

**QUISTES DE *Lingulodinium polyedrum*, PRODUCTOR DE MAREAS ROJAS
EN LA BAHÍA DE TODOS SANTOS (INVIERNO-PRIMAVERA, 2000)**

**CYSTS OF *Lingulodinium polyedrum*, RED TIDE PRODUCING ORGANISM
IN THE TODOS SANTOS BAY (WINTER-SPRING, 2000)**

José Luis Peña-Manjarrez^{1, 4*}

Gilberto Gaxiola-Castro¹

Javier Helenes-Escamilla²

Elizabeth Orellana-Cepeda³

¹ Departamento de Ecología

² Departamento de Geología

Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada

Km 107 carretera Tijuana-Ensenada

Ensenada, Baja California, México

*E-mail: jopema@cicese.mx

³ Facultad de Ciencias Marinas

Universidad Autónoma de Baja California

Km 103 carretera Tijuana-Ensenada

Ensenada, Baja California, México

⁴ Dirección General de Educación en Ciencia y Tecnología del Mar

Secretaría de Educación Pública

Doctor Jiménez 47, Colonia Doctores

México 06090, DF, México

Recibido en junio de 2001; aceptado en septiembre de 2001

RESUMEN

En el periodo invierno-primavera del año 2000 se determinaron por primera vez en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México, de manera cualitativa y semicuantitativa, las abundancias relativas de quistes de dinoflagelados que forman paredes de dinosporina. Se identificaron 18 especies de quistes de hábitats neríticos templado y templado-frío, correspondientes principalmente a las familias Gonyaulacaceae y Congruentidiaceae. Los quistes se encontraron concentrados en la franja costera con profundidades menores a 25 metros, asociados a sedimentos finos superficiales. La especie dominante, tanto en los sedimentos como en la columna de agua de la bahía, fue *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge, la cual es productora de mareas rojas en el área de estudio durante la primavera y el verano .

Palabras clave: dinoflagelados, quistes, marea roja, florecimientos, Bahía de Todos Santos.

ABSTRACT

Dinoflagellate cysts with dinosporin walls were identified for the first time in samples collected at Todos Santos Bay, Baja California, Mexico, during winter-spring 2000. Eighteen neritic species characteristic of temperate to temperate-cool neritic regions were identified, mainly from the Gonyaulacaceae and Congruentidiaceae families. The cysts were concentrated in the coastal zone, at depths shallower than 25 m, associated with surface fine sediments. *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge was the dominant species in both the sediments and in the water column, producing spring and summer red tides in the area.

Key words: dinoflagellates, cysts, red tide, blooms, Todos Santos Bay.

INTRODUCCIÓN

Algunas especies de dinoflagelados producen quistes de resistencia (hipnocigotos) con paredes de dinosporina o quistes temporales de celulosa, como parte de su ciclo de reproducción sexual (Head, 1996; Anderson, 1998). Los quistes de resistencia, formados en el estadio planctónico, se depositan en el fondo marino y, cuando las condiciones son favorables, pueden germinar para formar poblaciones de células vegetativas en la columna de agua (Bolch y Hallegraeff, 1990).

Los ciclos de vida pueden ser muy diferentes entre las especies de dinoflagelados (Nuzzo y Montresor, 1999). Para muchas especies, los principales factores que promueven el enquistamiento y desenquistamiento son la temperatura, la duración del día y las concentraciones de nutrientes (Margalef, 1978; Anderson *et al.*, 1995; Sgrosso *et al.*, 2001). Sin embargo, todavía existen dudas acerca del factor que determina el enquistamiento de algunas especies de dinoflagelados (Cembella, 1998).

En un trabajo reciente, Martínez-Hernández y Hernández-Campos (1991) describen la distribución de quistes de dinoflagelados en los sedimentos superficiales del Golfo de California. Estos autores identificaron 32 morfotipos de quistes, de los cuales los Peridinoides fueron los más abundantes.

Según datos históricos (Holmes *et al.*, 1967; Morey-Gaines, 1981), en el sur de

INTRODUCTION

Some species of dinoflagellates produce resistant cysts (hypnozygotes) with dinosporin walls or temporal cysts, as part of their reproductive cycle (Head, 1996; Anderson, 1998). Resistant cysts formed in the planktonic phase are deposited in the sea floor, and when there are favorable conditions, they can germinate to form populations of vegetative cells in the water column (Bolch and Hallegraeff, 1990).

Life cycles among species of dinoflagellates can differ from one to another (Nuzzo and Montresor, 1999). For many species, the main factors that promote encystment and germination are temperature, day-length and the concentration of nutrients (Margalef, 1978; Anderson *et al.*, 1995; Sgrosso *et al.*, 2001). However, still there are doubts about the key factor that promotes encystment in some species of dinoflagellates (Cembella, 1998).

In a recent study, Martínez-Hernández and Hernández-Campos (1991) described the distribution of dinoflagellates' cysts in surface sediments from the Gulf of California. These authors identified 32 morphotypes among which Peridinoids were the most abundant.

According to historical data (Holmes *et al.*, 1967; Morey-Gaines, 1981) for the southern California area, the bloom of dinoflagellates has been a recurrent event during spring and the beginning of summer, at least since 1901. The species that have been identified as the

California el florecimiento de dinoflagelados es un evento recurrente durante la primavera y principios del verano, al menos desde 1901. Las especies que se han identificado como las más abundantes en el estadio planctónico son *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge y *Prorocentrum micans* (Ehrenberg) (Sweeney, 1975; Gregorio y Pieper, 2000). Sin embargo, las especies encontradas al inicio de los florecimientos de dinoflagelados en esta región han variado. Antes de 1975, la especie dominante durante los florecimientos primaverales era *Prorocentrum micans*, mientras que los florecimientos más intensos a finales del verano y principios del otoño estaban asociados con *Lingulodinium polyedrum* (= *Gonyaulax polyedra*) (Sweeney, 1975). En el sur de California, de 1975 a 1994, se dió una interrupción en los florecimientos anuales de dinoflagelados, a excepción de algunos eventos muy localizados en la costa de Los Angeles, durante 1976 y 1977 (Morey-Gaines, 1981).

En enero de 1995 se presentó un periodo de intensa precipitación pluvial y, posteriormente, en marzo del mismo año y bajo la influencia de vientos Santa Ana, se desarrolló un florecimiento de *Lingulodinium polyedrum* (= *Gonyaulax polyedra*), a lo largo de la costa de la Ensenada del Sur de California (Gregorio y Pieper, 2000), seguido en el mes de abril por otro florecimiento del dinoflagelado heterotrófico *Noctiluca scintillans* (Kahru y Mitchell, 1998). Aunque se desconocen los procesos que determinan el florecimiento de los dinoflagelados en esta área, se ha propuesto que la estratificación de la columna de agua y la disponibilidad de nutrientes favorecen el aumento en la abundancia de células vegetativas o la germinación de quistes bentónicos (Orellana *et al.*, 1993; Gregorio y Pieper, 2000).

Dentro de la Bahía de Todos Santos se conoce muy poco sobre los quistes de dinoflagelados presentes en los sedimentos y, mucho

most abundant in the planktonic phase are *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge and *Prorocentrum micans* (Ehrenberg) (Sweeney, 1975; Gregorio and Pieper, 2000). However, the species found at the beginning of the blooms in this region have varied. Before 1975 the dominant species during spring blooms was *Prorocentrum micans*, while the most intense blooms during late summer and early fall were associated with *Lingulodinium polyedrum* (= *Gonyaulax polyedra*) (Sweeney, 1975). In southern California, from 1975 to 1994, there was an interruption in the annual blooms, except by some localized events in the coast off Los Angeles, during 1976 and 1977 (Morey-Gaynes, 1981).

After a heavy rain period in January 1995, and under the influence of the Santa Ana winds along the coast of the Southern California Bight, a bloom of *Lingulodinium polyedrum* (= *Gonyaulax polyedra*) was developed (Gregorio and Pieper, 2000), followed by another bloom of the heterotrophic dinoflagellate *Noctiluca scintillans* in April of that year (Kahru and Mitchell, 1998). Despite the fact that the processes that determine blooms of dinoflagellates in this area are unknown, it has been proposed that the stratification in the water column and the availability of nutrients favor the increase in the abundance of vegetative cells or the germination of benthic cysts (Orellana *et al.*, 1993; Gregorio and Pieper, 2000).

Little is known about dinoflagellates' cysts inside the Todos Santos Bay and less is known about the processes that determine their formation. The distribution and abundance of dinoflagellates' cysts in sediments and in the water column of the bay, determine the species that potentially may produce blooms when favorable environmental conditions appear. Since the type of dinoflagellates in the bloom will determine the possible nocive effects to other organisms in the trophic chain as well as

menos, sobre los procesos que determinan su formación. La distribución y abundancia de los quistes de dinoflagelados en los sedimentos y en la columna de agua de la bahía determinan las especies que potencialmente producen el florecimiento, al presentarse las condiciones ambientales favorables. El tipo de dinoflagelados presentes en el florecimiento determinará los posibles efectos nocivos para los demás organismos de la cadena trófica y para el hombre. Por lo tanto, la caracterización de los quistes y de los factores que determinan el desenquistamiento, constituye información útil para prevenir condiciones potencialmente dañinas para la salud de la población en lugares cercanos al desarrollo de estos florecimientos.

MATERIALES Y MÉTODOS

En septiembre de 1999 se recolectaron muestras de sedimentos en 32 estaciones distribuidas en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México (31°40'–31°56'N; 116°36'–116°50'W), a fin de conocer de manera preliminar la distribución general de quistes de dinoflagelados en el área. A partir de los resultados de este análisis preliminar se seleccionaron siete estaciones: El Sauzal (SZ), Las Rosas (LR), Marina Coral (MC), C1, Puerto Interior (PI), A5 y Punta Banda (PB) (fig. 1). Estas estaciones se tomaron como base para estudiar las abundancias relativas de quistes de dinoflagelados en los sedimentos y en la columna de agua, así como su variabilidad en el tiempo.

En las estaciones seleccionadas, se recolectaron muestras mensuales de sedimentos superficiales, durante el periodo comprendido entre noviembre de 1999 y junio de 2000. La recolección se realizó por medio de una draga tipo nucleador de caja de 3.5 dm³, siguiendo el contorno de la línea de costa entre El Sauzal y Punta Banda (fig. 1). Al sistema de cierre de la draga se le adaptaron unas cubiertas de hule para lograr un cierre hermético, con el fin de

to humans, the characterization of the cysts and the factors that determine germination are useful information to prevent potentially harmful conditions to the populations in places near to the development of the blooms.

MATERIALS AND METHODS

To get an idea of the distribution of cysts of dinoflagellates in the area, samples of sediments from 32 stations in the Todos Santos Bay, Baja California, Mexico (31°40'–31°56'N; 116°36'–116° 50'W) were collected in September 1999. Based on the results of this previous analysis, we selected seven stations for monthly sampling: El Sauzal (SZ), Las Rosas (LR), Marina Coral (MC), C1, Inner Port (PI), A5 and Punta Banda (PB) (fig. 1). This stations were used to study the relative abundances of cysts in both the sediments and the water column, as well as their variability with time.

In the selected stations, monthly samples of surface sediments were collected from November 1999 to June 2000, using a box-corer-type dredge of 3.5 dm³, following the contour of the shoreline between El Sauzal and Punta Banda (fig. 1). Rubber covers were adapted to the closing system of the dredge for a hermetic closure to avoid "washing" the sediment when lifting the dredge, and the consequent loss of cysts.

The sediment was preserved at 4°C to process it later by the palynological technique used to separate resistant cysts (Wood *et al.*, 1996). A sample of 10 g of sediment was taken and treated with hydrochloric and hydrofluoric acids to eliminate carbonates, organic matter and silicates. The residue was then sieved to retain the fraction between 25 and 138 µm. Once the resistant organic fraction was separated by density gradient using sodium polytungstate ($\rho = 1.8 \text{ g/cm}^3$) as heavy liquid, a constant volume was taken with a micropipette

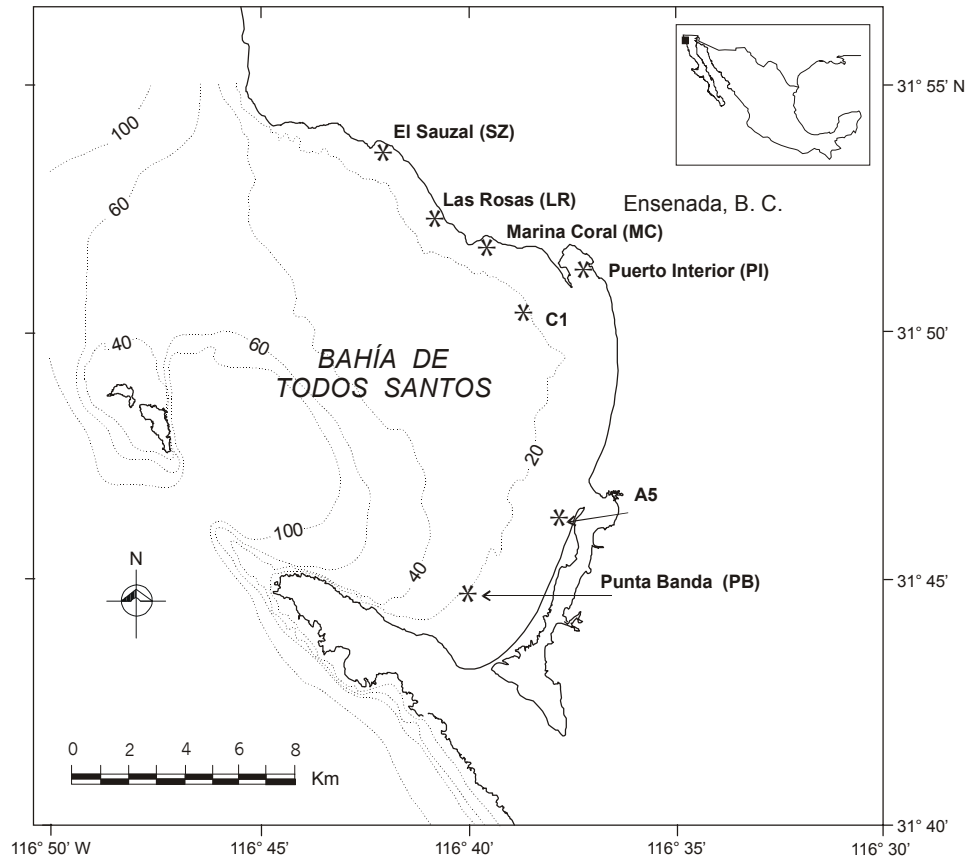


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo de agua (0–3 m de profundidad) y sedimento (6–23 m de profundidad) en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Isóbatas en metros.
Figure 1. Location of the sampling stations of water (0–3-m-deep) and sediments (6–23-m-deep) in the Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. Isobates in meters.

evitar el “lavado” del sedimento al subir la draga y la consecuente pérdida de quistes.

El sedimento se conservó a 4°C para después procesarlo con la técnica palinológica utilizada para separar los quistes de resistencia (Wood *et al.*, 1996). Se tomaron 10 g de sedimento que fueron tratados con ácidos clorhídrico y fluorhídrico para eliminar los carbonatos, la materia orgánica y los silicatos. El sedimento residual se tamizó para retener la fracción entre 25 y 138 μm . La fracción

to prepare permanent slides in glycerin-jelly. The cysts in all the slides were identified and counted by optic transmitted light microscopy. The relative abundances were calculated for each species and these were classified according to the following criteria: rare species (< 5%), common species (5–50%) and dominant species (> 50%).

At the same stations, samples from the water column were collected with a segmented pipe sampler, with 3-m-long segments

orgánica de quistes de resistencia fue separada por su gradiente de densidad con politungstato de sodio ($\rho = 1.8 \text{ g/cm}^3$) como líquido pesado, tomando de ella un volumen constante, con ayuda de una micropipeta para preparar láminas permanentes en gelatina-glicerinada. Los quistes en todas las láminas se identificaron y contaron por medio de microscopía óptica de luz transmitida. Se calcularon las abundancias relativas de cada especie y éstas se clasificaron de acuerdo al siguiente criterio: especies raras ($< 5\%$), especies comunes (de 5 a 50%) y especies dominantes ($> 50\%$).

En las mismas estaciones se recolectaron muestras de la columna de agua por medio de un tubo muestreador segmentado de 3 m de longitud por segmento (Sutherland *et al.*, 1992), modificado por Orellana *et al.*, (1999) y validado estadísticamente por Montiel (1998). Las muestras fueron depositadas en botellas de plástico oscuro y fijadas con solución de lugol-acetato. Posteriormente se sedimentaron en cámaras de 5, 10 o 50 ml, según sus abundancias, siguiendo el método de Utermöhl (1958). La identificación y conteo de quistes temporales de celulosa se realizó con microscopio óptico. Los conteos de muestras procedentes de eventos de marea roja se realizaron en cámaras Sedgewick-Rafter de 1 ml de capacidad, con un microscopio óptico de contraste de fases.

RESULTADOS

Se identificaron 18 especies de quistes de resistencia en los sedimentos, los cuales correspondieron principalmente a las familias Gonyaulacaceae (Lindemann) y Congruentidiaceae (Schiller), de hábitats neríticos templado a templado-frío (tabla 1). La especie dominante fue *Lingulodinium polyedrum* (fig. 2), con una abundancia relativa del 53%. *Quinquecupis concreta* (Reid) Harland y *Operculodinium centrocarpum* (Wall y Dale) fueron comunes en los sedimentos de la bahía,

(Sutherland *et al.*, 1992), modified by Orellana *et al.* (1999) and validated by Montiel (1998). Samples were placed in dark plastic bottles and fixed with a solution of lugol-acetate. Samples were then settled in chambers of 5, 10 or 50 ml regarding their abundances and following the Utermöhl (1958) method. The identification and count of temporal cellulose cysts was done with an optical microscope. For samples from the red-tide events, counts were done in 1-ml Sedgewick-Rafter chambers with an optic phase-contrast microscope.

RESULTS

Eighteen species of cysts were identified in the sediments which belong mainly, to two families: the Gonyaulacaceae (Lindemann) and the Congruentidiaceae (Schiller), from temperate to temperate-cold neritic habitats (table 1). The dominant species was *Lingulodinium polyedrum* (fig. 2) with a relative abundance of 53%. *Quinquecupis concreta* (Reid) Harland and *Operculodinium centrocarpum* (Wall and Dale) were common in the sediments of the bay, with relative abundances of 16% and 12%, respectively. The rest of the species show relative abundances lower than 5% and are considered as rare occurrences.

The relative abundance of the resistant cysts of *L. polyedrum* in sediments was nearly constant during the fall-winter months (fig. 3) but declined at the beginning of spring (March-April), when the first bloom of year 2000 was observed (April 4).

The concentration of cellulose cysts in the water column at stations LR and PB (fig. 3) had values between $90 \cdot 10^3$ and $400 \cdot 10^3$ cysts L^{-1} by late winter (fig. 3b, g), while values remained lower for the rest of the stations. The concentration of cysts increased slightly at the end of April and the beginning of May, reaching maximum values of $400 \cdot 10^3$ cysts L^{-1} at the station MC (fig. 3c), by middle May. At the

Tabla 1. Distribución y abundancia relativa de quistes de dinoflagelados en sedimentos superficiales de la Bahía de Todos Santos. Nomenclatura de las estaciones de acuerdo al texto, y a la figura 1 (ejemplo: SZ = El Sauzal). Familias representadas: C = Congruentidiaceae, G = Gonyaulacaceae y Pk = Polykrikaceae. Abundancias relativas: (+) = especies raras (< 5%); (++) = especies comunes (5 a 50%); y (+++) = especies abundantes (> 50%) . Los números en las columnas representan los meses con presencia de quistes de resistencia: 11 = noviembre de 1999; 1 = enero, 2 = febrero, 3 = marzo, 4 = abril, 5 = mayo y 6 = junio de 2000.

Table 1. Distribution and relative abundance of dinoflagellates' cysts in surface sediments from the Todos Santos Bay. Station labels are according to text and to figure 1 (example: SZ = El Sauzal). Families represented: C = Congruentidiaceae, G = Gonyaulacaceae and Pk = Polykrikaceae. Relative abundances: (+) = rare species (< 5%); (++) = common species (5 – 50%); (+++) = abundant species (> 50%) . The numbers in the columns represent the months when resistant cysts were present (11= November 1999; 1 = January, 2 = February, 3 = March, 4 = April, 5 = May and 6 = June, 2000).

Especies (nomenclatura Palinológica)	Afinidad Biológica	Familia	Abund. Relat.	Estaciones												
				SZ	LR	MC	C1	PI	A5	PB						
<i>Achomospaera</i> sp. (Evvitt, 1963)	Desconocida	G	+													6
<i>Algidasphaeridium minutum</i> (Harland y Reid, 1980) De Vernal <i>et al.</i> , 1989	Desconocida, probablemente <i>Protopteridinium</i>	C	+													11
<i>Ataxiodinium choane</i> (Reid, 1974)	<i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparede y Lachmann 1859) Diesing, 1866	G	+	1		11,1, 2, 6										1, 6
<i>Brigantidinium majusculum</i> (Reid, 1977)	<i>Protopteridinium sinuosum</i> (Lemmerman)	C	+							1						
<i>Halodinium cf. minor</i> (Bujak, 1984)	Acritarca	--	+	1						1						1
<i>Lejeunecysta sabrina</i> (Reid, 1977) Bujak, 1984	<i>Protopteridinium leone</i> (Pavillard, 1916) Balech, 1974	C	+										11, 1	11, 1		
<i>Lingulodinium machaerophorum</i> (Deflandre y Cookson, 1955) Wall, 1967	<i>L. polyedrum</i> (Stein, 1883) Dodge, 1989	G	+++	11,1, 2,3,4, 6	1,2,6	11,1, 2,3,6	6	11,1, 2,3,4, 5,6	11,1, 2,3,4, 6	11,1, 2,3,4, 5,6	11,1, 2,3,4, 5,6	11,1, 2,3,6				
<i>Operculodinium centrocarpum</i> (Deflandre y Cookson, 1955) Wall, 1967	<i>Protoceratium reticulatum</i> (Claparede y Lachmann, 1859) Butschli, 1959	G	++							1				1,2,3, 6		

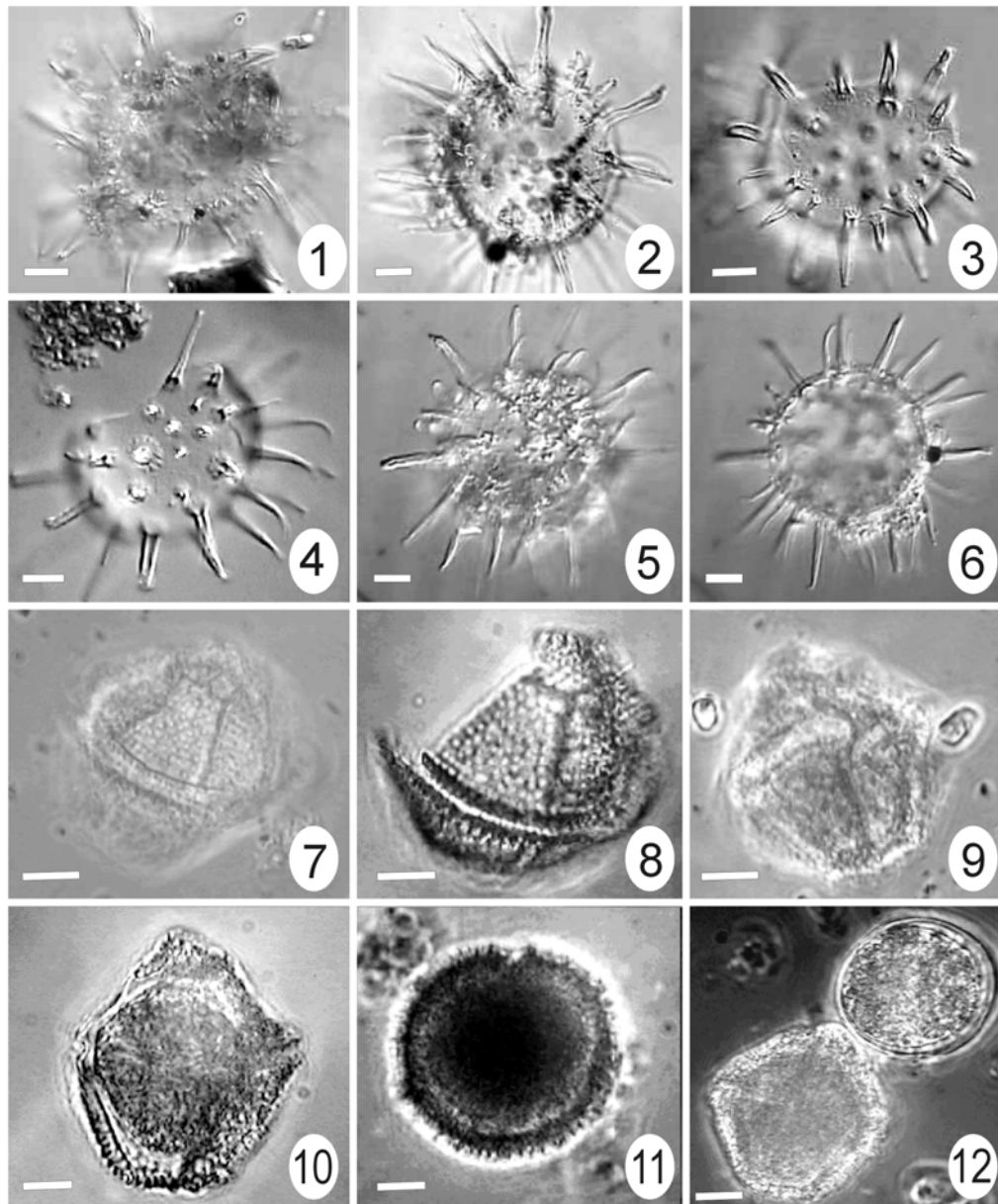


Figura 2. *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge (= *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre y Cookson [Wall])). (1–6) Quistes encontrados en sedimentos, $\times 400$. (7–12) Células tecadas y quistes temporales en columna de agua, $\times 400$. Escalas gráficas = 10 μm .

Figure 2. *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge (= *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre and Cookson [Wall])). (1–6) Cysts found in sediments, $\times 400$. (7–12) Thecate cells and temporal cysts in the water column, $\times 400$. Graphic scales = 10 μm .

con abundancias relativas de 16% y 12%, respectivamente. El resto de las especies aparecen con abundancias relativas menores a 5% y se consideran como especies raras.

La abundancia relativa de quistes de resistencia de *L. polyedrum* en los sedimentos permaneció casi constante durante los meses de otoño-invierno (fig. 3), pero disminuyó al inicio de la primavera (marzo-abril) cuando se observó el primer florecimiento del año 2000 (4 de abril).

La concentración de quistes de celulosa en la columna de agua en las estaciones LR y PB (fig. 3) presentó valores entre $90 \cdot 10^3$ y $400 \cdot 10^3$ quistes L^{-1} hacia a finales del invierno (fig. 3b, g), manteniéndose valores bajos para el resto de las estaciones. La concentración de quistes se incrementó ligeramente a finales de abril y principios de mayo, alcanzando valores máximos de $400 \cdot 10^3$ quistes L^{-1} en la estación MC (fig. 3c), a mediados de mayo. Hacia finales de mayo y principios de junio se mantuvo una tendencia similar en el aumento de la concentración de quistes de celulosa en la columna de agua. Esto coincide con la presencia de las células vegetativas de *L. polyedrum* en la bahía, cuando se produjeron los dos eventos de marea roja. El primero de éstos fue de poca duración (del 4 al 12 de abril) y menor intensidad. El segundo tuvo una mayor duración (5 de mayo al 22 de junio) y presentó pulsos intermitentes de altas concentraciones.

Durante los dos eventos, la composición y abundancia de quistes de celulosa en la columna de agua presentó un predominio de *L. polyedrum*, además de una elevada concentración de quistes de *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III y *Prorocentrum micans* (Ehrenberg).

end of May and the beginning of June, a similar trend in the increase of cellulose cysts continued. This coincides with the presence of vegetative cells of *L. polyedrum* in the bay, when two red-tide events took place. The first one was short (April 4 – 12) and had a less intensity. The second lasted longer (May 5 – June 22) and had intermittent pulses of high concentrations of cysts.

Cellulose cysts of *L. polyedrum* dominated the phytoplankton assemblages in the water column during both events. Also, high concentrations of cysts of *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III and *Prorocentrum micans* (Ehrenberg) were present.

DISCUSSION

The species of resistant cysts in the sediments of the bay form assemblages like those reported from areas with similar ecological conditions (Matsuoka, 1985; Rochon *et al.*, 1999). Except for *Algidasphaeridium minutum*, *Polysphaeridium sohary* subsp. *ktana* and *Spiniferites bentorii*, all of them are species whose planktonic phases belong to the dinoflagellate flora described for the region (Kimor, 1981; Montiel, 1998).

According to the results for the distribution of resistant cysts, localized areas with depths less than 25 m and associated with the fine sediments fraction can be defined as “discrete seedbeds” in the coastal fringe of the bay. This indicates that local blooms of dinoflagellates are produced by populations whose resistant forms are inside the bay.

It is possible that this pattern is present along the Southern California Bight (SCB), as previously reported for this area (Kahru and Mitchell, 1998; Gregorio and Pieper, 2000), thus a “regional seedbed” should be considered, in which cysts are concentrated in the

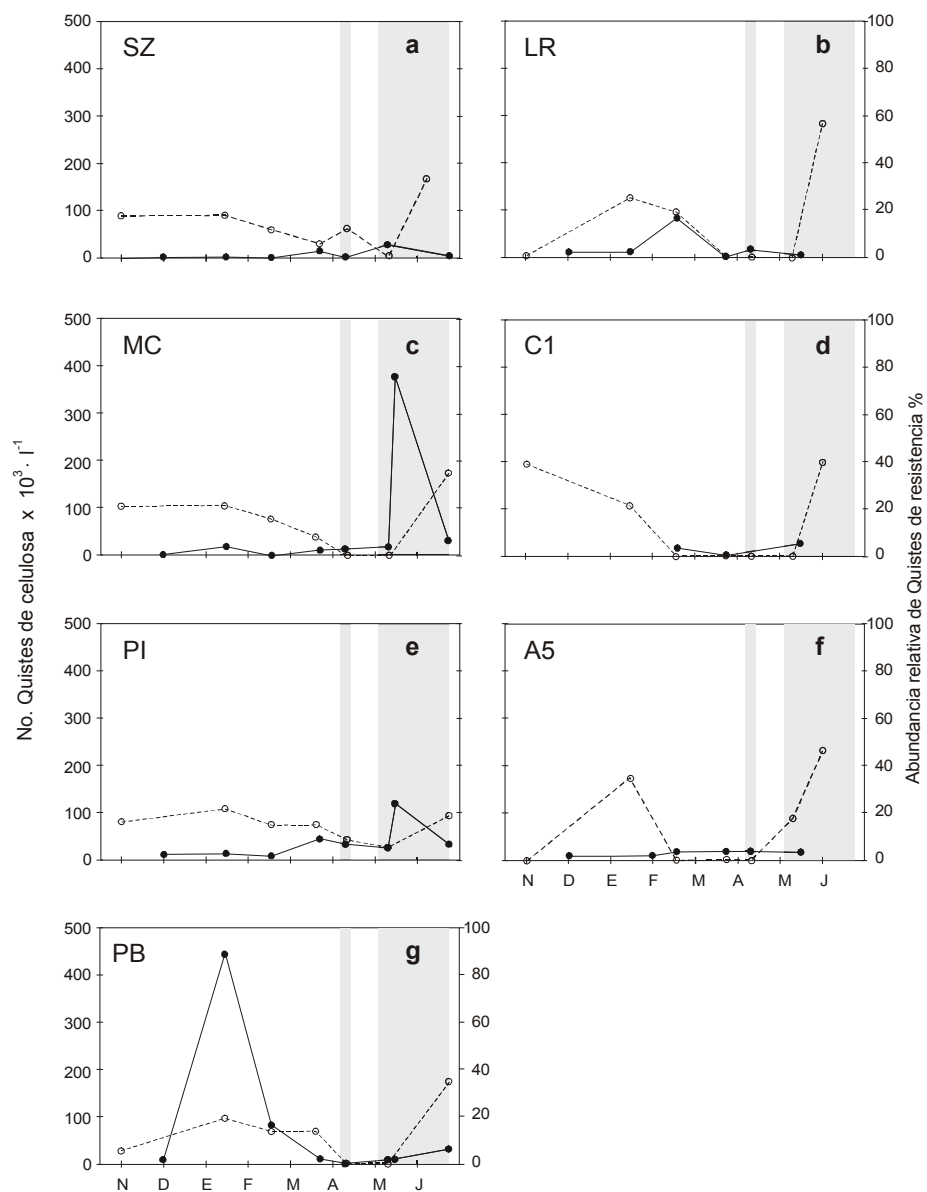


Figura 3. Concentración total de quistes de celulosa en columna de agua (0 – 3 m) y abundancia relativa de quistes de resistencia en sedimentos superficiales para las siete estaciones (SZ, LR, MC, C1, PI, A5 y PB), de noviembre de 1999 a junio de 2000. Las áreas sombreadas indican los dos eventos de marea roja. La línea continua corresponde a los quistes de celulosa y la punteada a los de resistencia.

Figure 3. Total concentration of cellulose cysts in the water column (0 – 3 m) and relative abundance of resistant cysts found in surface sediments for the the seven stations (SZ, LR, MC, C1, PI, A5 and PB), from November 1999 to June 2000. Shaded areas indicate the two red tide events. The solid line corresponds to cellulose cysts and the dashed line corresponds to resistant cysts.

DISCUSIÓN

Las especies de quistes de resistencia identificados en los sedimentos de la bahía integran conjuntos conocidos, en áreas con condiciones ecológicas similares (Matsuoka, 1985; Rochon *et al.*, 1999). A excepción de *Algidasphaeridium minutum*, *Polysphaeridium zohary* subsp. *ktana* y *Spiniferites bentorii*, todas las especies presentan estadios vegetativos planctónicos que corresponden a la flora de dinoflagelados descritos para las costas de la región (Kimor, 1981; Montiel, 1998).

De acuerdo con los resultados de distribución de los quistes de resistencia, se pueden definir áreas localizadas como “semilleros discretos” en la franja costera de la bahía. Estas son zonas con altas concentraciones de quistes de resistencia que se encuentran localizadas a profundidades menores de 25 m y asociadas a la fracción de sedimentos finos, lo que indica que los florecimientos locales de dinoflagelados son producidos por poblaciones cuyas formas de resistencia se encuentran dentro de la bahía.

Es posible que este patrón se presente a todo lo largo de la Ensenada del Sur de California (ESC), como ha sido reportado anteriormente (Kahru y Mitchell, 1998; Gregorio y Pieper, 2000). De ser así, podemos hablar de un “semillero regional” en el cual los quistes están concentrados en la franja costera de aguas someras. La ESC puede entonces ser considerada como una “región de inicio” de los florecimientos, equivalente a las descritas por Anderson *et al.* (1983) y Anderson y Keafer (1985) para la zona costera del Atlántico Norte.

Los grandes florecimientos de *L. polyedrum* como una de las principales especies causantes de mareas rojas recurrentes en la bahía, están relacionados con las grandes abundancias de los quistes identificados durante todos los meses del estudio.

shallow-water coastal fringe. This zone in the SCB can be considered as a bloom “source region” similar to those described by Anderson *et al.* (1983) and Anderson and Keafer (1985) for the North Atlantic coastal zone.

Large blooms of *L. polyedrum*, as one of the main producers of red tides in the bay, are related to high abundances of the cysts identified during the study.

Higher abundances of cellulose cysts of *L. polyedrum* in the water column were present at stations PB and LR during January and February (late winter), coinciding with the higher abundances of vegetative cells for these months.

In general, counts of vegetative cells in the water column had relatively high abundances in November, decreasing in the winter. This can be due to the fact that the decrease in both the surface water temperature and the daylight-time are limiting factors for the bloom, inducing the formation of temporal resistant cysts from temporal cysts. This explains the decrease of temporal cysts in winter and the lack of a bloom.

However, when the surface water temperature increases during early spring, it seems that the “thermal window” (Anderson, 1998) is reached for this species, at approximately 17°C, favoring the germination of resistant structures and a decrease of their relative abundance in surface sediments.

Resistant cysts remain at “rest” in the sediments during autumn and winter, germinate in spring producing the first bloom, and vegetative cells of dinoflagellates produce new resistant cysts that are deposited in the sediments. These resistant cysts could require approximately a month to mature, time when the temperature increases but remains within an optimal range for the development of this species. According to our field observations, the “thermal window” for *L. polyedrum* could be

Las mayores abundancias de quistes de celulosa de *L. polyedrum* en la columna de agua se presentaron en las estaciones PB y LR durante enero y febrero (finales del invierno), coincidiendo con las mayores abundancias de células vegetativas en los mismos meses.

En general, los conteos en la columna de agua presentaron abundancias relativamente altas de células vegetativas en noviembre, y disminuyeron conforme avanzaba el invierno (fig. 3). Esto puede deberse a que tanto el descenso de la temperatura superficial del agua como la disminución de las horas de luz sean factores limitantes para el florecimiento, induciendo a la formación de quistes de resistencia a partir de quistes temporales. Esto explicaría la disminución de quistes temporales en invierno y la ausencia del florecimiento.

Sin embargo, cuando la temperatura ambiente se incrementa al inicio de la primavera, aparentemente se alcanza la “ventana térmica” (Anderson, 1998) para esta especie, aproximadamente a los 17°C, favoreciendo el desenquistamiento de las estructuras de resistencia y la disminución de sus abundancias relativas en el sedimento superficial.

Los quistes de resistencia permanecen en “reposo” durante otoño e invierno en los sedimentos y germinan en primavera produciendo el primer florecimiento, mientras que las células vegetativas de dinoflagelados, forman nuevos quistes de resistencia que se depositan en los sedimentos. Estos quistes de resistencia podrían requerir aproximadamente de un mes para madurar, que es el tiempo durante el cual la temperatura continúa en ascenso pero, aún dentro del intervalo óptimo para el desarrollo de la especie. De acuerdo con nuestras observaciones en el medio natural, la “ventana térmica” para *L. polyedrum* podría ubicarse en el intervalo de 17°C a 21.5°C, coincidiendo con los experimentos de Kokinos y Anderson (1995) quienes reportan el crecimiento máximo a los 20°C.

between 17°C and 21.5°C. This coincides with the experiments of Kokinos and Anderson (1995) who reported a maximum growth at 20°C.

A new germination of cysts produced another bloom in May and favorable conditions remained until June. A high abundance of cellulose cysts in the water column was registered for stations IP, MC and PB. The first two places had less dynamic conditions in the water column since they are protected by physical structures and breakwaters.

During the blooms of April and May, amoeboid cells were produced, as those described by Gregorio and Pieper (2000) at La Jolla, California. These cells belong to hypnozygotes in “latent stage” that either can be re-incorporated to the vegetative phase once the environmental conditions are favorable or settle in the sediments to repeat the annual cycle. A higher concentration of temporal cysts was observed in the water column during the April and May–June blooms. At the end of these events, the relative abundance of resistant cysts in the sediments increased. Therefore, these cysts could be considered as being deposited during this period.

The factors that determine the encystment are not totally understood, although some laboratory experiments suggest that the induction to sexual reproduction in some species of dinoflagellates occurs as a result of nutrient limitation. However, there is no evidence that this limitation *in situ* has the same effect (Anderson *et al.*, 1980; Kremp and Heiskanen, 1999). It has been demonstrated that the temperature and the daylight length determine the encystment in dinoflagellates that produce calcareous cysts (*Scrippsiella rotunda*, *Pentaparsodinium tyrrhenicum* and *Calciodinellum operosum*) (Sgrosso *et al.*, 2001). A higher rate of encystment can be determined by the variation in the concentration of the nutrients in the bay. However, it is

Una nueva germinación de quistes produjo otro florecimiento en mayo. Las condiciones favorables para este florecimiento se mantuvieron hasta junio, con una mayor abundancia de quistes de celulosa en la columna de agua en las estaciones PI, MC y PB. Las dos primeras presentan condiciones de menor dinámica en la columna de agua, por ser áreas protegidas por estructuras físicas y rompeolas.

Durante los florecimientos de abril y mayo se generaron células ameboidales como las descritas por Gregorio y Pieper (2000) para el área de La Jolla, California. Estas células corresponden a hipnocigotos en "estado latente", los cuales pueden reincorporarse a la etapa vegetativa mientras las condiciones ambientales sean favorables, o bien, sedimentarse para repetir el ciclo anual. En los florecimientos de abril y de mayo-junio se observó mayor concentración de quistes temporales de celulosa en la columna de agua, al término de los cuales aumentó la abundancia relativa de quistes de resistencia en los sedimentos. Debido a su incremento, éstos podrían considerarse como quistes depositados durante el mismo periodo.

Los factores que determinan el enquistamiento no han sido totalmente comprendidos, aunque algunos trabajos de laboratorio sugieren que la inducción a la reproducción sexual en algunas especies de dinoflagelados ocurre como resultado de la limitación por nutrientes. Sin embargo, no existe evidencia de que la limitación *in situ* tenga el mismo efecto (Anderson *et al.*, 1980; Kremp y Heiskanen, 1999). En especies de dinoflagelados que producen quistes calcáreos (*Scrippsiella rotunda*, *Pentaparsodinium tyrrhenicum* y *Calciodinellum operosum*) se ha demostrado que el enquistamiento está determinado principalmente por la temperatura y por la duración del día-luz (Sgrosso *et al.*, 2001).

Una mayor tasa de enquistamiento podría estar determinada por la variación de la concentración de nutrientes en la bahía, sin

necessary to develop further studies in this area during longer periods of time, along with field and laboratory experiments to prove this hypothesis.

CONCLUSIONS

Given the highest relative abundance of resistant cysts in both, the water column and the sediments, in the coastal shallow-water fine-sediment fringe of the Todos Santos Bay, it is considered a concentration area, that acts as a seed source for red tides produced by *Lingulodinium polyedrum*.

It seems that resistant cysts form when adverse temperature conditions (cold water) are present, while cellulose cysts are produced when hypnozygotes are within the optimum "thermal window" for the growth of this species (17–21.5°C).

The interval in which both blooms of the year 2000 occurred suggests that there is a maturing process for the resistant cysts that lasts approximately a month. Concentration of nutrients, day-length and temperature can be the factors that determine their germination.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to the Consejo del Sistema Nacional de Educación Tecnológica and to the Dirección General de Educación en Ciencia y Tecnología del Mar for the PROMEP 98086P scholarship and the economic support of the project 1459.99 granted to the first author. Thanks also to J. Sidón, L.D. Arce and M. Díaz for their help in the fieldwork; to J.M. Domínguez and F. Ponce for their support with graphics; and to three anonymous reviewers for their comments and suggestions.

English translation by Adrián R. López.

embargo, es necesario realizar mayores estudios en el área, durante un período más largo y con experimentación de campo y de laboratorio, con el fin de probar esta hipótesis.

CONCLUSIONES

Dado que presentó la mayor abundancia relativa de quistes tanto en la columna de agua como en los sedimentos, la franja costera de aguas someras, con sedimentos finos, de la Bahía de Todos Santos es un área de concentración de quistes de resistencia y funciona como semillero para la formación de mareas rojas de *L. polyedrum*.

Al parecer, los quistes de resistencia se forman cuando se presentan condiciones adversas de temperatura (aguas frías), mientras que los quistes de celulosa se producen cuando los hipnocigotos se encuentran dentro de la “ventana térmica” óptima para el crecimiento de esta especie.

El intervalo en que se produjeron los dos florecimientos del año 2000 sugiere un proceso de maduración de quistes de resistencia de aproximadamente un mes. La concentración de nutrientes, la duración del día y la temperatura, pueden ser los factores determinantes para inducir el desenquistamiento.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Consejo del Sistema Nacional de Educación Tecnológica y a la Dirección General de Educación en Ciencia y Tecnología del Mar por su apoyo con la beca PROMEP 98086P y por el financiamiento al Proyecto 1459.99, otorgados al primer autor. Agradecen también a J. Sidón, L.D. Arce y M. Díaz, por la ayuda en el trabajo de campo; a J.M. Domínguez y F. Ponce, por el apoyo gráfico; y a los tres revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Anderson, D.M. (1980). Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. *J. Phycol.*, 16: 166–172.
- Anderson, D.M. (1998). Physiology and Bloom Dynamics of Toxic *Alexandrium Species*, with Emphasis on Life Cycle Transitions. In: D.M. Anderson, A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff (eds.), *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 29–48.
- Anderson, D.M. and Keafer, B.A. (1985). Dinoflagellate cyst dynamics in coastal and estuarine waters. In: D.M. Anderson, A.W. White and D.G. Baden (eds.), *Toxic Dinoflagellates*. Proc. 3rd Intn'l. Conf., Elsevier, New York, pp. 219–224.
- Anderson, D.M., Chisholm, S.W. and Watras, C.J. (1983). The importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, 76: 179–190.
- Anderson, D.M., Fukuyo Y. and Matsuoka, K. (1995). Cyst methodologies. In: G.M. Hallegraeff, D.M. Anderson and A.D. Cembella (eds.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33. UNESCO. Paris, pp. 229–249.
- Bolch, C.J. and Hallegraeff, G.M. (1990). Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Bot. Mar.*, 33: 173–192.
- Cembella, A.D. (1998). Ecophysiological Processes and Mechanisms: Towards Common Paradigms for Harmful Algal Blooms. In: D.M. Anderson, A.D. Cembella and G.M. Hallegraeff (eds.), *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 649–652.
- Gregorio, E.D. and Pieper, R.E. (2000). Investigations of red tides along the Southern California Coast. *Bull. Southern California Acad. Sci.*, 99: 147–160.
- Head, M.J. (1996). Modern dinoflagellate cyst and their biological affinities. In: J. Jansonius and D. C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas, 3: 1197–1248.

- Holmes, R.W., Williams, P.M. and Eppley, R.W. (1967). Red water in La Jolla Bay, 1964-1966. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 503-512.
- Kahru, M. and Mitchell, G. (1998). Spectral reflectance and absorption of a massive red tide off southern California. *J. Geophys. Res.*, 13: 21601-21609.
- Kimor, B. (1981). Seasonal and bathymetric distribution of thecate and nonthecate dinoflagellates off La Jolla, California. *CalCOFI Invest. Rep.*, 22: 126-134.
- Kokinos, J.P. and Anderson, D.M. (1995). Morphological development of resting cyst in culture of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* (= *L. machaerophorum*). *Palynology*, 19: 143-166.
- Kremp, A. and Heiskanen, A.S. (1999). Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Mar. Biol.*, 134: 771-777.
- Margalef, R. (1978). Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.
- Martínez-Hernández, E. y Hernández-Campos, H.E. (1991). Distribución de quistes de dinoflagelados y acritarcas en sedimentos holocénicos del Golfo de California. *Instituto de Geología, UNAM. Paleontología Mexicana* 57: 133 pp.
- Matsuoka, K. (1985). Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Nagasaki Bay and Sensaki Bay, west Japan. *Bull. Fac. Lib. Arts, Nagasaki Univ.*, (Nat. Science), 25: 21-115.
- Montiel, N.M. (1998). Composición fitoplanctónica en la columna de agua en muestras colectadas con tubo muestreador segmentado. Tesis de licenciatura, U.A.B.C., F.C.M., Ensenada, B.C. 39 pp.
- Morey-Gaines, G. (1981). The ecological role of dinoflagellate blooms in the Los Angeles-Long Beach Harbor. Ph. D. Dissertation. Department of Biological Sciences. University of Southern California. Los Angeles. USC Sea Grant Publication No. USCSG-TD-01-81.
- Nuzzo, L. and Montresor, M. (1999). Different encystment patterns in two calcareous cyst-producing species of the dinoflagellate genus *Scrippsiella*. *J. Plankton Res.*, 21: 2009-2018.
- Orellana-Cepeda, E., Morales-Zamorano, L.A. and Castro-Castro, N. (1993). A conceptual model of coastal red tides off Baja California. *VI Int. C. Toxic Mar. Phytoplankton*, p. 152.
- Orellana-Cepeda, E., Banda-Bermúdez, L. y Morales Zamorano, L.A. (1999). Una alternativa rápida de monitoreo de fitoplancton nocivo en cultivos de mejillón. *IV Congreso Latinoamericano de Malacología. Coquimbo, Chile.*
- Rochon, A., De Vernal, A., Turon, J.L., Matthiessen, J. and Head, M.J. (1999). Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Cont. Ser.* 35. 150 pp.
- Sgrosso, S., Esposito, F. and Montresor, M. (2001). Temperature and daylength regulate encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 211: 77-87.
- Sutherland, T.F., Leonard, C. and F.J.R. Taylor (1992). A segmented pipe sampler for integrated profiling of the upper water column. *J. Plankton Res.*, 14: 915-923.
- Sweeney, B.M. (1975). Red tides I have known. In: V.R. LoCicero (ed.), *Proceedings of the first international conference on toxic Dinoflagellate blooms.* Mass. Sci. Tech. Foundation. Wakefield, Massachusetts, pp. 225-234.
- Utermöhl, H. (1958). Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Verh., Int. Ver. Limnol.*, 9: 1-38.
- Wood, G.D., Gabriel, A.M. and Lawson, J.C. (1996). Palynological Techniques—Processing and Microscopy. In: J. Jansonius and D.C. McGregor (eds.), *Chapter 3. Palynology: principles and applications.* American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 1: 29-50.