de la hipoteca (H). También se midió la altura y la longitud dorso-ventral de la epiteca (E). Los ejemplares fueron fotografiados al microscopio de luz y dibujados en su forma íntegra con una cámara clara. La separación de placas se realizó con hipoclorito de sodio (15 %), cuando se consideró necesario. Se utilizó una solución de azul de tripan (1 %) para la visualización de estructuras hialinas. Las placas se dibujaron y se tomó en cuenta su disposición y otros detalles taxonómicos como la presencia de radios ( $R_{1-3}$ ), espinas, poros, areolación y variaciones de las aletas cingulares anterior (ACA) y posterior (ACP), sulcales derecha (ASD) e izquierda (ASI) y accesorias; además, de la forma de la célula y el grado de desarrollo y variaciones de la epiteca, la hipoteca y de la morfología de la placa sulcal posterior (Sp). La nomenclatura usada para identificar las placas corresponde con la descrita por KOFOID & SKOGSBERG (1928), BALECH (1988) y REGUERA *et al.* 2012.

Para la observación al microscopio electrónico de barrido, los ejemplares aislados se lavaron y colocaron en filtros de membrana (Whatman 0,48  $\mu$ m

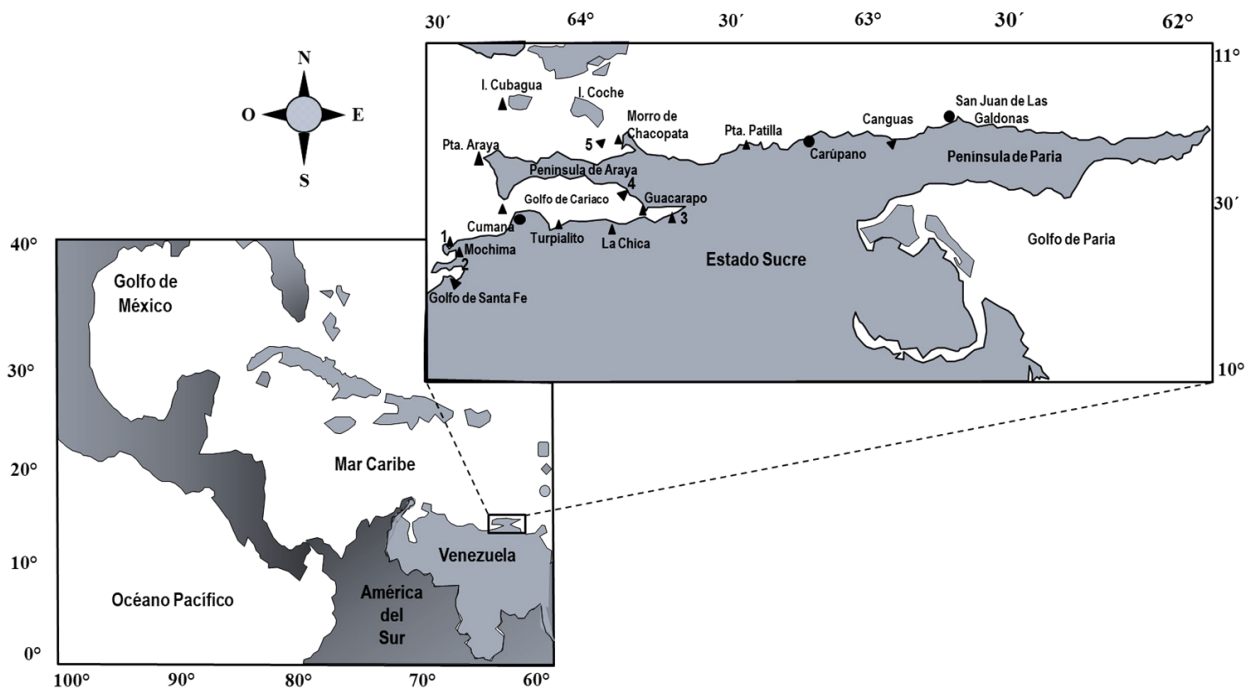


Fig. 1: Ubicación geográfica del área de estudio. Estaciones y localidades muestreadas ( $\blacktriangle$ ). Localidades con muestras únicas (1 - 2 - 3 - 4 - 5).

de diámetro), se dejaron secar al aire y se mantuvieron en un desecador. El filtro con los ejemplares se fijó en un soporte de aluminio con papel carbón, se cubrió con oro por tres minutos. Las observaciones y fotografías se realizaron en un microscopio electrónico de barrido (Hitachi S-800) del Instituto de Investigaciones en Biomedicina y Ciencias Aplicadas de la Universidad de Oriente (IIBCA).

La frecuencia de aparición de cada especie en las localidades se señala en el texto según la siguiente escala: Muy frecuente (100 % - 80 %), Frecuente (79 % - 50 %), Poco frecuente (49 % - 20 %) y Rara (< 20 %).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se identificaron 26 especies y un ejemplar hasta el nivel de género (*Phalacroma* sp. 1). El orden estuvo

representado por las tres familias que lo conforman. El género *Phalacroma* estuvo representado por 10 especies más una sin identificar, seguido del género *Dinophysis* con 8 especies. De estas 8 especies de *Dinophysis*, 5 se ubicaron en condición *sensu stricto* (*s.s.*), una especie, *D. hastata*, es integrante de un conjunto de especies que se caracterizan por ser apocloróticas y con una aleta antapical conformando el grupo o sección *Hastata*. La filogenia de este grupo los ubica en una posición basal a los miembros del clado *Dinophysis s.s.* separándolos y posiblemente, conformarán uno o más géneros (GÓMEZ *et al.* 2011b). Las siguientes dos especies (*D. brevisulcus* y *D. expulsa*), inicialmente ubicadas en el género *Dinophysis*, se encuentran en condición taxonómica incierta. A continuación, la ubicación de las especies en el esquema de clasificación propuesto por GÓMEZ (2012) para el orden Dinophysales:

TABLA 1. Localidades muestreadas con sus correspondientes coordenadas geográficas.

Localidad	Coordenadas geográficas
<b>Golfo de Santa Fe</b>	
Costa sur	10°16'50.05" N y 64°22'56.60" O
<b>Bahía de Mochima</b>	
Frente al Pueblo	10°20'05.38" N y 64°20'37.83" O
La Gabarra	10°22'05.49" N y 64°20'09.18" O
<b>Golfo de Cariaco</b>	
Entrada al Golfo	10°28'27.30" N y 64°11'44.71" O
Turpialito	10°26'39.62" N y 64°01'56.49" O
La Chica	10°26'58.36" N y 63°55'07.54" O
Las Llaves	10°27'44.38" N y 63°43'19.23" O
Guacarapo	10°29'43.36" N y 63°44'07.97" O
Chacopatica	10°33'04.37" N y 63°52'36.10" O
<b>Costa norte del estado Sucre</b>	
Punta Araya	10°38'19.80" N y 64°18'25.86" O
Isla Caribe	10°41'15.54" N y 63°51'13.99" O
Chacopata	10°40'34.32" N y 63°49'36.00" O
Punta Patilla	10°41'31.24" N y 63°23'11.67" O
Canguas	10°41'37.32" N y 64°54'27.83" O
Isla Cubagua	10°50'39.40" N y 64°11'31.95" O

Reino Chromalveolata

Infrareino Alveolata

Phylum Dinoflagellata

Clase Dinophyceae FRITSCH 1935

Orden Dinophysales LINDEMANN 1928

Familia Amphisoleniaceae LINDEMANN 1928

Género *Amphisolenia* STEIN 1883

*Amphisolenia bidentata* SCHRÖDER 1900

*Amphisolenia lemmermanni* KOFOID 1907a

Familia Oxyphysaceae SOURNIA 1984

Género *Phalacroma* STEIN 1883

*Phalacroma rapa* STEIN 1883

*Phalacroma mitra* SCHÜTT 1895

*Phalacroma doryphorum* STEIN 1883

*Phalacroma oxytoxoides* (KOF.) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA 2011b

*Phalacroma favus* KOFOID & MICHENER 1911

*Phalacroma porodictyum* STEIN 1883

*Phalacroma cuneus* SCHÜTT 1895

*Phalacroma operculoides* SCHÜTT 1895

*Phalacroma equalanti* (BALECH) OKOLODKOV 2014

*Phalacroma laevis* (CLAP. & LACH.) DÍAZ-RAMOS 2000

*Phalacroma* sp. 1

Familia Dinophysaceae STEIN 1883

Género *Ornithocercus* STEIN 1883

*Ornithocercus magnificus* STEIN 1883

*Ornithocercus quadratus* SCHÜTT 1900

*Ornithocercus steinii* SCHÜTT 1900

Género *Histioneis* STEIN 1883

*Histioneis isseli* FORTI 1932

*Histioneis schilleri* BÖHM 1931

*Dinophysis* grupo *Hastata*

*Dinophysis hastata* STEIN 1883

Género *Dinophysis* EHRENBERG 1840 *sensu stricto*

*Dinophysis acuminata* CLAPARÈDE & LACHMANN 1859

\**Dinophysis infundibulum* SCHILLER 1928

*Dinophysis caudata* SAVILLE-KENT 1881

*Dinophysis tripos* GOURRET 1883

*Dinophysis exigua* KOFOID & SKOGSBERG 1928

Género *Metaphalacroma* TAI & SKOGSBERG 1934

*Metaphalacroma skogsbergi* TAI 1934 en TAI & SKOGSBERG 1934

Familia Dinophysaceae *incertae sedis**Dinophysis brevisulcus* TAI & SKOGSBERG 1934*Dinophysis expulsa* KOFOID & MICHENER 1911

\* Nuevo registro para el Mar Caribe y para Venezuela

## DESCRIPCIONES

Familia Amphisoleniaceae LINDEMANN 1928

Género *Amphisolenia* STEIN 1883Especie tipo: *Amphisolenia globifera* STEIN***Amphisolenia bidentata*** SCHRÖDER

Fig. 2. 1a-d

*Amphisolenia bidentata* SCHRÖDER, 1900, p. 20, 35, L. 1, fig. 16 a-c. KOFOID & MICHENER, 1911, p. 293. JØRGENSEN, 1923, p. 39-40, fig. 56. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 409, figs. 54(1-4), 56(1). SCHILLER, 1933, p. 178, fig. 169 a-e. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 72. WOOD, 1954, p. 205, fig. 55; 1968, p. 18, fig. 19. ABÉ, 1967 b, p. 111, fig. 42 a-k. HALIM, 1967, p. 704, L. 1, fig. 1-2, L. 2, fig. 15. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 43, L. 2, fig. 5 a-c. TAYLOR, 1976, p. 28, L. 2, fig. 21-22, L. 3, fig. 21 b, 22 b. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988 a, p. 427; 1988 b, p. 521, L. 1, fig. 3-5; 2008, p. 10, figs. 52-53. BALECH, 1988, p. 69, L. 17, fig. 2-3, 13. GÓMEZ, *et al.* 2011b, fig. 1e-f. OKOLODKOV, 2014, p. 17, L. 1, figs. 3-5; L. 10, figs. 3-4.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo angosto y alargado antero-posteriormente, con forma sigmoide. Se ensancha aproximadamente en la tercera parte de la longitud total. Epiteca reducida, un poco convexa hacia la región dorsal. El cingulum se observa segmentado por costillas verticales que se continúan anterior y posteriormente hacia ambas aletas cingulares formando los radios. En la aleta cingular anterior, estos radios son más fuertes y más largos. La ACP se prolonga por el cuello hacia el lado derecho para formar la ASD e igualmente por el lado izquierdo. La ornamentación de la teca es lisa con hileras de poros que recorren casi la longitud del cuerpo. L: 872 - 964  $\mu\text{m}$ ; H: 22,7- 23,0  $\mu\text{m}$  (n=3).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** BALECH (1988) señala algunas variaciones en el ancho o longitud dorso-ventral, así como también distintos grados de aplanamiento lateral. En los ejemplares encontrados en el área de estudio no se observaron variaciones de importancia, estos resultaron más largos y robustos que los registrados por HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a, b). La especie está muy relacionada estructuralmente con *A. palmata*. Se diferencian en que esta última, tiene tres

espinas terminales. Generalmente, un poco más corta y a veces más robusta (BALECH, *op. cit.*). Se relaciona también con *A. lemmermanni*, siendo esta más robusta y de menor longitud. El pie es semejante al de *A. bidentata*, pero un poco más ancho.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Considerada como una de las especies más comunes del género y de amplia distribución mundial en mares tropicales, subtropicales y templados. De todas las especies del género, es la más frecuente en aguas superficiales. Ha sido registrada por TAYLOR (1976) como una especie muy común pero no muy abundante en el océano Índico. BALECH (1988) la registra para el Atlántico Sudoccidental con un intervalo de temperatura de 16,3 a 23 °C y salinidades entre los 35,8 y 36,2 ‰. En la zona de estudio fue registrada por primera vez por HALIM (1967). En este estudio fue encontrada por única vez en Guacarapo (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,8 °C.

***Amphisolenia lemmermanni*** KOFOID

Fig. 2. 2

*Amphisolenia lemmermanni* KOFOID, 1907b, p. 199, L. 14, fig. 88-89. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 419, L. 9, fig. 11-12, 50(8), 56(2), 57. SCHILLER, 1933, p. 179, fig. 170 a, b. BALECH, 1988, p. 70, L. 17, fig. 8, 12. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 427, fig. 14; 2008, p. 11, figs. 48-49.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral el eje longitudinal del cuerpo se observa ligeramente sigmoide. La epiteca es algo convexa. Cuello doblado hacia el lado dorsal. La parte posterior tiene una inflexión dirigida ventralmente. Las características del cingulum, sus aletas y las aletas sulcales concuerdan con las descritas para la especie anterior. Lo que realmente diferencia a esta especie de la anterior es que su cuerpo es más robusto y de menor longitud. L: 590  $\mu\text{m}$ ; H: 25,2  $\mu\text{m}$  (n=1).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** La especie más relacionada estructuralmente es *A. bidentata* ya que poseen la misma conformación del cuerpo y del pie. BALECH (1988) considera que la especie se diferencia por la robustez y menor longitud de su cuerpo. Otras diferencias son el tamaño más pequeño del pie y el extremo globoso. En el caso del espécimen descrito aquí, la inflexión antapical produce una curvatura ventral más pronunciada o más cóncava que la observada en *A. bidentata*.

**ECOLOGIA Y DISTRIBUCION:** Se ha señalado para el Pacífico Nor-oriental (KOFROID & SKOGSBERG 1928; HERNÁNDEZ-BECERRIL 1988a) y para el Atlántico Sudoccidental a una temperatura de 17,18 °C y solo se encontró ejemplares aislados (BALECH 1988). En el área de estudio se encontró un solo ejemplar proveniente de Guacarapo (extremo oriental del Golfo de Cariaco), a una temperatura de 26,8 °C.

Familia Oxyphysaceae (SOURNIA) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA 2011b

Género *Phalacroma* STEIN enmd. JENSEN & DAUGBJERG 2009

*Phalacroma* STEIN, 1883, p. 23. SCHÜTT, 1896, p. 26. KOFROID & SKOGSBERG, 1928. TAI & SKOGSBERG, 1934. ABÉ, 1967b. BALECH, 1976b. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988. JENSEN & DAUGBJERG, 2009 enmd. p. 1145-1147, fig. 8. GÓMEZ, *et al.* 2011b enmd. p. 405.

*Dinophysis* EHRENB. *partim sensu* ABÉ (1967a) & BALECH (1967) STEIN 1883, p. 23, L.18, figs. 11-14.

*Prodinophysis* BALECH 1944

*Oxyphysis* Kofoid 1926

Especie tipo: *Phalacroma porodictyum* STEIN

*Phalacroma rapa* STEIN

Fig. 3. 1a-b

*Phalacroma rapa* STEIN, 1883, p. 23, L. 19, figs. 5-8. SCHRÖDER, 1900, p. 19. JØRGENSEN, 1923, p. 14-16, fig. 14. KOFROID & SKOGSBERG, 1928, p. 139, fig. 16 (1). SCHILLER, 1933, p. 88, figs. 80 a-d. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 68. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 59, L. 35, fig. 123. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 29, 31, 37, figs. 25 a-b.

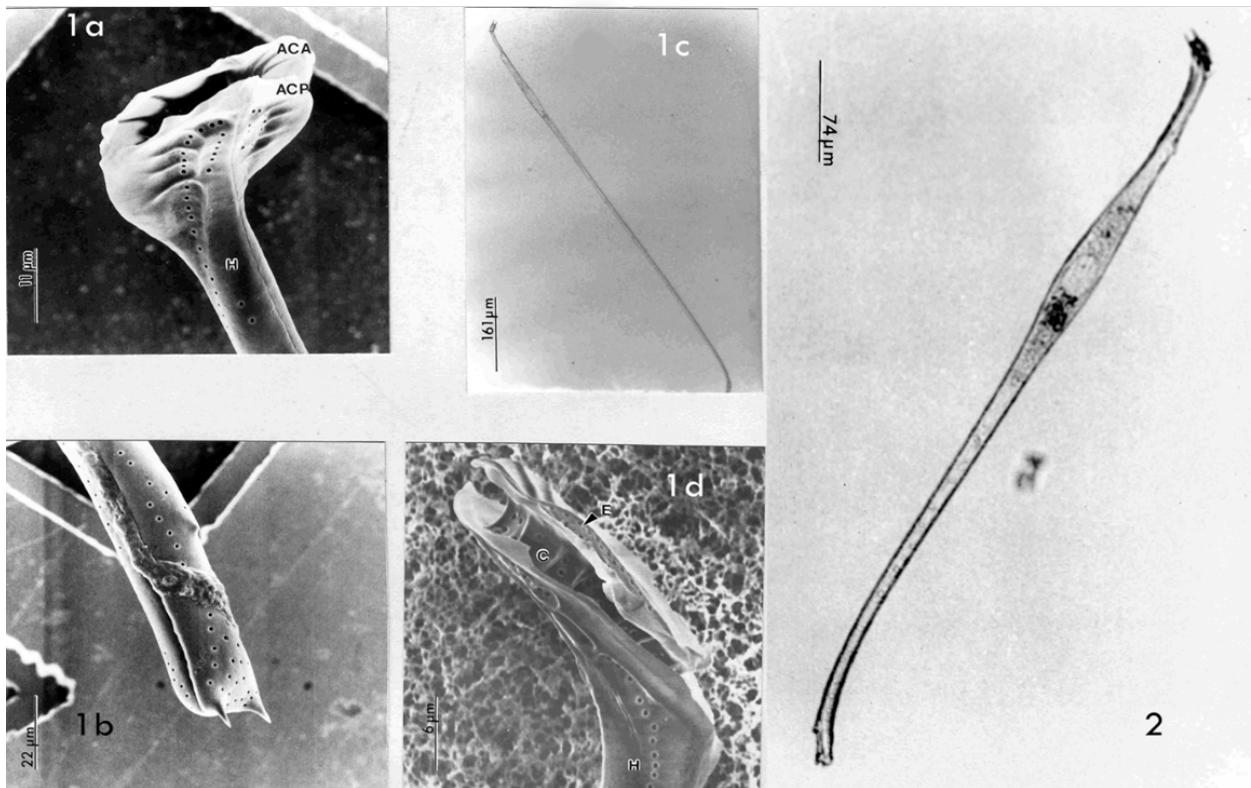


Fig. 2. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Amphisolenia bidentata*. 1a. Detalle de la “cabeza” en vista dorsal (MEB). ACA: aleta cingular anterior. ACP: aleta cingular posterior. H: hipoteca. 1b. Detalle del “pie”. 1c. Aspecto general (ML). 1d. Detalle de la cabeza en vista ateral derecha (MEB). E: epiteca. C: cingulum. H: hipoteca. 2. *A. lemmermanni*. Vista general (ML).

GÓMEZ, *et al.* 2011b, p. 396, figs. r-t. OKOLODKOV, 2014, p. 48, L. 6, fig. 3; L. 9, fig. 1; L. 13, fig. 4.

*Dinophysis rapa* (STEIN) ABÉ, 1967a, p. 66, fig. 19. BALECH, 1967, p. 83; 1988, p. 44, L. 8, figs. 6-8. TAYLOR, 1976, p. 40, L.5, figs. 48 a-b, L.41, fig. 488. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 39; 2008, p. 6, figs. 23-24. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 35, figs. a-b.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral cuerpo en forma trapezoidal. Epiteca de moderadamente convexa a casi plana. Cingulum excavado, fuertemente ornamentado. Aletas cingulares poco desarrolladas, de dirección horizontal. La ASI se extiende por todo el margen sulcal, de borde libre oblicuo, casi recto. La ASD más corta, llega un poco antes de R<sub>3</sub>. La porción retrocostal se extiende algo más allá de la curvatura ventral. Borde postero - ventral de la hipoteca cóncavo. Porción posterior de la hipoteca con una constricción que forma una prolongación, no mamiforme, de extremo romo el cual puede variar de tamaño dependiendo del grado de constricción. La Sp con apófisis izquierda de

anchura media y ligeramente dentada. Borde posterior sinuoso. Apófisis derecha larga. Vista frontal de la célula cuneiforme. L: 86,4 μm (ambos); H: 72,4 - 83,6 μm (n=2).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Las variaciones observadas en el material de estudio se refieren al grado de constricción de la porción posterior y la longitud y el ancho de la prolongación. También se observaron variaciones en el largo y ancho de R<sub>3</sub>. Se relaciona estructuralmente con *P. mitra*, lo cual se discute al tratar dicha especie. Así mismo, ambas están relacionadas con *P. favus*. Existe una relación morfológica evidente entre *P. mitra*, *P. rapa* y *P. favus*. Sin embargo, en análisis de filogenia molecular *P. favus* no se relaciona con las dos anteriores que sí están muy relacionadas entre ellas (GÓMEZ, *et al.* 2011b).

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** KOFROID & SKOGSBERG (1928) consideraron la especie eupelágica, de distribución homogénea en el área del Pacífico

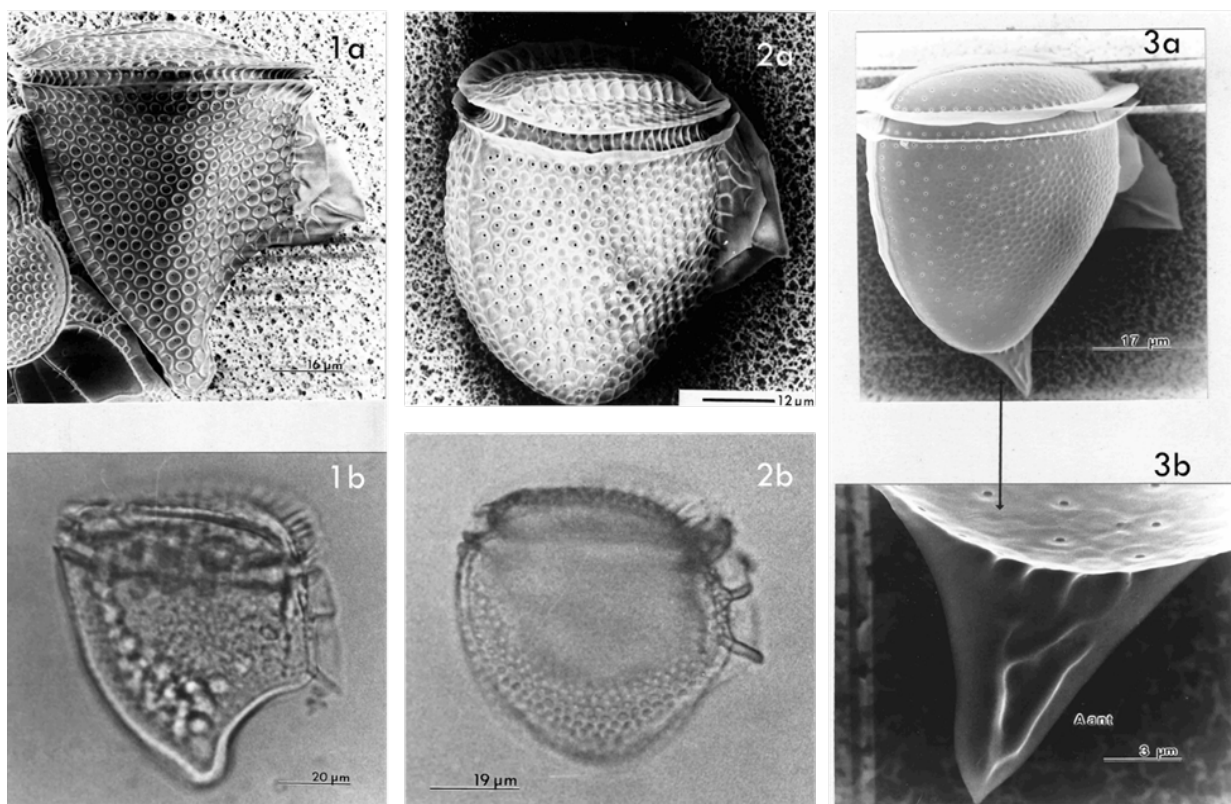


Fig. 3. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma rapa*. 1a. Vista lateral derecha (MEB). 1b. Aspecto general (ML). 2. *Phalacroma mitra*. 2a. Vista latero-dorsal derecha (MEB). 2b. Aspecto general (ML). 3. *Phalacroma doryphorum*. 3a. Vista latero-dorsal derecha (MEB). 3b. Detalle aleta antapical (MEB).

oriental con una temperatura promedio de 23,9 °C. Ha sido encontrada en aguas tropicales, subtropicales y templadas. En el área de estudio fue poco frecuente; se encontró en dos localidades del Golfo de Cariaco (La Chica y Guacarapo) y en Pta. Araya (25,5 - 27,8 °C).

***Phalacroma mitra* SCHÜTT**

Fig. 3. 2 a-b

*Phalacroma mitra* SCHÜTT, 1895, L.4, fig. 18 (1-4). PAVILLARD, 1916, p. 53, figs. 13 b, 14 a-c. SCHILLER, 1933, p. 90, figs. 82 a-c. WOOD, 1954, p. 189, fig. 26. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 31, 38. GÓMEZ, *et al.* 2011b. p. 396, figs. o-q. OKOLODKOV, 2014, p. 49; L. 6, fig. 4, L. 13, fig. 5.

*Dinophysis mitra* (SCHÜTT) ABÉ, 1967a, p. 63, figs. 18 a-q. TAYLOR, 1976, p. 39, L. 5, fig. 49. FUKUYO, *et al.*, 1981, p. 16, L. 5. fig. 1-4. BALECH, 1988, p. 45, L. 8, fig. 9-11. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 5, 38; 2008, p. 6, 18-19. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 4, L. 35, fig. c.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral el cuerpo presenta forma de cuña, longitud dorso-ventral más ancha a nivel del borde posterior del cingulum. Epiteca de ligeramente sobresaliente a casi plana.

Cingulum excavado, ornamentado. Aletas cingulares radiadas, cortas y dirigidas horizontalmente. Sp de 10 a 12 µm de longitud, ornamentada, apófisis izquierda ligeramente formada, con escasos denticulos incipientes. Apófisis derecha de mediana longitud. La ASI ocupa todo el margen ventral, de borde libre ligeramente convexo a casi recto. Radios equidistantes, R<sub>3</sub> más gruesa y larga. La ASD alcanza R<sub>3</sub>, de borde libre convexo, extremo posterior redondeado. Extremo antapical de la hipoteca romo. Margen postero-ventral homogéneamente cóncavo. Ornamentación de la teca con areolas poligonales, grandes, profundas. L: 58 - 64 µm; H: 55 - 59 µm (n=4).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Esta especie es frecuentemente confundida con *P. rapa* por lo que su separación específica ha resultado dudosa (PAVILLARD 1916; JØRGENSEN 1923). Con el material de este estudio se pudo constatar que existe una cantidad considerable de ejemplares intermedios difícilmente ubicables en una u otra especie. Comparando la morfología de la placa sulcal posterior las diferencias de ambas formas son muy sutiles por lo que no resultan determinantes para separarlas.

BALECH (1988) considera que *P. mitra* puede ser una variedad corta de *P. rapa*. Morfológicamente la distinción entre estas dos especies sería: ejemplares

con la parte posterior de la hipoteca más redondeada y el margen postero ventral homogéneamente cóncavo, correspondería a *P. mitra* y las formas con extremo prolongado bien definido y margen posteroventral abruptamente cóncavo, a *P. rapa*. Esta distinción entre ambas especies es confirmada por análisis moleculares (JENSEN & DAUGBJERG 2009).

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** La especie ha sido registrada para mares tropicales y templados. ABÉ (1967a) y FUKUYO *et al.* (1981) la encuentran en las costas japonesas, TAYLOR (1976) la registra para el océano Índico (Bahía de Bengala, Mar de Andaman y costa este de la India); BALECH (1988) para el Atlántico Suboccidental y DELGADO & FORTUÑO (1991) para el Mar Mediterráneo. En el área de estudio fue rara. Se presentó en Punta Araya y en el Golfo de Cariaco (Turpialito, La Chica y Guacarapo), con un intervalo de temperatura de 25,7 a 29,1°C.

**POTENCIAL TOXIGÉNICO:** Aunque no ha sido relacionada a evento tóxico alguno, el análisis de células seleccionadas de *P. mitra* de Japón detectó 10 pg de DTX1.cél<sup>-1</sup> (REGUERA *et al.* 2014).

***Phalacroma doryphorum* STEIN**

Fig. 3. 3a-b

*Phalacroma doryphorum* STEIN, 1883, p.23, L. 19, figs. 1-4. SCHÜTT, 1895, p. 56, 89. L.4, fig. 19. JØRGENSEN, 1923, p. 16, 17, 34, 47, fig. 17. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 175, fig. 23 (1-5). MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 69. WOOD, 1954, p. 191, figs. 30 a-b. GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA, 2011b. p. 396, fig. x-z.

*Dinophysis doryphora* (STEIN) ABÉ, 1967a, p. 77, fig. 26. BALECH, 1967, p. 82; 1988, p. 55, L. 13, fig. 11-13. TAYLOR, 1976, p. 35, L. 4, figs. 41-42. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 7. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 4, L. 36 d, fig. 4 f.

**DESCRIPCIÓN:** La forma del cuerpo en vista lateral es subovada. Más ancha hacia la parte apical, con aguzamiento posterior de extremo redondeado. Epiteca sobresaliente convexa con ligero aplastamiento. Ancho dorsoventral de la epiteca un poco menor que el ancho máximo del cuerpo. El cingulum sigue el contorno general del cuerpo. La especie se caracteriza por presentar una aleta de forma triangular en posición antapical, sin costilla y dirigida ventralmente. Esta aleta se forma en la placa hipotecal derecha (H<sub>3</sub>); se observa una fuerte reticulación en el centro en forma de V. Aletas cingulares sin costillas, subiguales de mediano desarrollo y dirigidas subhorizontalmente. ASI relativamente corta, R<sub>3</sub> de mayor longitud y dirigida hacia abajo por lo que la

aleta es más ancha posteriormente. Porción retrocostal finaliza hacia la mitad de la longitud total de la hipoteca. La ASD finaliza antes de  $R_3$ . Teca de ornamentación medianamente marcada, con areolas poco profundas de tendencia hexagonal. L: 71,6 - 74,2  $\mu\text{m}$ ; H: 62,2 - 74,0  $\mu\text{m}$ ; E: 55,0 - 67,0  $\mu\text{m}$  (n=6).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Las características de los especímenes observados fueron constantes, a pesar de que otros autores han señalado variabilidad intraespecíficas. Generalmente se refieren a la talla y a la posición y dirección de la aleta antapical (KOFROID & SKOGSBERG 1928; ABÉ 1967a; NORRIS & BERNER 1970; BALECH 1988). Este último autor resalta la formación de dos grupos de talla bien definidos en su material. En los de talla más pequeña, la aleta antapical se ubica en el extremo polar o ligeramente dirigidas hacia el margen ventral y en las de mayor talla se ubica ventralmente. Estructuralmente relacionada con *P. circumsutum*, diferenciándose de esta en la porción retrocostal de la ASI que está completamente separada de la antapical. Además, esta última aleta no tiene una espina central como en *P. circumsutum*.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Ha sido registrada por KOFROID & SKOGSBERG (1928) para el Pacífico Oriental, ampliamente distribuida en aguas tropicales y subtropicales, oceánica. ABÉ (1967a) la registró en la Bahía de Sagami (Japón), NORRIS & BERNER (1970) la observó con frecuencia en el Golfo de México a profundidades de 0 - 112 m. TAYLOR (1976) la registra como una especie común pero no abundante en el Mar Andaman, Bahía de Bengala y Mar Arábigo (Océano Índico) y BALECH (1988) para el Norte de la Corriente de Brasil con un intervalo de temperatura de 15 - 22°C. En el área de estudio fue poco frecuente, se presentó en la costa norte del estado Sucre (Pta. Araya) y en dos localidades del Golfo de Cariaco (La Chica y Guacarapo), con temperatura de 25,5 - 29,1°C.

***Phalacroma oxytoxoides* (KOFROID) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA**

Fig. 4. 1a-d

*Phalacroma oxytoxoides* (KOFROID) GÓMEZ, LÓPEZ-GARCÍA & MOREIRA 2011a, p. 404, fig. 7. p. 398, fig. 4 (n).

*Oxyphysis oxytoxoides* KOFROID, 1926, p. 205, L. 18, figs. 1-4. SCHILLER, 1933, p. 192, figs. 186 c-d. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 474, fig. 14. SOURNIA, 1986, p. 44. BALECH, 1988, p. 201, L. 18, fig. 10-12. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988b, p. 523, L. 1, figs. 6-7. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 39, fig. b, LA BARBERA, 1993, p. 26.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo fusiforme, comprimido lateralmente. Epiteca grande, cónica, alargada y algunas veces se prolonga en una espina apical de la hemiteca derecha. Cingulum alto, excavado y ornamentado, con poros en hileras (distantes entre sí) muy pegadas al margen anterior y posterior. Aletas cingulares estrechas. Hipoteca de aspecto foliar, la hemiteca derecha se prolonga antapicalmente formando una espinita. Borde dorsal y ventral de la hipoteca convexos. Sulcus corto, ubicado casi completamente en la placa hipotecal derecha. Aletas sulcales poco desarrolladas. La ASD bastante pequeña con una expansión aliforme transparente anteriormente. La ASI muy corta y apenas extendida, de borde libre sinuoso.  $R_1$  de aspecto espiniforme. Teca fuertemente areolada. L: 40,4 - 50,0  $\mu\text{m}$ ; H: 19,6 - 22,8  $\mu\text{m}$  (n=8).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Debido a su aspecto, típico de un *Oxytoxum*, se le confunde fácilmente con ejemplares de este género. Sin embargo, su estructura tabular, dilucidada por TAI & SKOGSBERG (1934), es propia de los Dinophysales. Los ejemplares del área de estudio presentaron características constantes. Se observaron ejemplares unidos por la zona megacítica (en pares). En comparación con los ejemplares registrados por BALECH (1988), HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988b) y SCHILLER (1933), en este estudio fueron de menor longitud.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Los primeros hallazgos se hicieron en Alaska y California (BALECH, 1988). HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988b) lo confirma para las costas de California y BALECH (*op. cit.*) para la costa frente a Mar del Plata (Atlántico Sudoccidental). DELGADO & FORTUÑO (1991) la señala para las costas del Mediterráneo y Sournia (1972) la registra para el océano Índico (Madagascar). En la zona de estudio se encontró solo en una localidad de la costa norte del estado Sucre (Pta. Patilla), donde se observaron varios ejemplares. Anteriormente había sido registrada para esta zona y sus alrededores por LA BARBERA (1993). El intervalo de temperatura del área fue de 22,2 a 29,1 °C. También ha sido registrada para el Archipiélago de Los Roques, a 150 Km del litoral central del país (GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* 1994).

***Phalacroma favus* KOFROID & MICHENER**  
Fig. 5. 1a-b

*Phalacroma favus* KOFROID & MICHENER, 1911, p. 289. KOFROID & SKOGSBERG, 1928, p. 146, L. 2, fig. 7, fig. 14. WOOD, 1954, p. 189, fig. 27. GÓMEZ, *et al.* 2011b. p. 396, fig. u-w.

*Dinophysis fava* (KOFOID & MICHENER) ABÉ, 1967a, p. 67, figs. 20a-f. BALECH, 1976b, p. 186. TAYLOR, 1976, p. 36, L. 5, fig. 50-51. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 4, figs. 16-17.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo cuneiforme en vista lateral. Epiteca homogéneamente convexa, de ancho casi igual al de la hipoteca. Aletas cingulares poco desarrolladas, dirigidas horizontalmente, con radios. Cingulum excavado, fuertemente ornamentado. Aletas sulcales de mediano desarrollo; la izquierda recorre todo el margen ventral y su porción retrocostal es decurrente hasta la base de la prolongación caudal. La porción posterior de la hipoteca se contrae abruptamente, tanto en el margen ventral como en el dorsal, formando una extensión caudal de extremo romo. La hipoteca toma así un aspecto mamiliforme característico. En vista ventral o dorsal en forma de cuña, más ancha hacia la parte anterior, agudizándose posteriormente. Ornamentación de la teca de areolas profundas, poligonales, no todas con poros. L: 64,0 - 66,8  $\mu\text{m}$ ; H: 53,6 - 56,5  $\mu\text{m}$  (n=2).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** La variación más notable entre los dos ejemplares estudiados,

se observó en la base de la prolongación caudal. Diversos autores (KOFOID & SKOGSBERG 1928; ABÉ 1967a; TAYLOR 1976) han señalado que esta es una de las variaciones más comunes en la especie debido a los diferentes grados de desarrollo de la constricción. La especie con la que está más relacionada estructuralmente es *P. rapa*. Difieren en la porción retrocostal de la ASI y la apariencia mamiliforme de la porción posterior de la hipoteca.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** La especie ha sido registrada para las zonas tropicales y subtropicales de los tres océanos mayores. KOFOID & SKOGSBERG (1928) la consideraron oceánica y de aguas cálidas. Temperatura promedio 27,0 °C. En las muestras estudiadas se encontraron solo dos ejemplares en una localidad del Golfo de Cariaco (Guacarapo), a una temperatura de 26,8 °C.

### *Phalacroma porodictyum* STEIN

Fig. 5. 2a-c

*Phalacroma porodictyum* STEIN, 1883, L. 18, figs. 11-14. SCHÜTT, 1895, p. 93. L. 2, fig. 13 (1-6). JØRGENSEN, 1923, p. 8-10, fig. 6. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 98, figs. 6-7. SCHILLER, 1933, p. 73, fig. 66 a-b. BALECH, 1962, p. 126, L. 16, fig. 214. GÓMEZ, *et al.* 2011b, p. 396, figs. a-i.

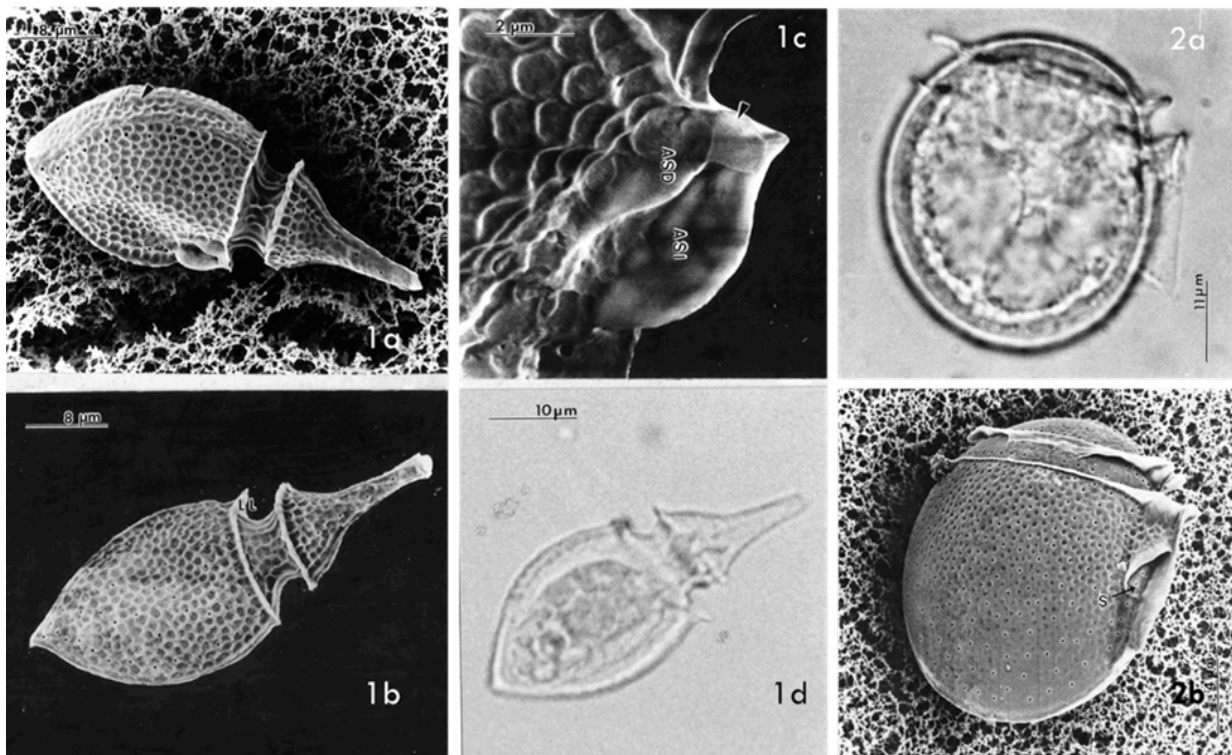


Fig. 4. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma oxytoxoides*. 1a. Vista lateral derecha (MEB). Flecha: zona megacítica. 1b. Vista lateral izquierda (MEB). 1c. Detalle aletas sulcales (MEB). ASD: aleta sulcal derecha, ASI: aleta sulcal izquierda. 1d. Aspecto general (ML). 2. *Phalacroma* sp. 1. 2a. Vista lateral derecho (ML). 2b. latero-ventral derecha (MEB). S: sulcus.

*Dinophysis porodictyum* (STEIN) ABÉ, 1967a, p. 61, non fig. 17a-f. BALECH, 1967, p. 83. TAYLOR, 1976, p.40, L. 4, fig. 45. BALECH, 1988, p. 50, L. 10, fig. 18-20. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1992, p. 106; 2008, p. 6, figs. 21-22.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo oval o subelipsoidal en vista lateral, más ancho hacia el cingulum. El eje longitudinal del cuerpo es perpendicular al cingulum o está desviado postero-ventralmente en un ángulo entre 1°- 20°. La epiteca es homogéneamente convexa en forma de domo o cúpula. La mayor altura se localiza hacia el centro de la epiteca. Las aletas cingulares son subhorizontales y subiguales. La ASD generalmente termina en el punto medio entre  $R_2$  y  $R_3$ . ASI con el borde libre casi recto.  $R_3$  un poco más larga que  $R_2$ , gruesa y con ramificaciones hacia la ornamentación que presenta la aleta. En vista frontal, la teca se observa oval, ancha hacia el cingulum. Ornamentación de areolas pequeñas, fuertes, tupidas, no todas con poros. La Sp larga, más angosta posteriormente. Apósis derecha larga un poco angosta, con el borde medianamente aserrado. L: 72 - 78  $\mu\text{m}$ ; H: 66 - 71  $\mu\text{m}$ ; Alto E: 18,6 - 21,2  $\mu\text{m}$  (n=7).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Esta especie generalmente puede ser confundida con *P. ovum* y *P. operculatum*. Se diferencia de la primera en la talla más pequeña de *P. ovum* y en la longitud y disposición de  $R_3$ , lo cual le confiere a la ASI una forma diferente a la de *P. porodictyum*. La diferencia con *P. operculatum* es por la forma general del cuerpo y por la longitud de  $R_3$ . BALECH (1988) menciona que hay una serie de formas, estructuralmente muy relacionadas, que van desde *P. parvulum* a *P. porodictyum*, con *P. operculatum* y *P. ovum* entre ambas.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** KOFOID & SKOGSBERG (1928) la registran para la corriente de México, Corriente del Perú, área de Panamá, Islas Galápagos y la Corriente Ecuatorial Sur con un intervalo de temperaturas de 19,4 - 29,4 °C. Consideran a la especie oceánica y de amplia distribución en mares tropicales, subtropicales y templados. TAYLOR (1976) la registra para el océano Índico en la región sur-central, BALECH (1988) solo en el área de la Corriente de Brasil (16,9 - 22,7 °C y 35,94 - 36,09 ‰) y HERNÁNDEZ-

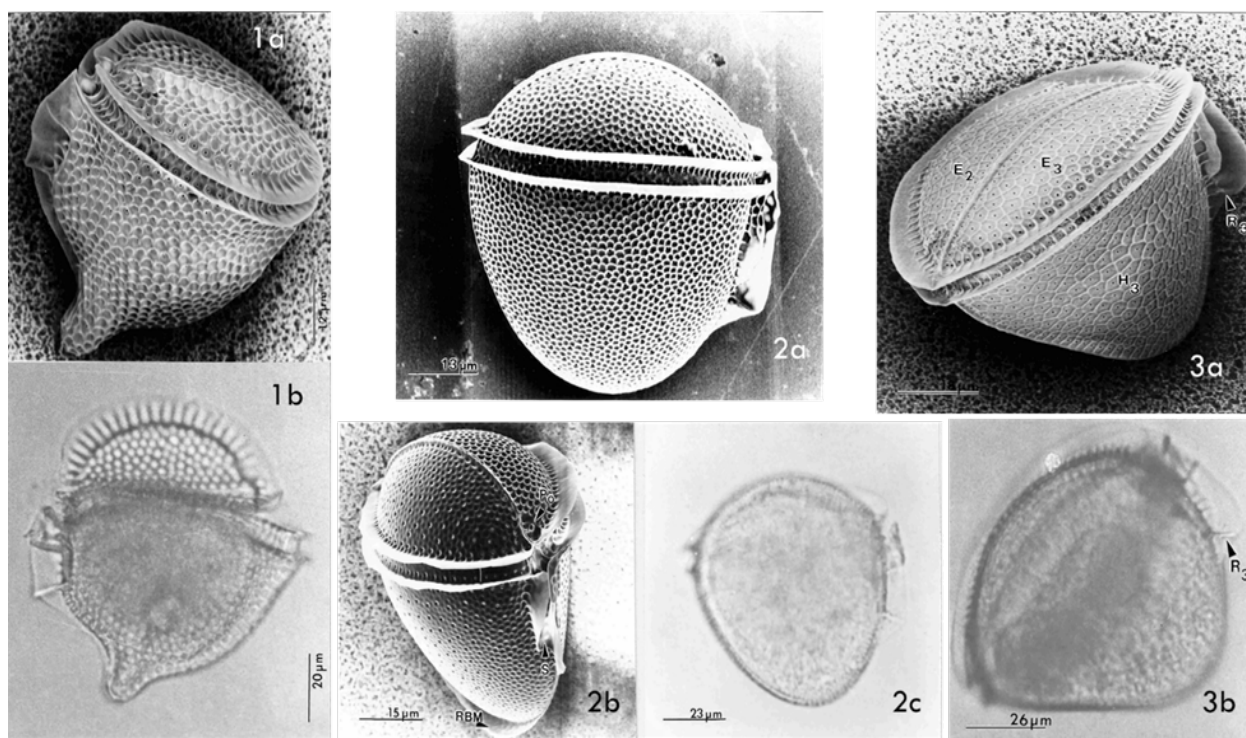


Fig. 5. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma favus*. 1a. Vista lateral izquierda (MEB). 1b. Vista lateral izq. (ML). 2. *Phalacroma porodictyum*. 2a. Vista lateral derecha. 2b. Vista latero-ventral (MEB). RBM: restos banda megacítica. 2c. Aspecto general (ML). 3. *Phalacroma cuneus*, 3a. Vista lateral derecha (MEB).  $E_{2-3}$ : placas epitecales 2-3.  $H_3$ : tercera placa hipotecal y  $R_3$ ; tercera costilla. 3b. Vista general (ML).

BECERRIL (1992) observó un solo ejemplar en muestras del Golfo de California (México). En el área de estudio fue poco frecuente; se observó en Pta. Araya, en la Bahía de Mochima y en dos localidades de la costa Sur del Golfo de Cariaco.

***Phalacroma cuneus* SCHÜTT**

Fig. 5. 3a-b

*Phalacroma cuneus* SCHÜTT, 1895, p. 148, L. 3, fig. 14. JØRGENSEN, 1923, p. 11, fig. 11. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 124, figs. 12-13. SCHILLER, 1933, p. 84, figs. 76 a-d. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 67. MARGALEF, 1965, p. 65. HALIM, 1967, p. 749, L. 7, fig. 137. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 59, L.35, fig.122. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 29, 31-33, figs. 18, 23 A-B. OKOLODKOV, 2014, p. 45, L. 5, fig. 8; L. 12, fig. 9.

*Dinophysis cuneus* (SCHÜTT) ABÉ, 1967a, p. 68, fig. 21 a-h. BALECH, 1967, p. 82. TAYLOR, 1976, p. 35, L. 5, fig. 46-47. BALECH, 1988, p. 51, L. 11, figs. 4-6. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 4, L. 37, figs. c-d. LA BARBERA, 1993, p. 28, figs. A-B. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 3, fig. 8.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral y en vista dorsal, el cuerpo tiene forma de cuña. Su mayor anchura se mide a nivel del cingulum. Epiteca algo sobresaliente, de ligeramente convexa a casi plana. El ancho de la hipoteca va disminuyendo hacia el extremo antapical, el cual es romo. Aletas cingulares de mediano desarrollo, subhorizontales con radios de base fuerte. ASD ornamentada, su longitud alcanza hasta la base de  $R_3$ . ASI se prolonga hasta la mitad de la longitud de la hipoteca. Borde libre de regularmente convexo a casi plano, oblicuo de extremo lobulado.  $R_2$  más cerca de  $R_1$  que de  $R_3$ . Célula de apariencia oscura, grande, normalmente en posición lateral oblicua o antapical. Ornamentación de la teca de areolas poco profundas y poligonales con un poro central cada una. L: 78,6 - 86,2  $\mu\text{m}$ ; H: 84,3 - 87,6  $\mu\text{m}$  (n=4).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Es una especie de características bastante constantes. Aunque algunas veces pueden observarse variaciones en la talla, en la proporción L/H y ligeras modificaciones en las formas de las aletas sulcales. Las especies estructuralmente relacionadas son: *P. striatum* y *P. giganteum*. Se diferencia de la primera por la epiteca más sobresaliente en *P. striatum* y las aletas sulcales más amplias y de mayor longitud. De la segunda, por la talla mucho mayor en *P. giganteum* (L: 148 y H: 173  $\mu\text{m}$ ) y por tener una epiteca más sobresaliente y cónica.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Especie común de aguas cálidas. Ampliamente distribuida en aguas

tropicales, subtropicales y templadas del Pacífico, Atlántico e Índico (KOFOID & SKOGSBERG, 1928). En el área de estudio ha sido registrada por MARGALEF (1965) y HALIM (1967), quien la catalogó como una especie común de la Fosa de Cariaco, también la encontró en la Bahía de Mochima. LA BARBERA (1993) la registra para la costa norte del Estado Sucre. En este estudio se encontró en La Chica (Golfo de Cariaco) y en Araya con temperaturas de 25,5 - 28,5 °C.

***Phalacroma operculoides* SCHÜTT**

Fig. 6. 1a-b

*Phalacroma operculoides* SCHÜTT, 1895, L. 2, figs. 11(1-3) non 2. SCHILLER, 1933, p.65, figs. 58 a-b. BALECH, 1962, p. 128, L. 17, figs. 229-237.

*Dinophysis operculoides* (SCHÜTT) BALECH, 1967, p. 83; 1988, p. 49, L. 10, figs. 11-15.

**DESCRIPCIÓN:** Forma del cuerpo ovoide. Puede variar de algo más aguda a más redondeada, antapicalmente. Epiteca regularmente convexa, sobresaliente. El cingulum sigue el contorno general del cuerpo. Aletas cingulares de mediano desarrollo y costillas ligeramente marcadas. ASI extendida algo más de la mitad de la longitud total de la hipoteca; la porción anterior cóncava, porción posterior más ancha, borde libre oblicuo.  $R_2$  está fuertemente doblada hacia el lado izquierdo y hacia arriba. ASD se extiende más allá de  $R_3$ , de borde libre cóncavo anteriormente, convexo y redondeado posteriormente. La Sp larga, con apófisis izquierda pequeña no muy ancha de borde poco aserrado. Ornamentación de areolas pequeñas bien marcadas en células maduras. L: 49,6 - 58,4  $\mu\text{m}$ ; E: 33,7 - 34,2  $\mu\text{m}$ ; H: 43,2 - 49,9  $\mu\text{m}$ ; Alto E:10 - 11  $\mu\text{m}$  (n=14).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Los ejemplares presentaron variaciones en la forma del cuerpo, siendo redondeada antapicalmente o algo acuminada. Esta última forma le imprime a la teca una apariencia ovoidal, lo cual la hace semejante a *P. parvulum*, con la que está muy relacionada estructuralmente. Se distingue de esta por su tamaño, ligeramente mayor y por el largo de la ASD y el doblez de la porción anterior de ambas aletas sulcales. La Sp de *P. operculoides* es más grande y más larga.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** BALECH (1962) registra la especie para el Pacífico nororiental (11,5 - 17,8 °C y 33,9 - 34,8 ‰). En el área de estudio fue poco frecuente; se encontró en la Bahía de Mochima, en una localidad de la costa norte del estado Sucre (Pta. Patilla)

y en el Golfo de Cariaco en las ensenadas de Turpialito y La Chica (24,5 - 26,3 °C).

***Phalacroma equalanti* (BALECH) OKOLODKOV**

Fig. 6. 2a-c

*Phalacroma equalanti* (BALECH) OKOLODKOV 2014. p. 49. L. 6, Fig. 5; L. 9, Figs. 2-4; L. 13, Fig. 6.

*Dinophysis equalanti* BALECH, 1971b, p. 9, L. IV, figs. 51-63.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral de forma elipsoidal ancha. Borde dorsal convexo, con tendencia a ser más agudo antapicalmente, pero de extremo redondeado. Borde ventral de ligeramente convexo a casi rectilíneo. Epiteca convexa sobresaliente. Aletas cingulares lisas, de mediano desarrollo. ASI de longitud media.  $R_2$  más cerca de  $R_3$  que de  $R_1$ .  $R_3$  algo más larga que las anteriores. La ASD sobrepasa a  $R_3$ , ancha, de extremo posterior redondeado. La Sp muy ancha anteriormente. La apófisis izquierda se extiende hasta la mitad de la longitud total de la placa, con borde de ligeramente irregular a dentado. La teca presenta areolas redondeadas, profundas y fuertes que le dan un aspecto oscuro. L: 30 - 46  $\mu\text{m}$ ; H: 32 - 39  $\mu\text{m}$ ; Alto E: 9 - 10  $\mu\text{m}$  (n=5).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Descrita por primera vez por BALECH (1971b). Presenta un

aspecto general muy similar a *Dinophysis scrobiculata* Balech (1988) pero *P. equalanti* se diferencia por su forma ovoidal (OKOLODKOV 2014). Coinciden en la distancia cercana entre  $R_2$  y  $R_3$  más que de  $R_1$  y en el aspecto oscuro de la teca. La morfología de la placa Sp de ambos especímenes fue muy similar. La longitud total de *P. equalanti* ligeramente menor que *D. scrobiculata* y muy similar a los ejemplares del Golfo de México (OKOLODKOV 2014).

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** La especie ha sido registrada para el Golfo de México y zonas adyacentes del Mar Caribe (BALECH 1971b; OKOLODKOV 2014). En el área de estudio se presentó con relativa frecuencia en las localidades de Bahía de Mochima (La Gabarra), Pta. Araya y en el Golfo de Cariaco (Turpialito, La Chica y Guacarapo) a temperaturas de 23,5 - 29,1 °C.

***Phalacroma laevis* (CLAPARÈDE & LACHMANN) DÍAZ-RAMOS**

Fig. 6. 3a-c

*Phalacroma laevis* (CLAPARÈDE & LACHMANN) DÍAZ-RAMOS, 2000, p. 905.

*Dinophysis laevis* CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859, p. 409, L. 20, fig. 13. BALECH, 1971a, p. 70, L. 9, figs. 134-143; 1988, p. 48, L. 9, figs. 22-24.

*Phalacroma rotundatum* (CLAPARÈDE & LACHMANN) KOFOID &

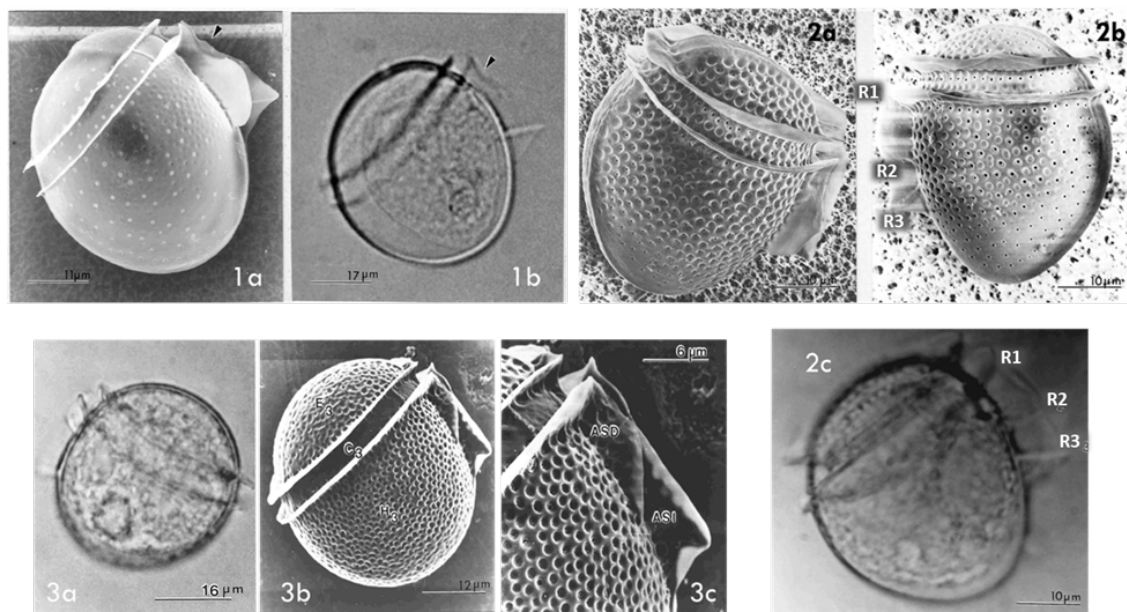


Fig. 6. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Phalacroma operculoides*. 1a. Visla lateral derecha. Flecha: constricción y doblez de la porción anterior de las aletas sulcales (MEB). 1b. *Idem* (ML). 2. *Phalacroma equalanti*. 2a y b. Vista lateral derecha e izquierda, respectivamente (MEB). 2c. Aspecto general (ML).  $R_2$  y  $R_3$ : segundo y tercer radio de la ASI. 3. *Phalacroma laevis*. 3a. Vista lateral izquierda (ML). 3b. Vista lateral derecha (MEB).  $C_3$ : tercera placa cingular. 3c. Detalle aletas sulcales (MEB). ASD: aleta sulcal derecha. ASI: aleta sulcal izquierda.

MICHENER var. *laevis* (CLAPARÈDE & LACHMANN), JØRGENSEN, 1899, p.31; 1923, p.5. SCHILLER, 1933, p. 67, fig. 60 e.

*Phalacroma rotundatum* STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 59, fig. 124.

**DESCRIPCIÓN:** De forma subcircular (más larga que ancha) en vista lateral. Epiteca alta, ampliamente convexa. El cingulum sigue el contorno general de la teca. Aletas cingulares poco desarrolladas, lisas, subhorizontales. ASD ornamentada, de borde libre algo sinuoso y termina entre  $R_2$  y  $R_3$  en forma triangular. La ASI se extiende hasta  $\frac{3}{4}$  partes de la longitud de la hipoteca, de ancho uniforme con borde libre de casi recto.  $R_3$  generalmente dirigida hacia abajo. En vista frontal de forma oval ancha. Ornamentación de la teca con areolas pequeñas, redondeadas, profundas, no todas con poros. L: 40 - 46,7  $\mu\text{m}$ ; H: 36 - 41  $\mu\text{m}$ ; E: 28 - 30  $\mu\text{m}$ ; Alto E: 10,9 - 13,5  $\mu\text{m}$  (n=7).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** La ASI presenta variaciones. Normalmente es bastante angosta, la longitud de los radios es aproximadamente igual, por lo que la aleta presenta un ancho uniforme. Sin embargo, BALECH (1988) señala que sus ejemplares la tienen más corta a nivel de  $R_3$ , mientras otros autores la representan un poco más ancha. Es una especie frecuentemente confundida con *Phalacroma rotundatum*; considerada por algunos autores como una variedad de ésta. Se diferencia de *P. rotundatum* por la altura de la epiteca y la orientación subhorizontal de las aletas cingulares. También en la longitud de la ASD que es más corta (entre  $R_1$  y  $R_2$ ). Probablemente la especie señalada por Steidinger & Williams (1970) como *Phalacroma rotundatum* sea *P. laevis* ya que presenta una epiteca bastante alta. Los ejemplares encontrados en el área de estudio presentaron características constantes. La Sp muestra algunas diferencias con las representadas por BALECH (*op. cit.*). La apófisis izquierda es menos ancha y aparentemente ambas apófisis son más cortas.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Esta especie ha sido poco registrada. BALECH (1988) la señala para el Atlántico Sudoccidental desde los 40° 43' S hasta casi la Antártida (2,44 - 12,42 °C y 33,84 - 34,93 ‰). En el área de estudio fue poco frecuente, se presentó en las ensenadas de La Chica (Golfo de Cariaco) y Turpialito (25,3 - 27,8 °C).

*Phalacroma* sp. 1

Fig. 4. 2a-b

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral la forma del cuerpo es subcircular, con el margen dorsal más convexo que el

ventral, el cual es ligeramente recto. La mayor longitud dorso-ventral del cuerpo se mide hacia la mitad de la hipoteca. La epiteca sobresale del borde libre de la aleta cingular anterior, de altura media y en forma de cúpula. La ACA más desarrollada que la posterior, lisa, con dirección vertical en su lado ventral y subhorizontal dorsalmente semejando a una visera. ASI larga y angosta con borde libre casi recto.  $R_2$  muy cerca de  $R_1$ .  $R_3$  de longitud similar a las anteriores, puede presentar algunas ramificaciones anteriormente que forman parte de la ornamentación. La ASD corta, termina entre  $R_2$  y  $R_3$ . Su borde posterior es oblicuo. Normalmente esta aleta es ornamentada y está fuertemente plegada hacia el sulcus. La Sp presenta la forma típica, no muy larga, con apófisis izquierda más bien pequeña, con denticulos poco formados y bastante alta. La apófisis derecha pequeña y corta. Ornamentación de areolas apretadas, poco profundas, de menos marcadas a casi lisa hacia el margen posterior. Poros dispersos. L: 41 - 47  $\mu\text{m}$ ; H: 37 - 42,8  $\mu\text{m}$ ; Alto E: 7,3 - 10,4  $\mu\text{m}$  (n=7).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Los ejemplares encontrados presentaron características constantes entre sí. Está estructuralmente muy relacionada con *P. rotundatum*, se diferencia principalmente por el largo de la ASD (más corta), por el ancho de la ASI y por la altura de la epiteca (más alta en *Phalacroma* sp. 1). La Sp similar a la de *P. rotundatum*, pero más corta. En cuanto a la forma general de la teca son muy parecidas, coincidiendo, casi perfectamente con las formas más anchas de *P. rotundatum* representadas por BALECH (1988). Otra especie con la que está relacionada estructuralmente es con *P. laevis*. Se diferencian por la talla y altura de la epiteca. A pesar de que las ASD de ambas especies presentan igual longitud son de morfologías diferentes.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** En el área de estudio la especie fue rara, se presentó en la ensenada La Chica (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,0 °C.

Familia Dinophysiaceae (BERGH) STEIN 1883

Género *Ornithocercus* STEIN 1883

Especie tipo: *Ornithocercus magnificus* STEIN

*Ornithocercus magnificus* STEIN

Fig. 7. 1a-b

*Ornithocercus magnificus* STEIN, 1883, *in partim*, L. 23, figs. 1-2. SCHÜTT, 1895, p. 112, 136, L. 4, fig. 21(9), L. 5, figs. 21(1, 3-8). SCHRÖDER, 1906, p. 321-323. JØRGENSEN, 1923, p. 35-37, fig. 48.

KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 529, L. 16, figs. 3, 79-80. SCHILLER, 1933, p. 198, figs. 190 a-b. MASSUTI & MARGALEF, 1950, fig. 70. WOOD, 1954, p. 203, fig. 60 a-b, ABÉ, 1967b, p. 88, fig. 32. HALIM, 1967, p. 731. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 54, L. 25, fig. 79 a-b. TAYLOR, 1976, p. 49, L. 7, figs. 67-69. BALECH, 1988, p. 61, L. 14, figs. 7-8. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 32, fig. d. LA BARBERA, 1993, p. 29. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 9, fig. 28. OKOLODKOV, 2014, p. 40, L. 5, figs. 1-3; L. 8, figs. 1-2.

*Histioneis magnifica* MURRAY & WHITTING, 1899, *in partim*, p. 332-333, tab. 1-9.

*Ornithocercus minor* JÖRGENSEN, 1923, p. 35.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo de forma redondeada, casi isodiamétrico (generalmente más ancho que largo). Epiteca pequeña, plana o algo convexa. Cingulum bastante ancho dorsalmente con el margen, de este lado, ligeramente cóncavo. ACA con radios simples, algunos pueden ramificarse en dos desde, aproximadamente, la mitad de la altura de la aleta. Hacia el margen distal se observan varios radios cortos. ACP de radios simples, esta aleta se continua por el borde ventral para formar la ASD que generalmente está ornamentada. La ASI se extiende hasta el lado dorsal del cuerpo a cierta distancia de la

ACP. Se caracteriza por tener tres lóbulos posteriores (posterodorsal, antapical y posteroventral). Entre estos lóbulos el margen distal es cóncavo. De la hemiteca derecha (donde se forma la segunda mitad de la ASI) parten varios radios principales (entre 5 y 7, normalmente 6) que se unen en su extremo distal por un refuerzo submarginal. De estos radios parten otros más pequeños (secundarios) perpendicularmente; en algunos ejemplares pueden ser más abundantes y ramificados que en otros. Ornamentación de areolas generalmente hexagonales, profundas. L: 39,6 - 45,0  $\mu\text{m}$ ; H: 39,2 - 48,0  $\mu\text{m}$  (n=6).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Las variaciones más comunes que presenta la especie son: longitud del cuerpo y longitud total, forma y estructura de la ASI, también en el número y desarrollo de los radios (principales y secundarios) de esta aleta. La especie está estructuralmente relacionada con *O. thumii*. Se diferencia de esta por su tamaño más pequeño y por la estructura de la ASI. Esta aleta presenta en *O. thumii*, la porción anterior más ancha y con el radio de fisión en posición más horizontal que en *O. magnificus*. Los radios en *O. thumii* son de menor longitud que en *O. magnificus*. La ASD también es más amplia y más larga.

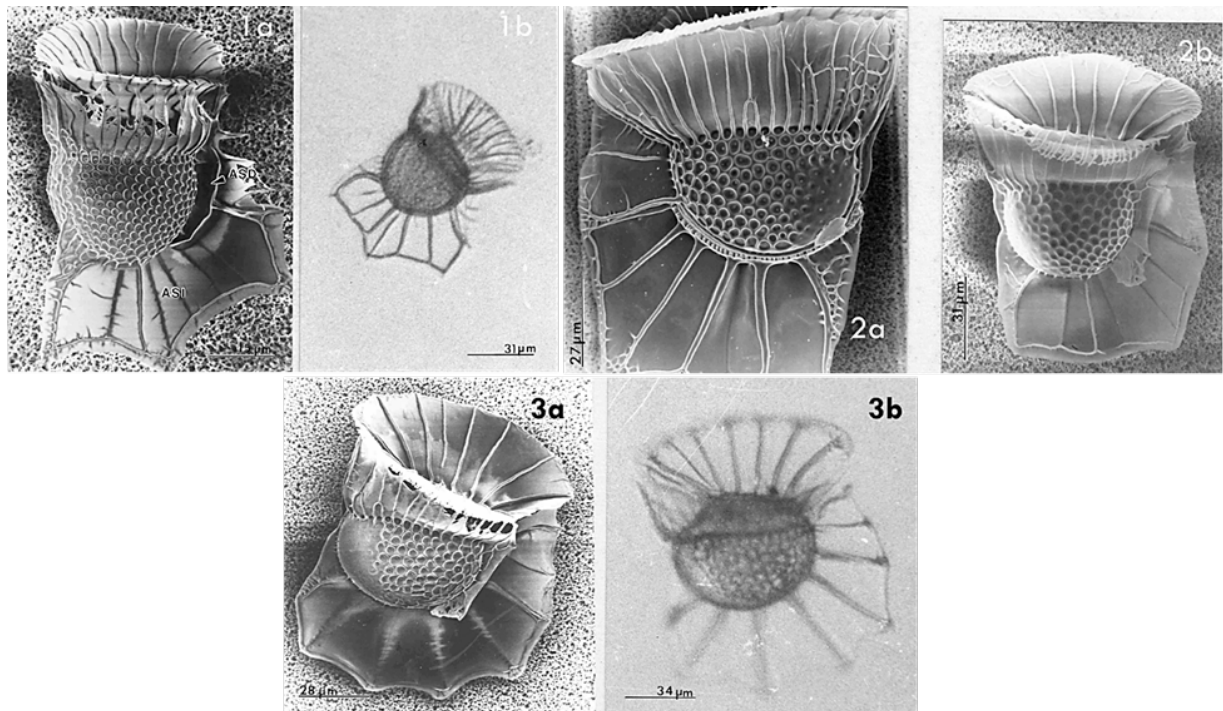


Fig. 7. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Ornithocercus magnificus*. 1a y b. Vista lateral derecha (MEB y ML). 2. *Ornithocercus quadratus*. 2a y b. Vista lateral izquierda y derecha, respectivamente (MEB). 3. *Ornithocercus steinii*. 3a y b. Vista lateral derecha (MEB y ML).

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: KOFOID & SKOGSBERG (1928) la registran como una de las especies más comunes del género y que puede presentarse en grandes cantidades causando cambios de color en el agua. Especie oceánica de amplia distribución en aguas tropicales, subtropicales y templadas. En el área de estudio fue registrada por HALIM (1967) y LA BARBERA (1993). En este estudio fue poco frecuente; se presentó en La Chica y Guacarapo (Golfo de Cariaco) y en Pta. Araya (25,5 - 29,1 °C).

***Ornithocercus steinii* SCHÜTT**

Fig. 7. 3a-b

*Ornithocercus steinii* SCHÜTT, 1900, *in partim*, figs. 5-6, KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 551, L. 16, figs. 1 y 83-84. SCHILLER, 1933, p. 202, fig. 192 a-f. ABÉ, 1967b, p. 94, figs. 35 a-c. HALIM, 1967, p.731, L. 5, fig. 65. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 54, L. 25, fig. 80. BALECH, 1988, p. 61, L. 15, fig. 1. LA BARBERA, 1993, p. 29. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 9, figs. 36-37. OKOLODKOV, 2014, p. 42, L. 5, fig. 6; L. 8, figs. 3-4; L. 12, fig. 7.

*Ornithocercus serratus* KOFOID, 1907a, p. 206, L. 15, fig. 93.

*Ornithocercus magnificus* STEIN, 1883, *in partim*, L. 23, fig. 3.

DESCRIPCIÓN: La forma del cuerpo es subcircular, epiteca plana oblicua. Cingulum asimétrico, más ancho dorsalmente con el borde, de este lado, cóncavo. Aletas cingulares muy desarrolladas, con numerosos radios; ACA con refuerzos marginales. ASI ampliamente desarrollada, con radios de longitud similar que forman cuatro lóbulos, ligeramente marcados. De estos radios principales, se desprenden unos pocos más cortos en sentido horizontal; un refuerzo submarginal que une los radios principales, se presenta débilmente. La ASD menos desarrollada, formada por una membrana única con numerosos refuerzos basales débiles; se extiende hasta el cuarto radio, aproximadamente, de la ASI. La ornamentación de la teca es fuerte con areolas grandes y un poro central en cada una. L: 58,0 - 63,5 µm; H: 67,5 - 71,6 µm (n=4).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Pueden presentar algunas variaciones en la forma y estructura de la ASI (KOFOID & SKOGSBERG, 1928). El margen de ésta aleta puede estar de ligeramente a muy reforzado; algunos ejemplares no lo presentan (BALECH, 1988). La especie está muy relacionada estructuralmente con *O. magnificus* y *O. thumii*. Se diferencia de la primera por la talla y la estructura de la ASI (4 lóbulos), y de la segunda por la longitud de las costillas, ya que *O. thumii* presenta 3 costillas principales más cortas que forman solo 2 lóbulos.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN: Con amplia distribución en aguas tropicales, subtropicales y templadas. HALIM (1967) la registra para las aguas costeras venezolanas, en la Fosa de Cariaco y en la Bahía de Mochima y LA BARBERA (1993) para el Golfo de Cariaco. En este estudio fue poco frecuente. Se presentó en Pta. Araya, La Chica y Guacarapo (25,5 y 29,1 °C).

***Ornithocercus quadratus* SCHÜTT**

Fig. 7. 2a-b

*Ornithocercus quadratus* SCHÜTT, 1900, p. 5, 10, 17, 26, figs. 1-4, 12-1. SCHRÖDER, 1911, p. 12. KOFOID, 1907a, p. 206. JÖRGENSEN, 1923, p. 37, fig. 50. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 561, figs. 85(5)-88, L. 17, figs. 2, 8. SCHILLER, 1933, p. 204, figs. 194 a-f, 195 a-d. WOOD, 1954, p. 209, figs. 63 a-c. ABÉ, 1967b, p. 89, figs. 33 a-b. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 54, L. 44, fig. 164. TAYLOR, 1976, p. 50, L. 8, figs. 77-82, L. 42, figs. 499-501. BALECH, 1988, p. 60, L. 14, fig. 10. OKOLODKOV, 2014, p. 38, L. 4, fig. 9; L. 12, fig. 3.

*Histioneis magnifica* SCHRÖDER, 1900, p. 20, L. 1, fig. 15.

*Histioneis quadrata* LEMMERMANN, 1901, p. 376; 1905, p. 37.

*Ornithocercus assimilis* JÖRGENSEN, 1923, p. 37, fig. 51.

DESCRIPCIÓN: Cuerpo casi isodiamétrico (algo más ancho que alto). Epiteca plana, oblicua hacia la región ventral. Cingulum más ancho en su margen dorsal, cóncavo. Las aletas cingulares con fuertes radios; la posterior con radios simples (en algunos ejemplares ramificados hacia la región basal) y la anterior más desarrollada con radios bifurcados hacia el extremo distal. Lo más característico de esta especie es la forma casi cuadrada que toma la membrana de la ASI. Esta aleta es de borde posterior amplio, no demarca lóbulos, como en *O. magnificus* o en *O. steinii*. Las costillas están unidas en su extremo distal, por un margen que sigue el contorno rectilíneo de la aleta. La ASD pequeña, formada por una membrana única, con algunos radios muy débiles ramificados. Borde libre cóncavo y extremo posterior lobulado. Ornamentación de reticulación fuerte, con tendencia hexagonal. L: 64 - 66 µm; H: 73 - 77 µm (n=3).

VARIACIONES Y COMPARACIONES: Diferentes autores han coincidido en señalar variaciones en el tamaño de los ejemplares, en el número de radios de las aletas, en la ornamentación de la ASI y en la amplitud relativa de su borde posterior el cual puede variar de su forma recta a marcadamente cóncavo (KOFOID & SKOGSBERG 1928; SCHILLER 1933; BALECH 1988). Sin embargo, en los pocos ejemplares colectados en este estudio no se observaron tales variaciones.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Ha sido catalogada por KOFOID & SKOGSBERG (*op. cit.*) como una especie oceánica, ampliamente distribuida en mares tropicales, subtropicales y templados. Común en el Pacífico oriental a temperaturas promedio de 25°C. Rara en la Corriente del Perú. BALECH (1988) en el Atlántico Sudoccidental, la encontró solo en la Corriente de Brasil a una temperatura mínima de 15,04 °C. TAYLOR (1976) la consideró como uno de los dinoflagelados más comunes encontrados en el Océano Índico. En el área de estudio fue poco frecuente. Se presentó en Guacarapo y La Chica (Golfo de Cariaco) y en Pta. Araya (25,7 - 26,8°C).

Género *Histioneis* STEIN 1883

Especie tipo: *Histioneis remora* STEIN

***Histioneis isseli*** FORTI

Fig. 8. 1a-b

*Histioneis isseli* FORTI, 1932, p. 539, fig. 1. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988b, p. 521, L. 2, figs. 9-10. OKOLODKOV, 2014, p. 36, L. 4, fig. 5; L. 7, fig. 4; L. 11, fig. 13.

**DESCRIPCIÓN:** La forma del cuerpo es redondeada, casi isodiamétrica. Epiteca pequeña desplazada ventralmente. ACA en forma de embudo, con el cuello bastante corto, sus membranas con radios sencillos, algunas veces ramificados en la base. La ACP que forma la cámara, de borde dorsal convexo y el ventral casi recto. Orla angosta y lisa. La ASI es larga, se extiende hasta el borde antapical (radio posterior principal alineado con el cuello de la ACA). La porción anterior de esta aleta es angosta y lisa y la posterior de forma subtriangular. Desde el extremo del radio antapical parten varias ramificaciones horizontales paralelas. El borde libre de recto a ligeramente cóncavo. La ASD es pequeña de borde libre convexo, su longitud alcanza hasta la base del radio de fisión. Ornamentación de la teca de areolas grandes y profundas, poligonales, no todas con poros. L.t.: 72,4 - 84,4 µm; L: 26,4 - 29,2 µm; A.C.: 20,4 - 29,2 µm (n=4).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** En los ejemplares estudiados se observaron ligeras diferencias en la L.t. y en el tipo de ramificación de los radios principales de la ASI. *H. isseli* está muy relacionada con *H. carinata* y con *H. elongata*. Tiene características intermedias entre estas dos especies, en relación con el desarrollo de la ASI. RAMPI (1947) señala diferencias en el radio principal posterior curvado y mayor L.t. en *H. subcarinata*. Sin embargo, HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988b) expresa su duda de si *H. subcarinata*

es sinónimo de *H. isseli*. Según las representaciones de BALECH (1971) esto parece bastante probable e incluso manifiesta su duda sobre la diferenciación a nivel de especie de *H. subcarinata*.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Es una especie poco registrada, especialmente en trabajos recientes. HERNÁNDEZ-BECERRIL (*op. cit.*) identificó, en muestras del Pacífico mexicano, solo dos organismos. Rara en el área de estudio; se presentó en La Chica (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,0 °C.

***Histioneis schilleri*** BÖHM

Fig. 8. 2a-b

*Histioneis schilleri* BÖHM, 1931, p. 499, figs. 5-6. SCHILLER, 1933, p. 244, figs. 238 a-b. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 427, fig. 13; 2008, p. 9, fig. 62.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral el cuerpo tiene forma de canoa, ligeramente más alto dorsalmente. Epiteca muy reducida. Cingulum plano y más ancho dorsalmente. Aletas cingulares y sulcales muy desarrolladas, finamente reticuladas con zonas hialinas. ACA infundibuliforme de extremo abocinado, reticulado, ligeramente inclinada hacia la región dorsal. La ACP es más ancha con el travesaño ligeramente convexo, casi horizontal, que delimita la cámara feosomática más angosta que el cuerpo e inclinada ventralmente. La orla alta y reticulada. La ASI se extiende posteriormente en forma triangular, muy reticulada. Del borde posterior de la hipoteca parte una porción de la membrana de esta aleta, también reticulada, que se extiende lateralmente formando una estructura que otros autores han llamado «lazo» (KOFOID & SKOGSBERG 1928; BALECH 1988). Teca casi lisa con poros alineados delimitando las placas cingulares e hipotécales. L.t.: 64,4-87,6 µm; L: 12,6-15,0 µm; L aleta cingular anterior: 23,2-36,4 µm (n=3).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** La especie está muy relacionada estructuralmente con *H. mitchellana* y *H. cymbalaria*. Se diferencia de la primera por las proyecciones angulares de su ASI en lugar de más redondeadas como en *H. mitchellana* y que esta tiene el extremo distal de la ACA más abocinado. También por su L.t. más pequeña. De la segunda se diferencia en la altura de la orla (más pequeña en *H. cymbalaria*), los márgenes de la ASI no angulares y por ser de mayor tamaño (48 - 55 µm).

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Esta especie ha sido poco registrada. SCHILLER (1933) la señala para el

océano Índico. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a) la registra para el Golfo de California. En el área de estudio fue rara; se encontró solo en La Chica, Golfo de Cariaco (26,0 °C).

*Dinophysis* grupo Hastata

*Dinophysis hastata* STEIN

Fig. 8. 3a-b

*Dinophysis hastata* STEIN, 1883, L. 19, fig. 12. KOFOID & SKOSGERG, 1928, p. 261, fig. 32 1-17. SCHILLER, 1933, p. 138, figs. 131 a-n. ABÉ, 1967a, p. 76, fig. 25. MARGALEF, 1969, fig. 3 c. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 49, L. 17, fig. 48. TAYLOR, 1976, p. 37, L. 5, figs. 52-55. FUKUYO *et al.*, 1981, p. 17, L. 5, figs. 5-6. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 6, fig. 15. OKOLODKOV, 2014, p. 21, L. 2, figs. 2-3; L. 10, fig. 10.

*Phalacroma hastatum* SCHILLER, 1911, p. 42; 1912, p. 27. SCHÖDER, 1911, p. 17, 25, 37.

DESCRIPCIÓN: En vista lateral, asimétricamente oval muy ancha, con tendencia a pentagonal. Margen antapical de redondeado a algo aguzado. Epiteca bastante baja y recta, apenas sobresale de la base de la estructura crónica truncada que forma la aleta cingular anterior, las cuales son marcadamente radiadas. La ACP poco desarrollada. Relación L/H entre 1,05 y 1,12. El eje longitudinal está desviado entre 0°- 6° ventralmente. ASI ampliamente extendida, ornamentada y más ancha posteriormente. R<sub>3</sub> dirigida hacia abajo, gruesa y mucho más larga que R<sub>1</sub> y R<sub>2</sub> las cuales son de igual longitud

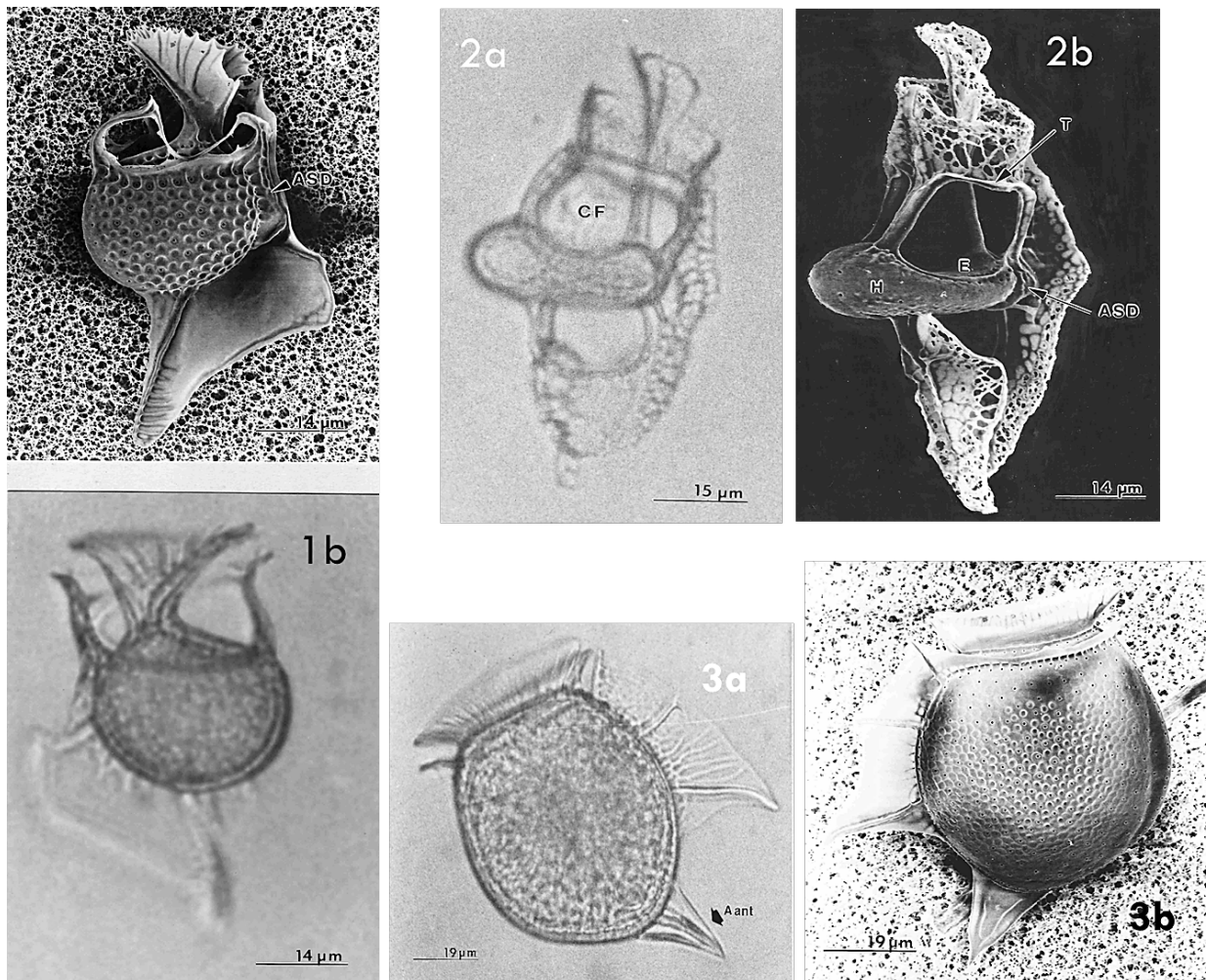


Fig. 8. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Histioneis isseli*. 1a. Vista lateral derecha (MEB). ASD: aleta sulcal derecha. 1b. Vista lateral izquierda (ML). 2. *Histioneis schilleri*. 2a y b. Vista lateral derecha. (ML y MEB). CF: cámara feosomática. H: hipoteca. E: epiteca. T: travesaño. 3. *Dinophysis hastata*. 3a. Vista lateral derecha (ML). A ant: aleta antapical. 3b. Vista lateral izquierda (MEB).

aproximadamente. La ASD, transparente, su longitud alcanza un poco más allá de  $R_2$ . Antapicalmente se localiza aleta de forma triangular con un refuerzo o radio central, dividido en dos en el extremo proximal, de dirección ventro-antapical. Ornamentación de la teca de poroides medianos. L: 55 y 72  $\mu\text{m}$ ; H: 52 y 64  $\mu\text{m}$  (n=2).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Especie altamente variable. Las variaciones más comúnmente observadas se refieren a la forma y longitud del cuerpo, la estructura de la ASI y la forma, tamaño y posición de la aleta posterior. Se diferencia de las otras especies que poseen una aleta antapical (por ej. *D. schuetti* y *D. swezyi*) por la dirección ventral de dicha aleta y por la forma, pentagonal del cuerpo, mientras las otras son subelípticas o subovadas. En los pocos ejemplares encontrados en el área de estudio se pudo observar diferencias en la longitud del cuerpo, las restantes características resultaron constantes.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** La especie ha sido registrada con relativa frecuencia en mares cálidos, pero también se ha encontrado al norte del Atlántico, en el Mar del Norte y en el Mar de Noruega (KOFROID & SKOGSBERG 1928; ABÉ 1967a). En el Atlántico Sudoccidental BALECH (1988) la registra en medio oceánico (18,4 - 22,7 °C). En el área de estudio fue rara, se presentó en dos localidades: Pta. Araya y Guacarapo (25,7 - 26,8 °C).

Género *Dinophysis* EHRENBERG 1840 *sensu stricto*

Especie tipo: *Dinophysis acuta* EHRENBERG

***Dinophysis acuminata*** CLAPARÈDE & LACHMANN

Fig. 9 a-b

*Dinophysis acuminata* CLAPARÈDE & LACHMANN, 1859. L. 20. fig. 7. JØRGENSEN, 1899, L. 1, figs. 7-9. BALECH, 1944, *in partim* p. 432, figs. 18-20; 1976a, p. 85, figs. 3 a-o y t-v; 1988, p. 39, L. 5, figs. 5-10. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 430, figs. 4 a-t. WOOD, 1954, p. 195, *in partim*, fig. 38 a, ABÉ, 1967a, p. 43, figs. 7 a-y. FUKUYO, *et al.*, 1981, p. 15 L. I, figs. 5-8. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1992, p. 102, figs. 1-6; 2008, p. 3, fig. 2.

*Dinophysis lachmanni* PAULSEN, 1949, p. 46, figs. 14 k-v y 15 (2). SOLUM, 1962, figs. 2(1-16), figs. 5(4-6).

*Dinophysis boehmii* PAULSEN, 1949, p. 45. BALECH, 1971a, pag. 59, figs. 77-84.

*Dinophysis borealis* PAULSEN, 1949, p. 46, figs. 14 A-H y 15(7).

**DESCRIPCIÓN:** Especie de contorno hipotecal muy variable. Elipsoidal en vista lateral, presentándose desde redondeada hasta alargada haciéndose más aguda antapicalmente, pero siempre más ancha que la región apical. Relación L/H variable (1,22-1,48). Epiteca muy reducida, algo inclinada ventralmente. Eje longitudinal

un poco desviado ventralmente. Margen dorsal de regularmente convexo a casi recto. Margen ventral oblicuo, recto hasta el extremo basal posterior de las aletas sulcales, continuando regularmente convexo hasta el extremo antapical. Región antapical redondeada que puede presentar protuberancias. La ACA bien desarrollada formando un cono truncado invertido. ACP menos desarrollada. La ASI desviada hacia la derecha entre  $R_2$  y  $R_3$ .  $R_3$  curvada posteriormente. La ASD de forma triangular, se extiende un poco más allá de  $R_2$ . Ambas aletas sulcales pueden estar ligeramente ornamentadas. En vista frontral sublenticular. La Sp es variable en los ejemplares estudiados. Normalmente corta, con apófisis izquierda más o menos ancha y la derecha de forma triangular delgada. L: 35,6 - 47  $\mu\text{m}$ ; H: 24,4 - 37,7  $\mu\text{m}$  (n=28).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** CLAPARÈDE & LACHMANN (1858 en KOFROID & SKOGSBERG 1928) caracterizaron el ejemplar tipo, proveniente de las costas occidentales de Noruega, especialmente por ser mucho más amplio en la parte posterior que anteriormente y por tener una protuberancia pequeña y triangular en la zona antapical un poco ventral o en el medio del cuerpo. JØRGENSEN (1899) bajo este mismo nombre realiza figuras y una breve descripción de un ejemplar de las costas occidentales de Noruega, pero los ejemplares dibujados por JØRGENSEN difieren bastante del tipo descrito por CLAPARÈDE Y LACHMANN ya que poseen un ancho uniforme o son más angostos posteriormente, con algunas protuberancias pequeñas, redondeadas ubicadas en o hacia el medio del margen antapical del cuerpo. En 1912, este mismo autor, concluye que *D. acuminata* es muy variable y que en las costas occidentales de Noruega existe una forma que coincide bastante bien con el espécimen tipo. Los estudios taxonómicos basados en la morfometría realizados desde entonces y hasta la actualidad solo comprueban la alta variabilidad de *D. acuminata* y las especies relacionadas que conforman el “complejo *D. acuminata*” (SOLUM 1962; ABÉ 1967a; BALECH 1971a, 1976a; REHNSTAM-HOLM *et al.* 2002; RAHO *et al.* 2008).

Una de las especies más relacionada morfológicamente a *D. acuminata* es *D. ovum* que tiene una forma regularmente ovoide. LARSEN & MOESTRUP (1989) señalan que *D. acuminata* en la región del Mar del Norte, puede ser confundida con *D. ovum* y *D. punctata*. Según HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) *D. ovum* se distingue por tener una teca de superficie lisa comparada

con la de *D. acuminata* la cual es areolada. Se diferencia de *D. punctata* en que esta es más pequeña (28-36  $\mu\text{m}$ ) y la aleta cingular anterior está sostenida por costillas. En uno de los más recientes intentos para discriminar entre las especies del “complejo *D. acuminata*”, PARK *et al.* (2019) realizan un estudio con ejemplares aislados de las aguas costeras del sur de Corea. A través de análisis filogenéticos utilizando el gen *cox1* (citocromo C oxidasa 1) como marcador y comparaciones morfológicas, no lograron demostrar la distinción entre las especies del complejo. Concluyen que dichas especies, incluyendo *D. ovum*, pueden ser variantes fenotípicas de *D. acuminata* debido a factores intrínsecos como el ciclo de vida, las etapas del ciclo celular, el estado nutricional y a factores extrínsecos como el cambio de condiciones ambientales y la ubicación geográfica.

MAC KENZIE (1992) observó células de *Dinophysis* de diferentes morfotipos (*D. acuta* y *D. cf. acuminata*) en acoplamiento sugiriendo la posibilidad de procesos de reproducción sexual que involucran la fusión de gametos anisógamos. El autor ya señalaba la posibilidad de que se tratara de polimorfismo sexual dentro de una misma especie del género *Dinophysis*. REGUERA *et al.* (2012)

sostienen que distintas especies de *Dinophysis*, en sus diferentes regiones geográficas, pueden exhibir formas intermedias entre grandes especímenes vegetativos y pequeñas células similares a gametos, con diferentes tamaños y formas, que resultan de sus ciclos de vida polimórficos, fases del ciclo celular o bien de sus hábitos alimentarios.

Así como han señalado casi todos los autores que han registrado a *D. acuminata*, los ejemplares de este estudio presentaron gran variabilidad de la teca y en menor proporción en las aletas (Fig. 9).

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Luego de ser descritas de muestras provenientes de las costas occidentales de Noruega, TAI & SKOGSBERG (1934) la señalan para la costa oeste de Estados Unidos, HULBURT (1963) la registra para la Corriente del Golfo y WOOD (1968) para las costas de Florida. BALECH (1988) considera que la especie tiene un área de distribución amplia en aguas frías y templadas de distintos mares. En el Atlántico Sudoccidental es frecuente entre 36°30'S y 55°S; es decir, casi siempre en aguas subantárticas (< 14°C) y a una salinidad entre 33,38 y 35,59 ‰. SOURNIA

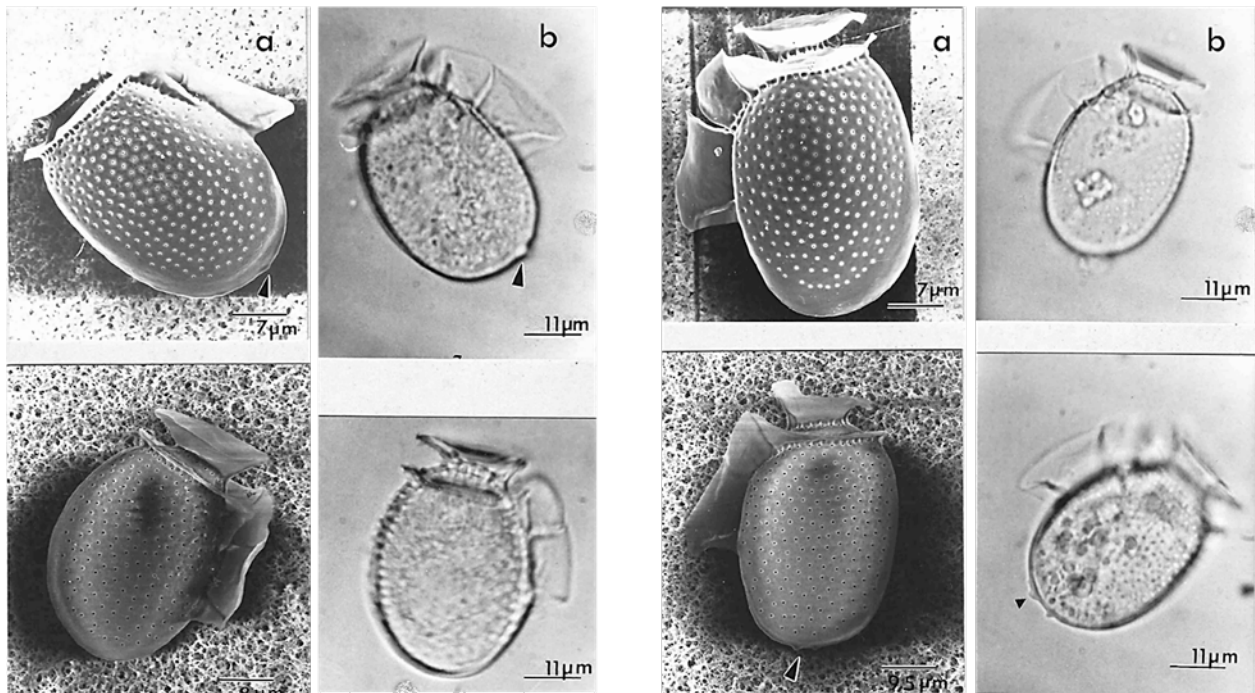


Fig. 9. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). Cuatro ejemplares de diferentes morfotipos de *Dinophysis acuminata* del área de estudio. a y b (izquierda). Vista lateral derecha (MEB y ML). Flecha: Protuberancias antapicales. a y b (derecha). Vista lateral izquierda (MEB y ML).

*et al.* (1991) cataloga a la especie como nerítica, presente todo el año en las aguas europeas, ampliamente distribuida en el Norte de Europa, en Japón, rara en el Mediterráneo, presente en las aguas costeras de Nueva Zelanda (Australia) y bahía de Nueva York. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1992) la registra para las costas del Golfo de California y KONOVALOVA (1993) para la costa Este de Rusia (Pacífico Noroccidental). Registradas también para las costas de Brasil, Argentina y Chile (MUÑOZ *et al.* 1992; HARAGUCHI & ODEBRECHT 2010; FABRO *et al.* 2016). En el área de estudio fue muy frecuente. Estuvo presente en casi todas las localidades estudiadas a temperaturas entre 21,6 y 29,1 °C.

**POTENCIAL TOXIGÉNICO:** Catalogada como el agente principal de los eventos DSP en costas europeas, Japón y costa norte de Chile. Produce OA y PTXs (REGUERA *et al.* 2014).

### *Dinophysis infundibulum* SCHILLER

Fig. 10. 2a-b

*Dinophysis infundibulus* SCHILLER 1928. TAYLOR 1976, L. 6, fig. 36. Reguera *et al.* 2014, fig. 2 (I). (e).

*Dinophysis infundibula* (SCHILLER) ZINSSMEISTER *et al.* 2016, pag. 3. Fig. 3 (i-j).

*Dinophysis infundibulum* SCHILLER 1928. LEE *et al.* 2015, pag. 601. Fig. 1.

**DESCRIPCIÓN:** En vista lateral irregularmente redondeada, ancha. Eje longitudinal inclinado ventralmente (10° - 11°). Borde dorsal ampliamente convexo. Borde ventral inclinado, casi recto. Epiteca pequeña convexa. El cingulum sigue el contorno general de la hipoteca, no excavado, más ancho dorsalmente. ACA en forma de cono invertido con radios y ACP poco desarrollada, lisa. ASI medianamente desarrollada, estrechándose hacia el final, R<sub>3</sub> muy reducida. R<sub>1</sub> algo más larga que R<sub>2</sub>. Ornamentación de la teca de areolas pequeñas, poco profundas. Los poros distribuidos homogéneamente en la teca, los marginales alineados. Llama la atención, al microscopio óptico el núcleo ubicado posterodorsalmente, grande y de forma arriñonada probablemente debido a que se trata de un ejemplar megacítico. L: 32 y 34 µm; H: 32 µm (n=2).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Está relacionada filogenéticamente con *Dinophysis fortii* en el subclado que agrupa a *D. acuta* y *D. acuminata* dentro del grupo principal *Dinophysis* s.s. (GÓMEZ *et al.* 2011b). *D. infundibulum* fue establecida por SCHILLER (1928), citado por (SCHILLER 1933), con una descripción y un

dibujo poco precisos generando mucha confusión entre los autores que la han reportado. El nombre original “*infundibulus*”, por ser un sustantivo en aposición, le corresponde “*infundibulum*” según los Arts.: 23.5 y 32.2., CINB (GUIRY & GUIRY 2020).

**DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA:** SCHILLER (1928) la registra por primera en el mar Adriático. TAYLOR (1976) muestra un ejemplar proveniente de las islas Maldivas (océano Índico, al sur de la India). ZINSSMEISTER *et al.* (2016) la registra para el Pacífico mexicano. En este estudio se encontraron dos ejemplares en La Chica (costa sur del Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26 °C y una salinidad de 36 ‰. Se registra por primera vez para el mar Caribe y para Venezuela.

**POTENCIAL TOXIGÉNICO:** Se ha determinado en células seleccionadas de *D. infundibulum*, 14,8 pg de PTX2-célula<sup>-1</sup> por cromatografía líquida acoplada a masa (REGUERA *et al.* 2014).

### *Dinophysis caudata* SAVILLE-KENT

Fig. 11. 1 a-d

*Dinophysis caudata* SAVILLE-KENT, 1881, p. 455, 460. JØRGENSEN, 1923, p. 22, 24-30, 43-45. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 314, figs. 44-45. SCHILLER, 1933, p. 153, figs. 145 a-u. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 453, figs. 9-10 D-F. ABÉ, 1967a, p. 56, figs. 14 a-d. HALIM, 1967, p. 726. L. 4, fig. 48. TAYLOR, 1976, p. 34, L. 6, fig. 59. FUKUYO *et al.*, 1981, p. 16, L. 4, figs. 1-4. BALECH, 1988, p. 45, L. 8, figs. 2-3. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1992, p. 106, fig. 21; 2008, p. 3, figs. 6-7.

*Dinophysis caudata* var. *abbreviata* JØRGENSEN, 1923, p. 25, fig. 31. BALECH, 1951, p. 4, L. 1, 2 y 4. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 48. OKOLODKOV, 2014, p. 24, L. 2, figs. 5-6, L. 11, fig. 1-2.

*Dinophysis caudata* var. *pedunculata* BALECH, 1951, p. 6, L. 1, figs. 3-4. STEIDINGER & WILLIAMS, 1970, p. 48, fig. 47. OKOLODKOV, 2014, p. 23, L. 2, fig. 4; L. 7, fig. 3; L. 10, fig. 11.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo básicamente formado por la hipoteca la cual se prolonga en un apéndice caudal. Este apéndice tiene longitud y ancho muy variable, finalizando algunas veces con protuberancias. La transición entre la porción anterior del cuerpo y el apéndice caudal puede ser gradual o abrupta. Epiteca muy reducida. ACA bien desarrollada, en algunos ejemplares con radios. ACP menos desarrollada. La ASI bastante amplia y larga. R<sub>3</sub> más larga que R<sub>1</sub> y R<sub>2</sub>. Borde dorsal de la hipoteca algo cóncavo hacia la parte anterior y convexa posteriormente. Borde ventral oblicuo bastante recto. Teca con fuerte ornamentación que se extiende hacia las aletas; areolas normalmente circulares con un poro central. Es frecuente encontrar

ejemplares en pares que permanecen unidos, después de la división, por restos de la zona megacítica en el borde dorsal posterior de la hipoteca (Fig. 11. 1b). L: 74,7 - 85,2  $\mu\text{m}$ ; H: 36,1 - 47,6  $\mu\text{m}$  (n=7).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Desde que la especie fue descrita por primera vez, se han creado una gran cantidad de formas y variedades e incluso especies. Esto debido a la gran variabilidad en: tamaño del cuerpo, inclinación del eje longitudinal del mismo, ancho, forma y tamaño del apéndice caudal, forma y estructura general de la ASI. BALECH (1988) concluye que la especie es reconocible dentro de su amplio rango de variación, reconociendo que existen numerosas formas de transición. Se han encontrado especímenes con morfología intermedia entre *D. caudata* y *D. tripos* por lo que algunos autores cuestionan la separación específica (KOFOLD & SKOGSBERG 1928). En el área de estudio se observaron ejemplares con diferentes morfotipos que encajan en las variedades más comúnmente propuestas

(*pedunculata* y *abbreviata*), pero también se observó una gran cantidad de formas intermedias.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Especie de amplia distribución y frecuente aparición. Ha sido señalada para el Mar Mediterráneo, el Atlántico tropical y subtropical, el Índico, el Pacífico occidental y oriental. También se ha registrado en el Canal de la Mancha y en diversas partes de las costas británicas, de Noruega y del Mar del Norte. HALIM (1967) la registra como una de las especies dominantes del plancton venezolano (sur-este del Mar Caribe), donde fue observada en el 74 % de las muestras de aguas costeras. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a) la registra para las costas de Baja California y Golfo de California, considerándola principalmente nerítica. BALECH (1988) la encontró, en el Atlántico Sudoccidental, tanto en aguas neríticas como oceánicas y en ambas igualmente abundante con amplios intervalos de temperatura y salinidad (8,5 - 23°C y 28,8 - 36,2 ‰). En la zona de estudio fue la especie más frecuente,

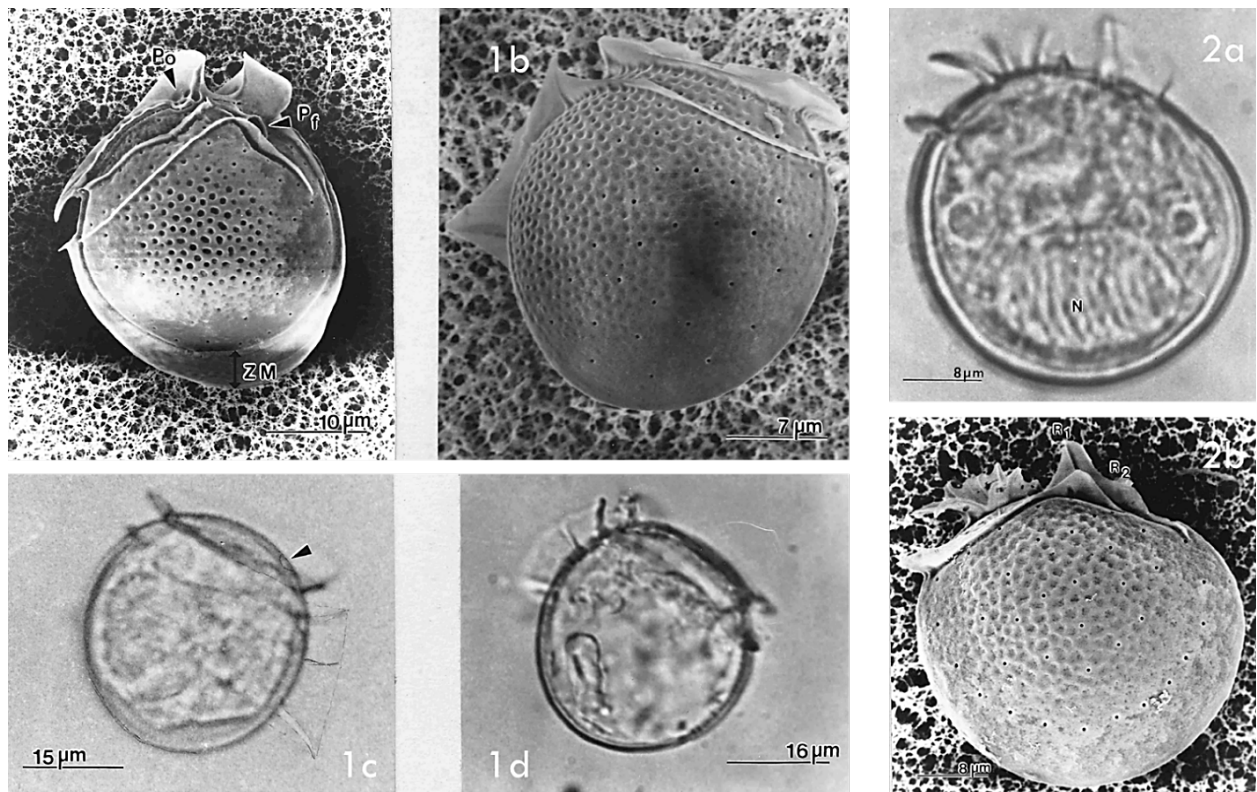


Fig. 10. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Dinophysis exigua*. 1a. Esquizonte en vista lateral. Hemiteca derecha en formación MEB. Pf: poro flagelar. Po: poro apical. ZM: restos banda megacítica. 1b. Vista lateral izquierda MEB. 1c y d. Aspecto general en vista lateral derecha e izquierda ML. Flecha: Poro flagelar visible ML. 2. *Dinophysis infundibulum*, ejemplar megacítico. 2a. Vista lateral derecha ML. N: núcleo. 2b. Vista lateral derecha MEB. R<sub>1</sub> y R<sub>2</sub>: primera y segunda costillas.

presentándose en el 80 % de las localidades muestreadas, con un intervalo de temperatura de 21,6 a 29,1°C.

**POTENCIAL TOXIGÉNICO:** En cepas de *D. caudata* se han detectado OA, DTX y PTX2 en concentraciones variables. PTX2 se ha presentado como la única toxina o como la toxina dominante (REGUERA *et al.* 2014).

***Dinophysis tripos* GOURRET**

Fig. 11. 2a-c

*Dinophysis tripos* GOURRET, 1883, p. 114, L. 3, fig. 53. SCHRÖDER, 1911, p. 37. 109. JØRGENSEN, 1923, p. 29, figs. 38-39. KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 218, 224, 226, 231. SCHILLER, 1933, p. 159, figs. 146 a-g. TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 456, fig. 10 c. WOOD, 1954, p. 202, figs. 51 a-c. FUKUYO *et al.*, 1981, p. 16, L.4, figs. 5-8. BALECH, 1988, p. 45, L. 7, fig. 7 y L. 8, fig. 1. HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988, p. 27, 38, fig. 1, 21. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426; 1992, p. 108, fig. 23. DELGADO & FORTUÑO, 1991, p. 5, L. 34, fig. a.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo subrectangular, con doble prolongación caudal, una con ubicación dorsal más corta y la otra más larga hacia el lado ventral. Epiteca baja, con ligera concavidad central. ACA más desarrollada

que la posterior, con radios. Sulcus largo. ASI ampliamente desarrollada, más ancha posteriormente, muy ornamentada con radios gruesos y ramificados. R<sub>3</sub> de mayor longitud. ASD de forma triangular, larga (llega a R<sub>3</sub>). Margen dorsal de la hipoteca sinuoso de concavidad anterior. L: 100 - 110,8 µm; H: 54,4 - 62,4 µm (n=7).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:**

Estructuralmente similar a *D. caudata*. Se diferencia de esta por poseer doble prolongación caudal. La más corta con diferentes grados de desarrollo, encontrándose ejemplares donde está tan reducida que puede confundirse con un *D. caudata* (BALECH 1980). Sin embargo, en los casos donde la prolongación caudal más corta falta, *D. tripos* es de mayor tamaño, su epiteca tiene un ancho dorso-ventral mayor y su contorno ventral presenta una concavidad a nivel medio más marcada que en *D. caudata*, cuyo margen ventral es casi recto.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Ha sido registrada, en la mayoría de los casos, para aguas templadas y subtropicales (FUKUYO *et al.* 1981; BALECH 1988;

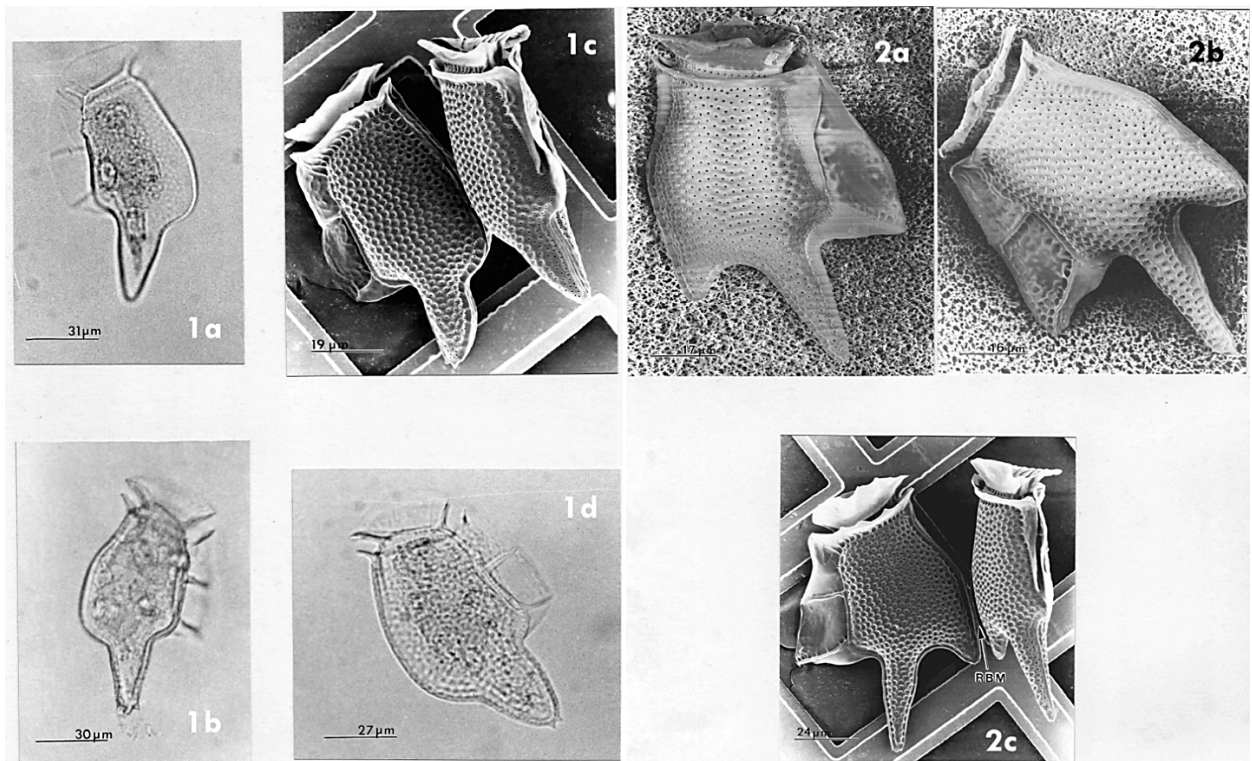


Fig. 11. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Dinophysis caudata*. 1a, b y d. Variabilidad de la célula en general (ML). 1c. Esquizontes unidos por restos de la banda megacítica (RBM). 2. *Dinophysis tripos*. 2a y b. Vistas laterales derecha e izquierda, respectivamente (MEB). 2c. Esquizontes unidos por RBM.

HALLEGRAEFF & LUCAS 1988; DELGADO & FORTUÑO 1991; KONOVALOVA 1993). WOOD (1968) la registra también en el estrecho de Florida y el Mar Caribe. HERNÁNDEZ-BECERRIL (1992) la encontró en las costas de Baja California. En el área de estudio se presentó en el 53 % de las localidades muestreadas en un intervalo de temperatura de 22,2 a 28,5°C.

**POTENCIAL TOXIGÉNICO:** REGUERA *et al.* (2014) señala a *D. tripos* como la especie de *Dinophysis* con la más alta concentración de toxina PTX2 por célula (179 a 232 pg.célula<sup>-1</sup> en una cepa de cultivo). En muestras de células de la Bahía Kesennuma (Japón) se detectó DTX1 con un contenido celular de 36 pg.célula<sup>-1</sup>.

***Dinophysis exigua* KOFOID & SKOGSBERG**

Fig. 10. 1a-d

*Dinophysis exigua* KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 239, fig. 30. SCHILLER, 1933, p. 111, fig. 102 a-b. BALECH, 1967, p. 86, L. 1, fig. 4-12; 1988, p. 43, L. 6, fig. 13-17. HARAGUCHI & ODEBRECHT, 2010, p. 105, fig. 31.

**DESCRIPCIÓN:** Cuerpo de forma subcircular, casi isodiamétrico, variando entre más largo que ancho o *vice versa*. Epiteca apenas sobresaliente del borde libre de la ACA, de ligeramente convexa a algo aplanada. Poro apical visible, de ubicación más dorsal que lo normal. Cingulum ligeramente más alto del lado dorsal. ACA más desarrollada, lisa y extendida verticalmente. ACP poco desarrollada, lisa y extendida subhorizontalmente. ASI larga con R<sub>3</sub> de mayor longitud, más ancha a nivel de este radio. ASD hialina, alcanza R<sub>3</sub>. Porción retrocostal pequeña. La Sp de mediana longitud, apófisis izquierda bien formada con denticulaciones pequeñas. L: 32 - 37 µm H: 30,5 - 36 µm (n=4).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** La especie varía principalmente en la proporción largo-ancho. Mientras algunos ejemplares son isodiamétricos, otros pueden ser más largos que anchos o *vice versa*. La morfología de la Sp varía en comparación con las representadas por BALECH (1967, 1988). Estas últimas son de mayor longitud y aparentemente no tienen denticulaciones en la apófisis izquierda. Se relaciona estructuralmente con *D. amphora* BALECH. Difieren en la forma del cuerpo que es más angulosa antapicalmente en *D. amphora*, la epiteca es más plana y en vista frontal no es oval. Puede ser confundida también con *P. rotundatum*, pero se diferencia de ésta por el tamaño y por el poro apical, visible en *D. exigua*. El ejemplar representado por TAYLOR (1976) como *D. exigua* no

concuera con los encontrados en la zona de estudio ni con los representados por BALECH (1967, 1988), difieren en la forma general del cuerpo y en el tamaño y dirección de la ACA. No señala dimensiones.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Esta especie ha sido poco registrada. KOFOID & SKOGSBERG (1928) la describen y registran para la Corriente de Brasil (15 - 16,9 °C) y la catalogan como una especie rara. En el área de estudio se presentaron 4 ejemplares en La Chica (Golfo de Cariaco) a una temperatura de 26,0 °C.

Género *Metaphalacroma* TAI & SKOGSBERG

Especie tipo: *Metaphalacroma skogsbergi* TAI

***Metaphalacroma skogsbergi* TAI**

Fig. 12. a-c

*Metaphalacroma skogsbergi* TAI, 1934 en TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 458, fig. 11. BALECH, 1971a, p. 43, L. 3, figs. 20-30; 1988, p. 38, L. 5, figs. 3-4. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 2008, p. 9, fig. 60.

**DESCRIPCIÓN:** Forma del cuerpo de elíptica (muy ancha) a subcircular. Epiteca bastante pequeña, sobresaliente de la ACA y en vista lateral presenta forma triangular con su mayor altura hacia el lado ventral. Cingulum excavado, con una sola hilera de poros hacia el borde posterior. Aletas cingulares poco desarrolladas, lisas. Aletas sulcales apenas diferenciables, fuertemente ornamentadas. La ASI pequeña, de borde libre transparente convexo, con radios poco distinguibles. La ASD más corta con el borde final cóncavo. En vista frontal, lenticular, con poca anchura hacia el centro. La ornamentación de la teca fuerte, de areolas con tendencia pentagonal, cada una con un poro. L: 53 - 56 µm; H: 40 - 46 µm (n=7).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Especie de características constantes. Única especie de este género. Se reconoce fácilmente al microscopio de luz por tono rojizo oscuro (en muestras frescas o recientemente fijadas) y por la fuerte areolación de su teca.

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** Descrita por primera vez por TAI & SKOGSBERG (1934) de muestras provenientes del Golfo de California. Balech (1971a) la registra para la misma región y para el Golfo de México; en 1988 la encuentra, con relativa abundancia, en un área restringida del Atlántico Sudoccidental (7,2 - 18,0 °C y 33,4 - 34 ‰). En el área de estudio fue poco frecuente (33 %). Hallada en dos localidades de la costa norte del estado Sucre (Punta Patilla y Morro de Chacopata) y en el Golfo de Cariaco (Turpialito, La Chica y Guacarapo)

a temperaturas de 24,1 - 26,8 °C. Se presentaron varios ejemplares en julio de 1992 en la ensenada de Turpialito. También ha sido encontrada en el Archipiélago de Los Roques, ubicado a 150 Km del Litoral Central (GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* 1994).

Familia Dinophysaceae *incertae sedis*

***Dinophysis brevisulcus* TAI & SKOGSBERG**

Fig. 13. 1a-b

*Dinophysis brevisulcus* TAI & SKOGSBERG, 1934, p. 430, fig. 3 a-k. TAYLOR, 1976, p. 33, L. 4, fig. 34. BALECH, 1988, p. 47, L. 9, figs. 16-18. HERNÁNDEZ-BECERRIL, 1988a, p. 426, fig. 3.

**DESCRIPCIÓN:** Forma subcircular en vista lateral, algo más larga que ancha. Epiteca pequeña, convexa, visible sobre la ACA. La longitud de la ASI alcanza algo más de la mitad de la hipoteca, parte terminal lobulada, sin  $R_3$ . La distancia entre  $R_1$  y  $R_2$  bastante corta. La ASD pequeña, se extiende hasta  $R_2$ . Teca de apariencia delicada, muy tenue. L: 42  $\mu\text{m}$ ; H: 38,8  $\mu\text{m}$  (n=1).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Se evidencian variaciones en la L de los ejemplares registrados por otros autores, siempre menores (38-45  $\mu\text{m}$ ) al rango de talla del ejemplar tipo (51-53  $\mu\text{m}$ ). Las características principales que distinguen la especie, por ejemplo, la ausencia de  $R_3$ , la longitud de la ASD y la forma subcircular se mantienen constantes entre los ejemplares. Las especies más relacionadas son *D. similis*, *D. bibulbus* y *D. cyrtoptera*. *D. brevisulcus* se distingue de estas por la longitud de su ASD que termina en  $R_2$  y por la menor altura y anchura de la epiteca.

**DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA:** La descripción original se basó en ejemplares de la Bahía de Monterrey,

California (TAI & SKOGSBERG, 1934). Registrada por BALECH (1988) para la Corriente del Brasil (16,5-18,5 °C y 35,9-36,1 ‰). TAYLOR (1976) la registra para el Mar Andaman (Océano Índico). HERNÁNDEZ-BECERRIL (1988a) la señala para el Golfo de California y costas de Baja California. En la zona de estudio se presentó en La Chica (costa sur del Golfo de Cariaco) a 26,9 °C y 36 ‰. Su distribución probablemente está limitada para la zona tropical y subtropical.

***Dinophysis expulsa* KOFOID & MICHENER**

Fig. 13. 2a-b

*Dinophysis expulsa* KOF. & MICH., 1911, p. 268. TAYLOR, 1976, L. 6, fig. 62 a-b. ZINSSMEISTER *et al.*, 2016. Fig. 3 g.

*Phalacroma expulsum* (KOF. & MICH.) KOFOID & SKOGSBERG, 1928, p. 157, L. 5, fig. 1, figs. 20 (1-5). SCHILLER, 1933, p. 94, figs. 86 a-f. HALIM, 1960, L. 1, figs. 24 a-b.

**DESCRIPCIÓN:** Célula en forma de cuña que posee una marcada depresión hacia el centro de la hipoteca, por lo que adquiere una forma bilobulada característica en vista frontal que la hace fácilmente reconocible. En vista lateral, los ejemplares exhiben una inclinación del eje longitudinal del cuerpo entre 5° y 15°. Epiteca baja. El cingulum de igual longitud dorso-ventral que la hipoteca en su región posterior con el borde dorsal bastante oblicuo. Aletas cingulares poco desarrolladas, la ornamentación de la teca se prolonga hasta parte de la ACP. Aletas sulcales poco desarrolladas, la izquierda sin  $R_3$ . Borde dorsal del cuerpo convexo y el borde ventral cóncavo. Teca fuertemente areolada. L: 54,8 - 58,0  $\mu\text{m}$ ; H: 46,8 - 55,0  $\mu\text{m}$  (n=3).

**VARIACIONES Y COMPARACIONES:** Los ejemplares presentaron características constantes. Estructuralmente relacionada con *P. protuberans*; se

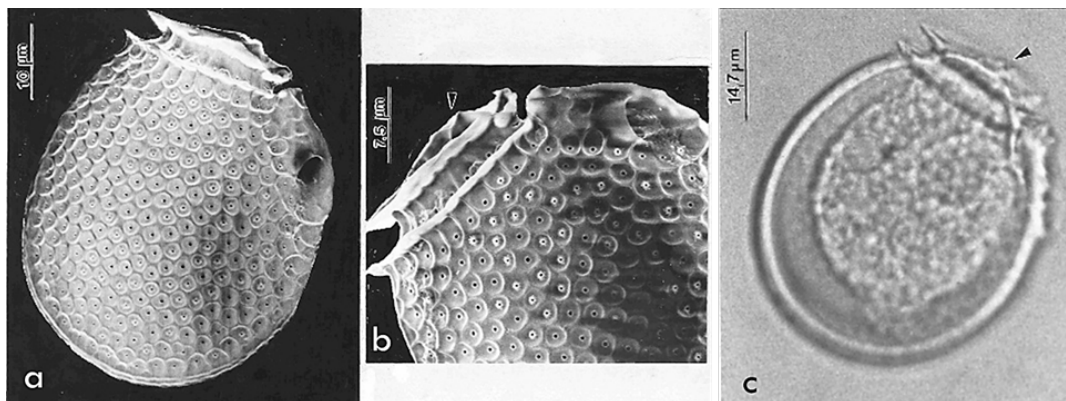


Fig. 12. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). *Metaphalacroma skogsbergi*. a. Vista lateral derecha (MEB). b. Detalles de la zona anterior de la célula (MEB). Flecha: forma característica de la epiteca. c. Aspecto general (ML).

diferencia por poseer esta un abultamiento lateral en lugar de una depresión como en *D. expulsa*. Además, la longitud de la ASI en *D. protuberans* es mayor y la inclinación del eje longitudinal del cuerpo es menor (KOFROID & SKOGSBERG 1928).

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN:** KOFROID & SKOGSBERG (1928) registran la especie en el Pacífico oriental, en la Corriente Ecuatorial Sur (23,0-27,3 °C). JØRGENSEN (1923) la registra para la Golfo de Corinto en el Mediterráneo en aguas profundas. TAYLOR (1976) observó individuos aislados en la zona oeste del Mar Andaman y la Bahía de Bengala en el Océano Índico. Se considera de amplia distribución en mares tropicales, subtropicales y templados. En la zona de estudio *D. expulsa* fue poco frecuente, se encontró en la localidad de La Gabarra (Bahía Mochima), en Pta. Araya,

Chacopata y Turpialito (24,2 y 28,5 °C). Normalmente se presentaron ejemplares aislados, a excepción de Pta. Araya donde se encontraron varios individuos en una misma muestra.

#### CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS GENERALES

HANDY *et al.* (2009) y JENSEN & DAUGBJERG (2009) confirmaron la separación entre las especies de los linajes *Dinophysis* y *Phalacroma* mediante estudios moleculares, cuya distinción original se había realizado solo con observaciones morfológicas y ecológicas. JENSEN & DAUGBJERG (*op. cit.*) restablecen el género *Phalacroma* y modifican su descripción. Consideraron la altura de la epiteca < ¼ de la longitud de la célula, característica distintiva básica entre *Phalacroma* y

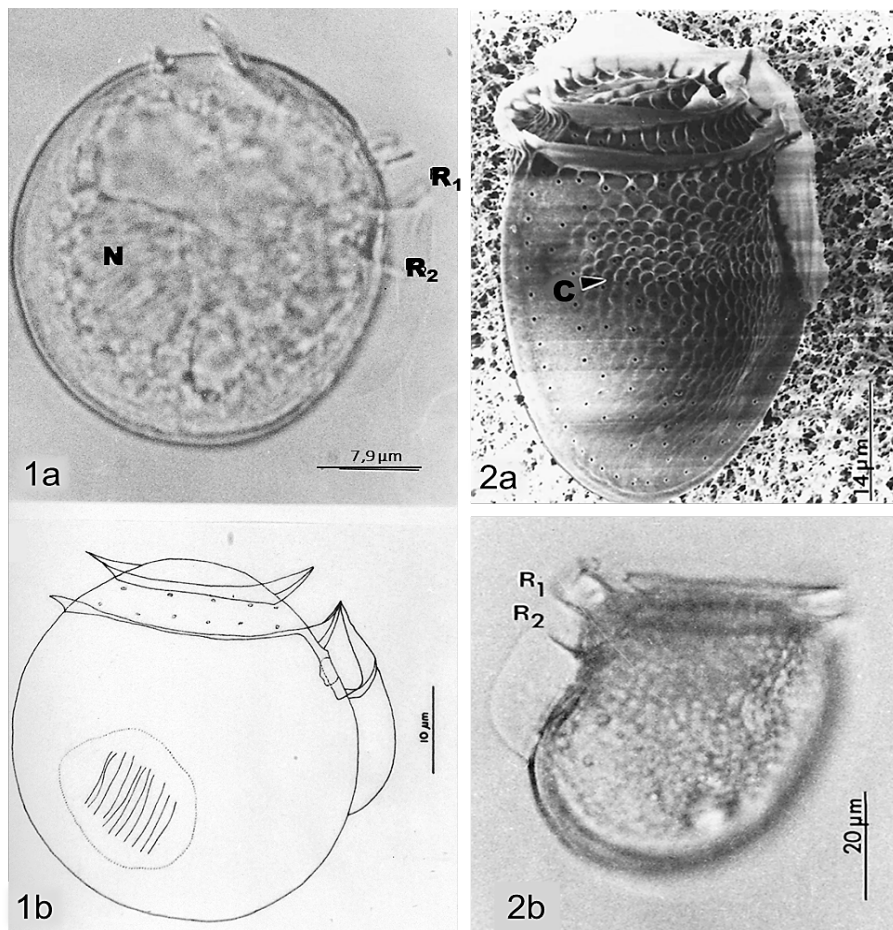


Fig. 13. Micrografías en microscopio electrónico de barrido (MEB) y microscopio de luz (ML). 1. *Dinophysis brevisulcus*. 1. Vista lateral derecha 1a. (ML). R<sub>1</sub> y R<sub>2</sub>, primer y segundo radio. N: núcleo. 1b. Dibujo con cámara clara definiendo las aletas sulcales y el poro flagelar. 2. *Dinophysis expulsa*. 2a. Vista latero-dorsal derecha (MEB). C: constricción. 2b. Vista lateral izquierda (ML).

*Dinophysis*. GÓMEZ *et al.* (2011b) hace la observación de que esta definición excluye algunas especies de *Phalacroma* con una epiteca más alta como, por ejemplo, la recientemente reubicada especie *Phalacroma oxytoxoides*. Esta especie se caracteriza por presentar un alargamiento pronunciado de la placa epitecal ventral izquierda, imprimiéndole a la epiteca una altura superior a  $\frac{1}{4}$  de la longitud de su cuerpo. De allí la necesidad de redescubrir el género. Ciertamente, JENSEN & DAUGBJERG (*op. cit.*), en coherencia con sus hallazgos en la filogenia de los Dinophysales, deciden delimitar la altura de la epiteca debido a que *Phalacroma* cfr. *argus* y *Phalacroma apicatum* se ubican fuera del clado B que agrupa a la mayoría de las especies de *Phalacroma* utilizadas en ese estudio. *Phalacroma* cfr. *argus* y *P. apicatum* se caracterizan por tener las epitecas más altas del género ( $> \frac{1}{4}$  de la longitud de la célula) pero filogenéticamente no se agrupan con la mayoría de las especies de los *Phalacroma* que conforman un clado bien sustentado. Sin embargo, se ubican ambas en el clado contiguo al grupo conformado por *Dinophysis similis* y *D. brevisulcus*, con las que comparten la característica de la simplicidad de sus ASIs (sin  $R_3$ ).

En la enmienda que establecen JENSEN & DAUGBJERG (*op. cit.*) para *Phalacroma* aunado a los hallazgos de Gómez *et al.* (2011b), convendría no delimitar el tamaño de la epiteca en la espera de los próximos estudios de filogenia molecular que incluyan la información de las especies restantes. Las especies que conforman actualmente el género *Phalacroma* se caracterizan por presentar la epiteca desde casi plana hasta muy alta, con borde convexo, tipo domo o subcónica, pero casi siempre de gran longitud dorsoventral (ancha); en comparación a lo que sucede en las especies de *Dinophysis*. En este género la epiteca suele ser menos ancha y en muy pocas especies se eleva por encima de la ACA. En relación a las aletas cingulares, en *Phalacroma* se presentan poco desarrolladas y con orientación horizontal que se contraponen en *Dinophysis*, con aletas cingulares más desarrolladas, con dirección vertical y especialmente la ACA que se presenta infundibuliforme. También es importante mencionar en la diagnosis las formas del contorno del cuerpo en vista lateral, el cual se caracteriza por ser de estructura simple con formas diversas: subcircular, subelipsoidal, subovado, cuneiforme o subfusiforme.

Los Dinophysales se caracterizan por su gran variabilidad intraespecífica, condición que dificulta

la distinción entre las especies cuyas características morfológicas son simples. Es el caso de las especies muy relacionadas a *Dinophysis acuminata* que conforman al grupo o “complejo Acuminata”. La identificación de *D. acuminata* ha adquirido mayor importancia entre los Dinophysales por ser la responsable de la mayoría de los eventos de DSP que se han presentado, principalmente, en la costa Atlántica de Europa y las costas de América del Sur. Por otro lado, la especie más relacionada, con la cual se le suele confundir, es *Dinophysis ovum*. Desde el punto de vista morfológico, existe una relativamente extensa cantidad de trabajos tratando de discriminar entre ambas especies. RAHO *et al.* (2013) trató de probar que el gen mitocondrial *cox1* podía distinguir *D. ovum* y *D. sacculus* de *D. acuminata*. Encontró una diferencia de 17 pb en el alineamiento de *cox1* entre *P. ovum* y *P. acuminata*. Sin embargo, puntualizó que la identificación de las especies y las relaciones dentro de las especies del género no pueden resolverse claramente con este marcador. PARK *et al.* (2019) también utiliza el gen *cox1* y analiza el conjunto de características morfológicas y ecológicas para tratar de distinguir las especies que conforman el “complejo Acuminata”, obteniendo resultados negativos. Considera que dichas especies son “morfológica, ecológica y genéticamente muy similares o idénticas entre sí”.

Existen otros grupos o complejos de especies muy relacionadas estructuralmente con una secuencia de formas similares que dificulta su ubicación específica, como son los grupos o “complejo Caudata” (*D. caudata* - *D. tripos* - *D. miles*) o “complejo Rapa” (*P. mitra* - *P. rapa* - *P. favus*). Por ejemplo, en el caso de las especies del “complejo Rapa” (Kofoid & Skogsberg 1928) observadas en el área de estudio, los ejemplares presentaron formas intermedias entre *P. mitra* y *P. rapa* que hacía difícil la distinción. Sin embargo, en análisis de filogenia molecular los resultados arrojaron una clara distinción entre ambas especies. No así con *P. favus*, una especie morfológicamente de gran similitud con las anteriores del grupo, pero no presentó relación cercana (GÓMEZ, *et al.* 2011b). Existe una diferencia fisiológica importante que probablemente genera la distinción entre estas especies. *P. favus* es una especie no fotosintética a diferencia de *P. mitra* y *P. rapa* que poseen cloroplastos, aunque de origen distinto en cada una (HALLEGRAEFF & LUCAS 1988; KOIKE *et al.* 2005; JENSEN & DAUGBJERG 2009).

Partiendo solo de la información morfológica, se presenta otra dificultad para la distinción de las especies

de los Dinophysiales; se trata de la variabilidad durante el desarrollo del ciclo de vida dimórfico (REGUERA & GONZÁLEZ-GIL 2001; REGUERA *et al.* 2007). Los morfotipos que se generan durante el ciclo pudieran ser identificados como una especie distinta. De aquí la importancia del establecimiento de los cultivos, los cuales, van en progreso (PARK *et al.* 2006; NISHITANI *et al.* 2008; PARK *et al.* 2010).

La morfología de la placa Sp fue usada principalmente por BALECH (1971b) para diferenciar especies de los Dinophysales bajo la presunción de que mantenían morfologías muy similares entre los ejemplares de una misma especie. Sin embargo, en nuestro caso presentaron variabilidad intraespecífica y no pudo ser utilizada para tales fines.

La especie *Phalacroma equalanti* se caracteriza por presentar los radios  $R_2$  y  $R_3$ , de la ASI, más cercanos entre sí que de  $R_1$ , al igual que *Phalacroma scrobiculatum*. BALECH (1971b) establece la especie *D. equalanti* de ejemplares provenientes del Golfo de México. DÍAZ-RAMOS (2000) registra *Phalacroma scrobiculatum* para la región sur del Mar Caribe (costas orientales venezolanas) pero probablemente se trate de *P. equalanti*. Son especies muy relacionadas morfológicamente, pero ecológicamente no. *P. scrobiculatum* proviene de aguas subantárticas con  $< 12^\circ\text{C}$  (BALECH 1988) y *P. equalanti* de aguas tropicales ( $23,5 - 29,1^\circ\text{C}$ ). Ambas especies son candidatas al análisis de taxonomía molecular debido a su alto grado de similitud. Probablemente, se trate de fenotipos geográficos, o relacionados a la temperatura, o que esas diferencias ya se reflejen a nivel genético (TAPPAN 1980).

## ASPECTOS ECOLÓGICOS

Las especies cosmopolitas de los Dinophysales de la región oriental de Venezuela (Caribe suroriental) identificados en este estudio fueron: *Dinophysis caudata*, *D. acuminata*, *Phalacroma cuneus*, *P. porodictyum*, *Ornithocercus magnificus*, *O. steinii*, *O. quadratus* y *Amphisolenia bidentata*.

*Phalacroma oxytoxoides* tuvo una distribución restringida en el área de estudio, encontrándose solo en una localidad de la costa norte del estado Sucre (Pta. Patilla y áreas adyacentes). Previamente había sido registrada para esta misma zona (LA BARBERA, 1993) y para el Archipiélago de Los Roques, ubicado a 130 km de tierra firme en el área central

de la plataforma continental venezolana (GAMBOA-MÁRQUEZ *et al.* 1994).

Algunas especies no fotosintetizadoras, típicas de aguas profundas, pueden ser tomadas como indicadores de surgencia cuando se presentan en aguas superficiales. Tal es el caso de *Phalacroma doryphora*, *D. expulsa*, *Histioneis isseli* e *H. schilleri*, encontradas en el extremo occidental de la Península de Araya y en el Golfo de Cariaco coincidiendo con el régimen de corrientes señalado por Gade (1961).

El 77,7% del total de las especies de los Dinophysales encontradas en el área de estudio se presentaron en la localidad de La Chica, costa sur del Golfo de Cariaco. Este hecho sugiere que en el área se presentaron factores ambientales favorables a las especies de género.

## CONCLUSIONES

El número total de especies encontradas en las costas orientales venezolanas constituyen aproximadamente el 9 % del total de especies conocidas en el orden Dinophysales, el cual estuvo representado por las tres familias que lo conforman: Amphisoleniaceae, Oxyphysaceae y Dinophysiaceae. La familia Oxyphysaceae estuvo conformada por el género *Phalacroma* (con 10 especies y una sin identificar). Los géneros: *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Dinophysis* y *Metaphalacroma* representaron a la familia Dinophysiaceae.

*Dinophysis acuminata* estuvo ampliamente distribuida en el área de estudio. Es responsable del síndrome DSP en las costas europeas y en las costas del Sur de Chile. Otras especies potencialmente toxigénicas que forman parte de esta comunidad fitoplanctónica son *D. caudata*, *D. tripos* y *D. infundibulum*, productoras de toxinas okadaatos y/o PTXs.

La variabilidad de las características morfológicas, que normalmente se emplean como caracteres diagnósticos de géneros y especies (forma de la célula en vista lateral, grado de desarrollo de las aletas cingulares y sulcales, altura de la epiteca, ornamentación tecal y talla), no garantizan una correcta identificación. La morfología de la placa Sp no puede ser usada como una característica distintiva por sí sola, debido a que presenta variabilidad morfológica intraespecífica.

El análisis del conjunto de información morfológica, ecológica, fisiológica y de genética molecular de los

ejemplares es, hasta el momento, necesario para una mejor identificación.

Las especies de los Dinophysales más frecuentes en el área de estudio fueron: *Dinophysis caudata*, *D. acuminata* y *D. tripos*.

*Dinophysis infundibulum* es un nuevo registro para el Mar Caribe y para Venezuela.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el proyecto SI-2136 (CONICIT-UDO). Los autores agradecen al personal profesional del IIBCA-UDO: MSc. Alpidio Boada, MSc. José Guillarte y al Dr. Dwight Arriechi por la asistencia en la aplicación de las técnicas de Microscopía Electrónica de Barrido y al personal del INIA-SUCRE por el apoyo logístico.

#### REFERENCIAS

- ABÉ, T. 1967a. The armoured Dinoflagellata, II (B). *Dinophysis* and its allied genera. *Pub. Seto Mar. Biol. Lab.* 15(1): 37-78.
- ABÉ, T. 1967b. The armoured Dinoflagellata, II (C). *Ornithocercus*, *Histioneis*, *Amphisolenia* and others. *Pub. Seto Mar. Biol. Lab.* 15(2): 79-116.
- ADL, S., A. SIMPSON, M. FARMER, R. ANDERSEN, O. ANDERSON, J. BARTA, S. BOWSER, G. BRUGEROLLE, R. FENSOME, S. FREDERICQ, T. JAMES, S. KARPOV, P. KUGRENS, J. KRUG, C. LANE, L. LEWIS, J. LODGE, D. LYNN, D. MANN, R. MCCOURT, L. MENDOZA, Ø. MOESTRUP, S. MOZLEY-STANDRIDGE, T. NERAD, C. SHEARER, A. SMIRNOV, F. SPIEGEL, & M. Taylor. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52(5):399-451.
- ADL, S., B. LEANDER, A. SIMPSON, J. ARCHIBALD, O. ANDERSON, J. BARTA, D. BASS, S. BOWSER, G. BRUGEROLLE, M. FARMER, S. KARPOV, M. KOLISKO, C. LANE, J. LODGE, D. LYNN, D. MANN, R. MEISTERFELD, L. MENDOZA, Ø. MOESTRUP, S. MOZLEY-STANDRIDGE, A. SMIRNOV & F. SPIEGEL. 2007. Diversity, nomenclature and taxonomy of protists. *Syst. Biol.* 56(4):684-689.
- BALECH, E. 1944. Contribución al conocimiento del Plancton de Lennox y Cabo de Hornos. *Physis* 19(54): 423-446.
- BALECH, E. 1951. Sobre dos variedades de *Dinophysis caudata*. *Kent. Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo.* 8(60):1-9.
- BALECH, E. 1962. Tintinnoinea y Dinoflagellata del Pacífico. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* "B. Rivadavia" e *Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat. (Cienc. Zool.)* 1:1-253.
- BALECH, E. 1967. Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de México y Caribe. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* "B. Rivadavia" e *Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat. (Hidrob.)* 2(3):77-126.
- BALECH, E. 1971a. Microplancton de la campaña oceanográfica productividad III. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* "B. Rivadavia" e *Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat.* 3(1): 1- 282.
- BALECH, E. 1971b. Microplancton del Atlántico Ecuatorial Oest (Equalant I). *Serv. Hidrogr. Naval, Arm. Argen.* 654: 1-127.
- BALECH, E. 1976a. Some Norwegian *Dinophysis* species (Dinoflagellata). *Sarsia* 61: 75-94.
- BALECH, E. 1976b. Notas sobre el género *Dinophysis* (Dinoflagellata). *Physis* 35(91): 183-193.
- BALECH, E. 1980. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on cingular and sulcal plates. *An. Cent. Cienc. Mar. Limnol., Univ. Nac. Aut. México* 7(1): 57-68.
- BALECH, E. 1988. Los dinoflagelados del atlántico sudoccidental. *Publ. Espec. Inst. Español Oceanogr.* 1:1-310.
- BÖHM, A. 1931. Zur Verbreitung einiger Peridinium. *Arch. Protistenk.* 75: 498-501.
- CLAPARÈDE, E. & J. LACHMANN. 1859. Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. *Mém. Inst. Genevois* 5-6: 480 pp.
- DELGADO, M. & J. FORTUÑO. 1991. Atlas de fitoplancton del mar Mediterráneo. *Sci. Mar.* 55(1): 1-133.
- DÍAZ-RAMOS, J. 2000. Índice de la microflora marina de Venezuela: diatomeas, dinoflagelados y cocolitofóridos. *Rev. Biol. Trop.* 48(4): 897-918.
- EHRENBERG, C. 1840. Über jetzt wirklich noch zahlreich lebende Thier-Arden der Kreideformation der Erde. *Vehr. Preus. Akad. Wiss.* 1839: 152-159.

- FABRO, E., G. ALMANDOZ, M. FERRARIO, U. TILLMANN, A. CEMBELLA & B. KROCK. 2016. Distribution of *Dinophysis* species and their association with lipophilic phycotoxins in plankton from the Argentine Sea. *Harmful Algae* 59: 31 – 41. doi: org/10.1016/j.hal.2016.09.001
- FAUST, M. 1993. Surface morphology of the marine dinoflagellate *Sinophysis microcephalus* (Dinophyceae) from a mangrove island, Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 29(3): 355-363.
- FERRAZ - REYES, E. 1976. Ciclo anual del fitoplancton en zonas de bancos naturales y de cultivo del mejillón *Perna perna* (L), en el Oriente de Venezuela. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 15(2): 119-132.
- FORTI, A. 1932. Una rara Dinoficea del Mediterraneo por la prima volta descrita. *Ach. Protistenk.* 78:338-342.
- FRITSCH, F. 1935. *Dinophyceae*. En: *The structure and reproduction of the algae*. Cambridge University Press, Cambridge. Oxford, Great Britain 1: 664-720.
- FUKUYO, Y., Y. TOYODA & S. MIYAZAKI. 1981. Dinoflagellates found in Samriku Coast.I. Genus *Dinophysis*. *Otsuchi Mar. Res. Cent. Rep.* 7:13-23.
- GADE, H. 1961. Further hydrographic observations in the Gulf of Cariaco, Venezuela. The circulation and Water exchange. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 1(2): 359-395.
- GAMBOA-MÁRQUEZ, J., I. SÁNCHEZ-SUÁREZ & A. LA BARBERA-SÁNCHEZ. 1994. Dinoflagelados (Pyrrophyta) del Archipiélago Los Roques (Venezuela): Familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Act. Cient. Ven.* 45: 140-153.
- GÓMEZ, F., D. MOREIRA & P. LÓPEZ-GARCÍA. 2011a. Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica* 21: 343-364.
- GÓMEZ, F., D. MOREIRA & P. LÓPEZ-GARCÍA. 2012. *Sinophysis* and *Pseudophalacroma* are distantly related to typical dinophysoid dinoflagellates (Dinophysales, Dinophyceae). *J. Euk. Microbiol.* 59: 188-190.
- GÓMEZ, F., P. LÓPEZ-GARCÍA & D. MOREIRA. 2011b. Molecular phylogeny of dinophysoid dinoflagellates: the systematic position of *Oxyphysis oxytoxoides* and the *Dinophysis hastata* group (Dinophysales, Dinophyceae). *J. Phycol.* 47: 393–406. doi: 10.1111/j.1529-8817.2011.00964.x
- GÓMEZ, F. 2012. A checklist and classification of living Dinoflagellates (DINOFLAGELLATA, ALVEOLATA). CICIMAR. *Oceánides* 27(1): 65-140.
- GOURRET, P. 1883. Sur les Péridiniens du Golfe de Marseille. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille (Zool)* 1(8): 1-114.
- GUIRY, M. & G. GUIRY. 2020. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 28 January 2020.
- HALIM, Y. 1960. Étude quantitative et qualitative du cycle, cologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefrance-sur-Mer (1953-1955). *Annls. Inst. Oceanogr. Mónaco* 38:123-232.
- HALIM, Y. 1967. Dinoflagellates of the South-East Caribbean Sea (East-Venezuela). *Inst. Revue Ges. Hidrobiol.* 52(5):701-755.
- HALLEGRAEFF, G. & I. LUCAS. 1988. The marine Dinoflagellate genus *Dinophysis* (Dinophyceae): photosynthetic, neritic and non-photosynthetic oceanic species. *Phycology* 27(1): 25-42.
- HANDY, S., T. BACHVAROFF, R. TIMME, D. COATS, S. KIM & C. DELWICHE. 2009. Phylogeny of four dinophysiacan genera (Dinophyceae, Dinophysiales) based on rDNA sequences from single cells and environmental samples. *J. Phycol.* 45: 1163-1174.
- HARAGUCHI, L. & C. ODEBRECHT. 2010. Dinophysiales (Dinophyceae) in the farthest Southern region of Brazil (Winter 2005, Summer 2007). *Biota Neotrop.* 10(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n3/en/abstract?article+bn01910032010>.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. 1988a. Planktonic dinoflagellates (except *Ceratium* and *Protoperidinium*) from the Gulf of Baja California and off the coast of Baja California. *Bot. Mar.* 31(5): 423-435.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. 1988b. Observaciones de algunos dinoflagelados (Dinophyceae) de Pacífico mexicano con microscopio fotónico y electrónico de barrido. *Invs. Pesq.* 2(4): 517-531.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. 1992. *Dinophysis taylorii*, sp. nov. y otros *Dinophysis* de Baja California, México (Dinophyceae). *Rev. Biol. Trop.* 40(1): 101-109.

- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D., J. CEBALLOS-CORONA, K. ESQUEDA-LARA, M. TOVAR-SALAZAR & D. LEÓN-ÁLVAREZ. 2008. Marine planktonic dinoflagellates of the order Dinophysiales (Dinophyta) from coasts of the tropical Mexican Pacific, including two new species of the genus *Amphisolenia*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 88(1): 1–15
- HOPPENRATH, M. 2016. Dinoflagellate taxonomy — a review and proposal of a revised classification. Review. *Mar Biodiv.* doi: 10.1007/s12526-016-0471-8
- HULBURT, E. 1963. Distribution of phytoplankton in coastal waters of Venezuela. *Ecology* 44: 169-171.
- JENSEN, M. & N. DAUGBJERG. 2009. Molecular phylogeny of selected species of the order Dinophysiales (Dinophyceae)—testing the hypothesis of a dinophysoid radiation. *J. Phycol.* 45: 1136–1152. doi :10.1111/j.1529-8817.2009.00741.x
- JÖRGENSEN, E. 1899. Protophyten und Protozoën in plankton aus der Norwegischen Westküste. *Bergens Mus. Aaborg.* 6: 1-112.
- JÖRGENSEN, E. 1923. Mediterranean Dinophysiales. *Rep. Danish Oceanogr. Exped. Medit.* 2(Biol., J. 2): 1- 48.
- KOFOID, C. 1907a. Dinoflagellata of the San Diego Region III. Description of new species. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 3(13): 299-340.
- KOFOID, C. 1907b. New genera and species of dinoflagellates. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 50(6): 161-207.
- KOFOID, C. 1926. “On *Oxyphysis oxytoxoides* gen. nov., sp. nov. A dinophysid dinoflagellate convergent toward the peridinoid type. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 28(10): 203-216.
- KOFOID, C. & J. MICHENER. 1911. New genera and species of dinoflagellates. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.* 54(7): 267-302.
- KOFOID, C. & T. SKOGSBERG. 1928. The Dinoflagellata: The Dinophysidae. *Memoirs Mus. Comp. Zool. Harvard.* Vol. LI., 766 pp.
- KOIKE, K., H. SEKIGUCHI, A. KOBIYAMA, K. TAKISHITA, M. KAWACHI, K. KOIKE & T. OGATA. 2005. A novel type of kleptoplastidy in *Dinophysis* (Dinophyceae): presence of haptophyte-type plastid in *Dinophysis mitra*. *Protist* 156:225–37.
- KONOVALOVA, G. 1993. Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the far east coastal waters of Russia. En: *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Eds. T. J. Smayda & Y. Shimizu. Elsevier Science Publishers. p. 275-280.
- LARSEN, J. & O. MOESTRUP. 1989. *Guide to toxic and potentially toxic marine algae*. Edit. The Fish Inspection Service Ministry of Fisheries, Dinamarca. 1 ed. 61 pp.
- LA BARBERA, A. 1993. *Dinoflagelados de la región nororiental de Venezuela*. FONAIAP. Serie A. 93 pp.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A., G. REYES-VÁSQUEZ, A. CABELLO & E. FERRAZ-REYES. 1991. Assessment of mussel toxicity caused by dinoflagellates in the Gulf of Cariaco, Venezuela from 1980 to 1988. *Rev. Inter. d’Océan. Medicale.* 101-104: 176-180.
- LEE, J., H. KIM & H. CHUNG. 2015. New records of three dinophycean genera *Dinophysis*, *Histioneis*, and *Parahistioneis* (Dinophysiales, Dinophyceae) from coastal waters of Jeju Island, Korea. *J. Ecol. Environ.* 38(4): 599-609. doi.org/10.5141/ecoenv.2015.060
- LEMMERMANN, E. 1901. Das Phytoplankton des Meeres II. *Beiträg. Abh. Nat. Ver. Bremen* 17: 341-418.
- LINDEMANN, E. 1928. Peridineae (Dinoflagellata). En: *Dienaturlichen Pflanzenfamilien*. A. Engler. & K. Plantl. (Ed.) Leipzig, Germany. 3-104.
- MAC KENZIE, L. 1992. Does *Dinophysis* (Dinophyceae) have a sexual life cycle? *J. Phycol.* 28: 399-406.
- MARCAILLOU-LEBAUT, C., D. LUCAS & L. LE DEAN, 1985. *Dinophysis acuminata* toxin: status of toxicity bioassay in France. En: *Toxic Dinoflagellates*. Eds. D. Anderson, A. White & G. Baden. Elsevier Science Publishing Co., Amsterdam. p. 485- 488.
- MARGALEF, R. 1965. Estudio del ecosistema pelágico al norte-este de Venezuela: Composición y distribución del fitoplancton. *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle* 25(70,71 y 72): 141-205.
- MARGALEF, R. 1969. Diversidad del fitoplancton de red en dos áreas del Atlántico. *Inv. Pesq.* 33(1):275-286.
- MASSUTI, M. & R. MARGALEF. 1950. Introducción al estudio del plancton marino. *Edit. Inst. Biol. Aplic.* Barcelona. 182 pp.

- MORDRET, S., R. PIREDDA, D. VAULOT, M. MONTRESOR, W. KOOISTRA & D. SARNO. 2018. DinoREF: a curated dinoflagellate (Dinophyceae) reference database for the 18S rRNA gene. doi: 10.1111/1755-0998.12781.
- MULLER-KARGER, F. & R. APARICIO. 1994. Mesoscale processes affecting phytoplankton abundance in the southern Caribbean Sea. *Cont. Sh. Resear.* 14(2-3): 199-221.
- MUÑOZ, F., S. AVARIA, H. SIEVERS & R. PRADO. 1992. Presencia de dinoflagelados tóxicos del género *Dinophysis* en el seno Aysen, Chile. *Rev. Biol. Mar. Valparaiso* 27(2): 187-212.
- MURRAY, G. & F. WHITTING. 1899. New Peridiniacea from the Atlantic. *Trans. Linn. Soc. Lond.* ser. (Botany) 5(9): 320-342.
- NORRIS, D. & L. BERNER. 1970. Thecal morphology of selected species of *Dinophysis* (Dinoflagellata) from the Gulf of México. *Cont. Mar. Sci.* 15: 145-192.
- NISHITANI, G., S. NAGAI, Y. TAKANO, S. SAKIYAMA, K. BABA & T. KAMIYAMA. 2008. Growth characteristics and phylogenetic analysis of the marine dinoflagellate *Dinophysis infundibulus* (Dinophyceae). *Aquat. Microb. Ecol.* 52: 209-221. doi: 10.3354/ame01233
- OKOLODKOV, Y. 2014. Dinophysiales (Dinophyceae) of the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of México, with a key for identification. *A. Bot. Mex.* 106: 9-71.
- PARK, J., M. KIM, H. JEONG & M. PARK. 2019. Revisiting the taxonomy of the “*Dinophysis acuminata* complex” (Dinophyta). *Harmful Algae* 88: 1-12. doi: 2019.101657
- PARK, M., S. KIM, H. KIM, G. MYUNG, Y. KANG & W. YIH, 2006. First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Aquat. Microb. Ecol.* 45: 101-106.
- PARK, M., K. LEE, H. KIM & S. KIM. 2011. Feeding behavior, spatial distribution and phylogenetic affinities of the heterotrophic dinoflagellate *Oxyphysis oxytoxoides*. *Aquat. Microb. Ecol.* 62: 279-287. doi: 10.3354/ame01474
- PARK, M., M. KIM, S. KIM & W. YIH. 2010. Does *Dinophysis caudata* (Dinophyceae) have permanent plastids? *J. Phycol.* 46: 236-242. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2009.00777.x
- PAULSEN, O. 1949. Observations on dinoflagellates. K. *Danske. Vid. Selek. Skr.* 6(4): 1-67.
- PAVILLARD, J. 1916. Recherches sur les péridiniens du Golfe du Lyon. *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier* 4: 9-70.
- RAHO N., F. RODRÍGUEZ, B. REGUERA & I. MARÍN. 2013. Are the mitochondrial cox1 and cob genes suitable markers for species of *Dinophysis* Ehrenberg? *Harmful Algae* 28: 64-70. http://dx.doi.org/10.1016/j.hal.2013.05.012
- RAHO N., G. PIZARRO, L. ESCALERA, B. REGUERA & I. MARÍN. 2008. Morphology, toxin composition and molecular analysis of *Dinophysis ovum* Schütt, a dinoflagellate of the “*Dinophysis acuminata* complex”. *Harmful Algae* 7: 839-848. doi:10.1016/j.hal.2008.04.006
- RAMPI, L. 1947. Osservazioni sulle Histioneis (Peridinee) raccolte nel Mare Ligure presso Sanremo. *Bull. Inst. Oceanogr.* (Fundation Alberto I, Mónaco). 920: 1-15.
- REGUERA, B., L. VELO-SUÁREZ, R. RAINE & M. PARK. 2012. Harmful *Dinophysis* species: A review. *Harmful Algae* 14: 87-106.
- REGUERA, B., P. RIOBÓ, F. RODRÍGUEZ, P. DÍAZ, G. PIZARRO, B. PAZ, J. FRANCO & J. BLANCO. 2014. *Dinophysis* toxins: causative organisms, distribution and fate in shellfish. Review. *Mar. Drugs* 12: 394-461. doi:10.3390/md12010394
- REGUERA, B. & S. GONZÁLEZ-GIL. 2001. Small cell and intermediate cell formation in species of *Dinophysis* (Dinophyceae, Dinophysiales). *J. Phycol.* 37: 318-333.
- REGUERA, B., S. GONZÁLEZ-GIL & M. DELGADO. 2007. *Dinophysis diegensis* is a life history stage of *Dinophysis caudata* (Dinophyceae, Dinophysiales). *J. Phycol.* 43: 1083-1093. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00399.x
- REHNSTAM-HOLM, A., A. GODHE & D. ANDERSON. 2002. Molecular studies of *Dinophysis* (Dinophyceae) species from Sweden and North America. *Phycologia* 41 (4): 348-357.
- RODRIGUEZ, L., V. GONZÁLEZ, A. MARTÍNEZ, B. PAZ, J. LAGO, V. CORDEIRO, L. BLANCO, J. VIEITES & A. CABADO. 2015. Occurrence of lipophilic marine

- toxins in shellfish from Galicia (NW of Spain) and synergies among them. *Mar. Drugs* 13: 1666-1687.
- SAVILLE-KENT, W. 1881. *A manual of Infusoria*. London, Bogue. 190 pp.
- SCHILLER, J. 1911. Botanische beobachtungen august-september. *Perm. Int. Komm. Eforsch. Der Adria*. 51-52.
- SCHILLER, J. 1928. Die planktischen Vegetationen des adriatischen Meeres. C. Dinoflagellata. 1 Teil. Adiniferidea, Dinophysidaceae. *Archiv für Protistenkunde*. 61: 45-91.
- SCHILLER, J. 1933. Dinoflagellatae (Peridineae) En: *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora*, von Deutschland, Osterreich und der Schweiz (R. Kolkwitz, ed.) Akademische Verlag. Leipzig. 10(3): 617 pp.
- SCHÜTT, F. 1895. Die Peridinnen der Plankton Expedition. I teil. Studien über die Zellen der Peridineen. *Ergebn. Plankton Exped.* 4: 1-170.
- SCHÜTT, F. 1896. Peridinales. En: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Eds. Engler & Prantl Leipzig, Engelmann. 1-30.
- SCHÜTT, F. 1900. Centrifugale und simultane Membran verdickungen. *ib. Wiss. Bot.* 35(3): 470-534.
- SCHRÖDER, B. 1900. Phytoplankton des Golfes von Neapel. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*. 14 (1): 1-38.
- SCHRÖDER, B. 1906. Beiträge zur Kenntnis der Phytoplanktons warmer Meere. Vierteljahr. Naturf. Ges. Zürich. 51: 319-377.
- SCHRÖDER, B. 1911. Adriatisches Phytoplankton. *S. K. Akad. Wiss., Math. Nat. Kl.* 120: 601-657.
- SOLUM, I. 1962. The taxonomy of *Dinophysis* populations in Norwegian waters in view of biometric observations. *Nytt. Mag. Bot.* 10: 5-33.
- SOURNIA, A. 1972. Une periode de poussees phytoplanktoniques pres de Nosy-Be (Madagascar) en 1971. I. Especies rares ounouvelles du phytoplankton. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Oceanogr.* 10 (2) : 151-159.
- SOURNIA, A. 1984. Classification et nomenclature de divers dinoflagellés marins (Dinophyceae). *Phycologia* 23(3): 345-355.
- SOURNIA, A. 1986. *Atlas du fitoplancton marin*. Vol. I. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 219 pp.
- SOURNIA, A., C. BELIN, B. BERLAND, E. ERORD-LE DENN, P. GENTIEU, D. GRZEBYK, C. MARCAILLLOU-LE BAUT, P. LASSUS & F. PARTENSKY. 1991. *Le Phytoplankton Nuisible des Côstes de France. De la biologie à la prévention*. A. Ed. C. Nat. Recherc. Scient. IFREMER. 154 pp.
- SPECTOR, D. 1984. *Dinoflagellates*. Academic Press Inc., London. 545 pp.
- STEIDINGER, K. & K. TANGEN. 1997. Dinoflagellates. En: *Identifying marine phytoplankton*. Ed. Carmelo Tomas. Editorial Academic Press. 858 pp.
- STEIDINGER, K. & J. WILLIAMS. 1970. Dinoflagellates. *Mem. Hourglass Cruise, Pub. Mar. Res. Lab., Fla. Dep. Nat. Res.* 2(148): 1-251.
- STEIN, F. 1883. *Der organismus der infusionsthier nach eigenen forschungen in systematischer reihnenfolge bearbeitet*. III Abth. II. Hälfte. Die Naturges chichte der arthrodelen flagellaten. (Leipzig, Engelmann) 30 pp.
- STEPHENS, T., M. RAGAN, D. BHATTACHARYA & C. CHAN. 2018. Core genes in diverse dinoflagellate lineages include a wealth of conserved dark genes with unknown functions. *Sc. Rep.* 8:17175. doi:10.1038/s41598-018-35620-z.
- TAI, L. & T. SKOGSBERG. 1934. Studies on the Dinophysoidae, marine armored dinoflagellates of Monterey Bay, California. *Arch. F. Protist.* 82: 380-482.
- TAPPAN, H. 1980. *The paleobiology of plant protists*. Freeman, San Francisco, California. 1028 pp.
- TAYLOR, F. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. *Bibl. Bot.* 132: 1-234.
- TRAINER, V., L. MOORE, B. BILL, N. ADAMS, N. HARRINGTON, J. BORCHERT, D. DA SILVA & B. EBERHART. 2013. Diarrhetic shellfish toxins and other lipophilic toxins of human health concern in Washington State. *Mar. Drugs*. 11: 1815–1835.
- WISECAVER, J. & J. HACKETT. 2011. Dinoflagellate genome evolution. *Annu. Rev. Microbiol.* 65:369-87. doi: 10.1146/annurev-micro-090110-102841.

- WOOD, E. 1954. Dinoflagellates of the Australian region. *Austr. J. Mar. Fresh. Res.* 5(2): 171-351
- WOOD, E. 1968. *Dinoflagellates of the Caribbean Sea and adjacent areas*. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. 143 pp.
- ZINSSMEISTER C., T. WILKE & M. HOPPENRATH. 2016. Species diversity of dinophysoid dinoflagellates in the Clarion–Clipperton Fracture Zone, eastern Pacific. *Mar Biodiv.* doi: 10.1007/s12526-016-0607-x.

RECIBIDO: AGOSTO 2020

ACEPTADO: SEPTIEMBRE 2020