

DINOFLAGELADOS EPÍFITOS EN MACROALGAS DE CHARCOS INTERMAREALES DE LAS ISLAS CANARIAS: ¿ESPECIFICIDAD O INDIFERENCIA?

SARA BARRANCOS¹, NEREIDA M. RANCEL-RODRÍGUEZ², DANIEL ALVAREZ-CANALI & MARTA SANSÓN²

¹. Grup de Recerca d'Ecologia Aquàtica. Universitat de Vic. C. de la Laura, 13. Apdo. Postal 08500 Vic. Barcelona – España. sara.barrancos@uvic.cat

². Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal. Universidad de La Laguna. Apdo. Postal 456. 38200 La Laguna. Tenerife – España. nrrodri@ull.es; dalvarec@ull.edu.es; msanson@ull.edu.es

Barrancos, S., N.M. Rancel-Rodríguez, D. Álvarez-Canali & M. Sansón (2023). Epiphytic dinoflagellates in macroalgae of intertidal pools of the Canary Islands: specificity or indifference. *Vieraea* 48: <https://doi.org/10.31939/vieraea.2025.48.07>

ABSTRACT: Marine macroalgae are vulnerable to be colonized by benthic dinoflagellates. Temporal and spatial variability of dinoflagellates on algal hosts is still a poorly studied topic. To investigate the interaction between marine macroalgae and epiphytic microalgae an infralittoral pool in the rocky platform of Punta del Hidalgo (N Tenerife) was selected. This study focused on the composition of dinoflagellate communities on different abundant macroalgae in the Canary Islands marine flora, such as *Anadyomene saldanhae*, *Asparagopsis taxiformis*, *Cladophora liebethuthii*, *Colpomenia*

sinuosa, *Dictyota dichotoma*, *Halopteris scoparia*, *Hydroclathrus clathratus* and *Lobophora schneideri*. Benthic dinoflagellates of the genera *Amphidinium*, *Coolia*, *Ostreopsis* and *Prorocentrum* were identified. Morphological characteristics of dinoflagellates were studied both under light microscopy and scanning electron microscopy (SEM). Although individuals of benthic dinoflagellates were not numerous, the two most abundant genera were *Coolia* and *Ostreopsis*. The identified dinoflagellates did not show specificity towards the selected macroalgae.

KEYWORDS: Canary Islands / dinoflagellates / macroalgae / morphology / SEM.

RESUMEN: Las macroalgas marinas son vulnerables a ser colonizadas por dinoflagelados bentónicos. La variabilidad temporal y espacial de los dinoflagelados sobre las algas hospedadoras es un tema poco estudiado. Con el objetivo de investigar la interacción entre las macroalgas marinas y las microalgas epífitas se seleccionó un charco infralitoral en la plataforma rocosa de Punta del Hidalgo (N de Tenerife). Para estudiar la composición de las comunidades de dinoflagelados se seleccionaron macroalgas abundantes en la flora marina de Canarias, como *Anadyomenesaldanhae*, *Asparagopsis taxiformis*, *Cladophora liebetruithii*,

Colpomenia sinuosa, *Dictyota dichotoma*, *Halopteris scoparia*, *Hydroclathrus clathratus* y *Lobophora schneideri*. Se identificaron dinoflagelados bentónicos de los géneros *Amphidinium*, *Coolia*, *Ostreopsis* y *Prorocentrum*. Las características morfológicas de los especímenes se estudiaron tanto en microscopía óptica como en microscopía electrónica de barrido (MEB). Aunque los individuos de dinoflagelados bentónicos no fueron numerosos, los dos géneros más abundantes fueron *Coolia* y *Ostreopsis*. Los dinoflagelados identificados no mostraron especificidad hacia las macroalgas seleccionadas.

PALABRAS CLAVE: Dinoflagelados / islas Canarias / macroalgas / morfología / MEB.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es esencial en los procesos ecológicos y bioquímicos marinos, siendo la base de las cadenas tróficas en los ecosistemas y constituyendo un grupo muy abundante y altamente productivo del fitoplancton (Arrigo, 2005). Algunos de ellos juegan un importante papel como formadores de proliferaciones («blooms») o mareas rojas, produciendo en ocasiones potentes toxinas que afectan al sistema nervioso de algunos animales marinos y del hombre (Granéli & Turner, 2007; García-Portela *et al.*, 2016).

Los dinoflagelados están incluidos taxonómicamente en el reino Chromista, clase Dinophyceae (Guiry & Guiry, 2023). Presentan una gran diversidad morfológica, diferenciándose así en dos grandes grupos: atecados y tecados. Las formas atecadas son desnudas. Las formas tecadas poseen placas de celulosa ordenadas en series bien definidas, lisas o con ornamentación. La célula generalmente se encuentra dividida en dos partes (denominadas epicono e hipocono en los atecados; epiteca e hipoteca en los tecados) por la formación de un surco ecuatorial (cíngulo), que alberga el flagelo ondulado. En la mitad inferior, se forma otro surco longitudinal ventral (sulco) donde se aloja el segundo flagelo liso, que sobresale por el extremo posterior de la célula. En función de la disposición de los flagelos, los dinoflagelados se diferencian en tres tipos; tipo dinoconto con los flagelos emergiendo ventralmente (ej. *Amphidinium*), tipo desmoconto en los que se insertan apicalmente (ej. *Prorocentrum*), o tipo opistoconto en los que emergen muy cerca del extremo posterior de la célula (ej. *Oxyrrhis*). En condiciones adversas, los dinoflagelados forman esporas de resistencia o quistes que se caracterizan por presentar paredes gruesas (Izco *et al.*, 2004).

Representan una fracción abundante del plancton en las regiones tropicales (Faust & Gullledge, 2002; Granéli & Turner, 2007) y son un componente notable de la microflora bentónica, creciendo fijos a una gran diversidad de sustratos. Entre los representantes bentónicos destacan las especies epífitas, tanto en macroalgas como en las hojas de las fanerógamas marinas (Cruz-Rivera & Villareal, 2006; Okolodkov *et al.*, 2007).

En general, las macroalgas soportan numerosas especies de macroepífitos (rodófitos, clorófitos, ocrófitos y cianófitos) y microepífitos (pequeñas formas de estos grupos, así como otras microalgas y bacterias). Diferentes factores físicos y biológicos, como la hidrodinamia, las dimensiones relativas epífito/hospedador, y las características morfológicas, fenológicas y químicas de las macroalgas regulan su presencia (Harlin, 1973; Santelices, 1977).

En las islas Canarias, Dinophyceae está representada por unas 250 especies (Afonso-Carrillo, 2014), la mayoría de las cuales son planctónicas (Schmoker *et*

al., 2013; Schmoker *et al.*, 2014). El conocimiento de los dinoflagelados bentónicos y epífitos de las islas es aún parcial, aunque se ha incrementado notablemente en la última década por su relación directa con la producción de enfermedades causadas por toxinas del tipo «ciguatoxina» (Yasumoto, 1977; Fraga y Rodríguez, 2014; García-Portela *et al.*, 2016).

El estudio de las especies bentónicas es interesante no solo por la toxicidad que presentan algunas de ellas, sino también por su papel clave en las redes tróficas y en el mantenimiento de los ecosistemas, aspectos actualmente mal conocidos (Almazán-Becerril *et al.*, 2015). Este estudio ha sido diseñado con el propósito de (1) identificar los dinoflagelados bentónico-epífitos asociados a las macroalgas más abundantes en charcos infralitorales de Canarias, (2) estimar su abundancia, y (3) determinar si existe especificidad de los dinoflagelados por la macroalga en la que viven. Se trata de un estudio inicial que podrá contribuir a detectar áreas litorales potencialmente más idóneas para el crecimiento de determinadas especies tóxicas.

MATERIAL Y MÉTODO

Las muestras fueron recolectadas en la plataforma rocosa de Punta del Hidalgo (Tenerife, 28°34'31.8"N, 16°19'45.7"W). La recolección se realizó el 6 de marzo de 2018 durante el periodo de máxima bajamar. Se seleccionó un charco infralitoral, donde se recolectaron tres individuos completos de cada una de las macroalgas más abundantes en el charco, que mostraron una cobertura total de más del 80%. Cada individuo recolectado se introdujo en una bolsa de cierre hermético, en la que se añadieron 30 ml de agua de mar circundante, según la metodología propuesta en Aligizaki & Nikolaidis (2008). Cada bolsa se etiquetó con un número y se correlacionó con información relevante (macroalga, recolector, fecha, notas). Se procedió a agitar vigorosamente durante 1 minuto y se trasladaron al laboratorio en una nevera portátil.

En el laboratorio, se extrajo cada macroalga de su bolsa (fracción sólida o macrófito) y se procedió al correcto almacenamiento en placas de Petri. Se trasvasó el contenido líquido (fracción líquida) de cada bolsa a un frasco de cristal estéril. Para la fijación y conservación de las muestras se utilizó una solución de formaldehído al 4% combinada con otra de lugol y acetato de sodio, para proteger la pared celular de los dinoflagelados. Se almacenaron en un lugar fresco y oscuro para evitar su decoloración y deterioro.

Las características y detalles morfológicos de las macroalgas se estudiaron con la ayuda de microscopio estereoscópico Leica EZ4 con sistema óptico Greenough (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). Las observaciones microscópi-

cas se realizaron en un microscopio Leica DM500 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). La identificación y la clasificación en tipos de hábitos se llevó a cabo siguiendo los criterios propuestos en Afonso-Carrillo & Sansón (1999).

Para calcular la cantidad de sustrato disponible para el crecimiento de los dinoflagelados, se estimó la superficie de cada individuo de macroalga estudiada. El cálculo de la superficie se realizó con el programa de procesamiento de imagen digital de dominio público programado en Java: ImageJ (desarrollado por el National Institute of Mental Health, Maryland, Estados Unidos; Schneider *et al.*, 2012). La superficie total de cada individuo se estimó como el doble de la superficie obtenida a partir de la imagen. El material estudiado se encuentra depositado en TFC (Herbario Tenerife Ciencias, Facultad de Ciencias, ULL; Thiers, 2022).

La identificación preliminar y el conteaje de los dinoflagelados de la fracción líquida de cada muestra se realizó en un hemocitómetro básico de conteaje celular con cámara Neubauer de 0,1 mm de profundidad, en un microscopio binocular con opción flujo Leica DM500 (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). Para el conteaje se siguió el protocolo descrito por Guillard & Sieracki (2005). La identificación se realizó siguiendo los criterios propuestos en Steidinger & Tangen (1997). Se aisló un fragmento de 1 cm² de cada uno de los individuos de las macroalgas estudiadas para su enriquecimiento en condiciones estériles bajo una cabina de flujo laminar Nüve MN I 20 (Erlab) utilizando un microscopio estereoscópico Leica EZ4 con sistema óptico Greenough (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). Cada fragmento se incubó en una placa de Petri (60 mm de diámetro) en el medio de cultivo de agua de mar L1 preparado según Guillard & Hargraves (1993). El pH final osciló entre 8.0 y 8.2. Los enriquecimientos se incubaron en una cámara de crecimiento bajo las condiciones: temperatura 20°C, intensidad lumínica 5-20 $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y ciclo de luz/oscuridad 14/9 h durante 3 semanas. Cuando se detectaron dinoflagelados en las placas, se procedió a establecer los cultivos clonales.

Las características y detalles morfológicos de los dinoflagelados se estudiaron y fotografiaron en un microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL JSM 6300 con resolución de 3,5 nm con microanalizador de energías dispersivas de rayos X (EDX) Oxford 6699 ATW acoplado. Las muestras para el MEB se prepararon según el protocolo utilizado en SEGAI (Servicios Generales de Apoyo a la Investigación ULL).

Para el estudio de la especificidad del dinoflagelado por la macroalga, se realizaron análisis con el software estadístico RStudio v.1.1.447 (<https://www.rstudio.com/>; Studio Team, 2018), la función «indicator species» y empleando los paquetes de datos «permute», «vegan» e «indicspecies», usando los principios de exclusividad (dicha especie se presenta solo en la macroalga) o fidelidad (dicha especie aparece en mayor proporción en la macroalga).

La representación visual de los datos se realizó mediante análisis de ordena-

ción por escalado multidimensional (MDS) con el programa PRIMER-R v.6 (www.primer-e.com; Clarke & Gorley, 2006). El MDS se utilizó como una técnica exploratoria de los datos, ya que organiza los puntos o muestras de la mejor forma en un continuo, así los puntos más cercanos se corresponden con las muestras más similares en la composición específica.

Para obtener una representación gráfica de la correlación existente entre la presencia de los dinoflagelados bentónicos en relación con la cantidad de sustrato disponible se utilizó nuevamente el paquete estadístico R-Studio.

RESULTADOS

Se identificaron ocho especies de macroalgas dominantes en el charco seleccionado, con una cobertura total de más del 80%. De ellas, una pertenece a Rhodophyta (*Asparagopsis taxiformis*), dos a Chlorophyta (*Anadyomene saldanhae* y *Cladophora liebethuthii*) y cinco a Phaeophyceae (*Colpomenia sinuosa*, *Dictyota dichotoma*, *Halopteris scoparia*, *Hydroclathrus clathratus* y *Lobophora schneideri*) (Tabla I). Las dos fases del ciclo de vida de *Asparagopsis taxiformis* (gametófito y esporófito) se consideraron como macroalgas independientes para los dinoflagelados ya que son generaciones heteromórficas.

Especies	Clase Orden	Grupo morfofuncional	Hábito	Dinoflagelados epífitos
<i>Anadyomene saldanhae</i> A.B. Joly & E.C. Oliveira	Ulvophyceae Cladophorales	Folioso	Laminar	-
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan (esporófito)	Florideophyceae Bonnemaisoniales	Filamentoso	Arborescente	<i>Amphidinium</i> <i>Coolia</i> <i>Ostreopsis</i> <i>Prorocentrum</i>
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan (gametófito)	Florideophyceae Bonnemaisoniales	Corticado	Arborescente	-
<i>Cladophora liebethuthii</i> Grunow	Ulvophyceae Cladophorales	Filamentoso	Arborescente	-
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens) Derbès & Solier	Phaeophyceae Ectocarpales	Corticado	Globoso	<i>Ostreopsis</i> <i>Coolia</i>

<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	Phaeophyceae Dictyotales	Folioso	Laminar	<i>Ostreopsis</i>
<i>Halopteris scoparia</i> (Linnaeus) Sauvageau	Phaeophyceae Sphacelariales	Corticado	Arborescente	<i>Ostreopsis</i> <i>Prorocentrum</i> <i>Coolia</i>
<i>Hydroclathrus clathratus</i> (C. Agardh) M. Howe	Phaeophyceae Ectocarpales	Corticado	Globoso	-
<i>Lobophora schneideri</i> C.W. Vieira	Phaeophyceae Dictyotales	Corticado	Laminar	-

Tabla 1. Macroalgas con mayor cobertura en el charco infralitoral estudiado. Se incluyen las autorías de las especies y las categorías taxonómicas superiores (Guiry & Guiry, 2023), los grupos morfofuncionales (Steneck & Watling, 1982), los tipos de hábito (Afonso-Carrillo & Sansón, 1999) y los dinoflagelados identificados en cada macroalga.

El hábito de las macroalgas hospedadoras se corresponde con tres tipos generales: arborescente (4 especies), laminar (3 especies) y globoso (2 especies). Así, entre las macroalgas arborescentes el gametófito de *Asparagopsis taxiformis* presentó un hábito de contorno piramidal y aspecto plumoso, abundantemente ramificado de forma alterna radial y de color rojizo. No se observaron talos fértiles. El esporófito de *Asparagopsis taxiformis* (=fase-*Falkenbergia*) también mostró hábito arborescente, aunque de contorno hemisférico y aspecto algodonoso, con ramificación abundante e irregular y de color rosado. Los individuos de *Cladophora liebetruithii* presentaron contorno hemisférico y aspecto esponjoso, con ramificación abundante, irregular y radial, y color verde brillante (en fresco) a verde parduzco (en seco). *Halopteris scoparia* mostró un hábito relativamente más rígido que las especies anteriores, abundantemente ramificado de forma radial e irregular, excepto las ramas terminales que presentaron ramificación pinnada. No se observaron talos fértiles.

Entre las especies laminares, *Anadyomene saldanhae* presentó un talo verde oscuro, constituido por láminas flabeladas continuas, como resultado de la adhesión de numerosos filamentos ramificados en un solo plano. No se observaron talos fértiles. *Dictyota dichotoma* mostró hábito acintado pardo-amarillento, constituido por ejes ramificados repetidamente de forma dicótoma, con ángulos menores a 90°, fijos al sustrato mediante un sistema rizoidal basal. Se observaron esporangios en pequeños grupos en la superficie de los ejes, y gametangios femeninos y masculinos constituyendo soros. Los individuos de *Lobophora schneideri* se caracterizaron por un hábito flabelado, de pardo-amarillento a pardo

oscuro, con márgenes planos donde se localizaron las células terminales de crecimiento, de gran tamaño y muy pigmentadas. No se observaron talos fértiles.

Entre las macroalgas globosas, *Colpomenia sinuosa* presentó un talo hueco, de color pardo claro o amarillento, con la superficie del talo continua y lobulada. Se observaron soros de esporangios distribuidos por la superficie. Por último, *Hydroclathrus clathratus* mostró también un talo hueco, de color pardo claro o amarillento, aunque la superficie lobulada del talo presentó numerosas perforaciones más o menos redondeadas distribuidas irregularmente. No se observaron talos fértiles. Las macroalgas identificadas pertenecen a los siguientes grupos morfofuncionales: filamentosos (*Asparagopsis taxiformis*-esporófito, *Cladophora liebetruithii*), foliosos (*Anadyomene saldanhae*, *Dictyota dichotoma*, *Lobophora schneideri*) y macrófitos corticados (*Asparagopsis taxiformis*-gametófito, *Colpomenia sinuosa*, *Halopteris scoparia*, *Hydroclathrus clathratus*) (**Tabla I**).

Se observaron diferencias en los valores de superficie del talo en cada uno de ellos (**Tabla II**). La mayor superficie se alcanzó en uno de los individuos de *Halopteris scoparia* (989,88 cm²) y la menor en *Colpomenia sinuosa* (184,62 cm²). Sin embargo, el mayor número total de células de dinoflagelados se encontró en el esporófito de *Asparagopsis taxiformis*, con un valor de 7 células.

Macroalga	Individuos	Superficie (cm ²)	Células de dinoflagelados
<i>Anadyomene saldanhae</i>	1'	298,40	0
	1''	278,74	0
	1'''	302,02	0
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (gametófito)	2'	270,46	2
	2''	321,56	0
	2'''	312,96	7
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (esporófito)	3'	229,52	0
	3''	252,70	0
	3'''	295,94	0
<i>Cladophora liebetruithii</i>	4'	333,08	0
	4''	279,60	0
	4'''	282,12	0

<i>Colpomenia sinuosa</i>	5'	184,62	0
	5''	209,70	2
	5'''	330,04	0
<i>Halopteris scoparia</i>	6'	599,80	3
	6''	989,88	4
	6'''	621,44	6
<i>Dictyota dichotoma</i>	7'	282,82	0
	7''	292,98	1
	7'''	246,24	0
<i>Hydroclathrus clathratus</i>	8'	258,94	0
	8''	261,20	0
	8'''	260,88	0
<i>Lobophora schneideri</i>	9'	269,52	0
	9''	300,44	0
	9'''	258,76	0

Tabla II. Superficie de los tres individuos de cada macroalga estudiada y número de células de dinoflagelados observadas en 0,0006 ml que corresponde con tres volúmenes de la cámara Neubauer.

Se identificaron 4 géneros de dinoflagelados epífitos en las macroalgas examinadas. De ellos, dos pertenecen a la familia Ostreopsidaceae y al orden Gonyaulacales (*Coolia* A. Meunier, *Ostreopsis* J. Schmidt), uno a Gymnodiniaceae-Gymnodiniales (*Amphidinium* É. Claperède & J. Lachmann) y uno a Prorocentraceae-Prorocentrales (*Prorocentrum* Ehrenberg).

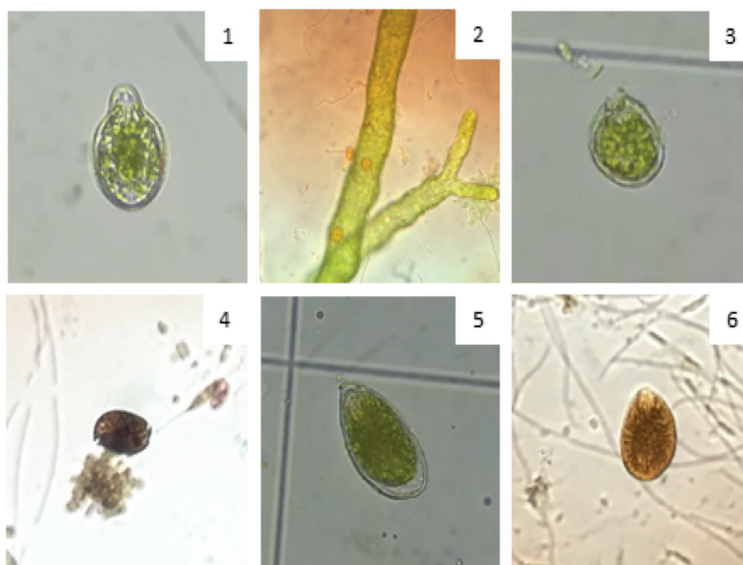
Las células de *Amphidinium* en el microscopio óptico presentaron una morfología globular u ovalada (**Figs 1, 2**), comprimida dorsoventralmente (entre 20 y 30 µm). En el interior de la célula se observaron varios cloroplastos de morfología variable. En el MEB, las células no presentaron placas ni ornamentación en su pared celular, sin embargo, sí se observó la cubierta delicada que se arrugó debido a alguno de los reactivos usados (**Figs 9-11**).

La morfología de *Coolia* al microscopio óptico fue redondeada (**Figs 27, 28**), alcanzando entre 20 y 30 µm, con el eje de la célula inclinado dorsoventralmente. Presentaron cloroplastos de morfología discoide de color marrón dorado. En el MEB se observaron fácilmente la epiteca y la hipoteca (**Figs 18, 21, 23**), y las placas de celulosa que las forman. La placa más conspicua fue la 1''', situada en el polo apical

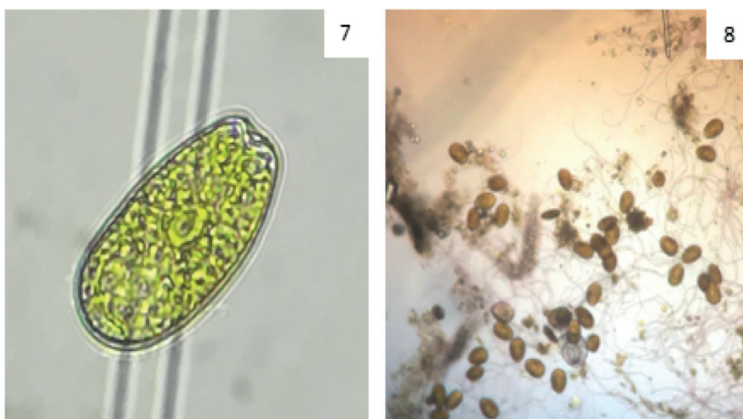
de la epiteca (**Figs 19, 20**). Se observó la morfología característica del cingulo en este género: profundamente impresionado y levemente desplazado (**Figs 24-26**). El flagelo ondulado, situado en el cingulo, fue muy visible (**Figs 18, 22**).

Ostreopsis presentó una célula con morfología ovalada (50-70 μm), con el ápice estrecho y excéntrico en forma de lágrima, ostra o castaña (**Figs 5, 6**). Los cloroplastos fueron pequeños y abundantes. En la observación al MEB se detectó el cingulo ecuatorial que divide la célula en epiteca e hipoteca (**Figs 12, 13**), y el sulco de longitud variable, horizontal y localizado entre las dos tecas. En ambas tecas se observaron los poros de morfología variable (**Fig. 14**).

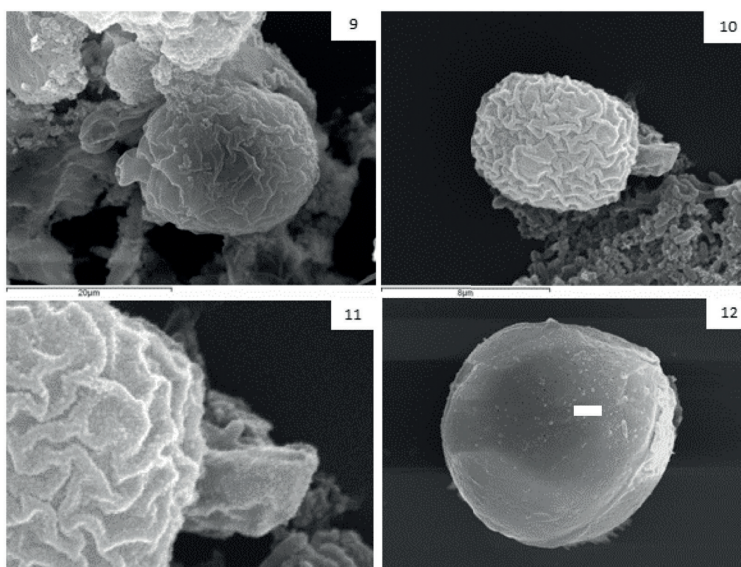
Prorocentrum, tanto al microscopio óptico como al MEB, presentó una célula con morfología variable: redondeada, elíptica o lanceolada (**Figs 7, 15, 17**). Midieron entre 14 y 30 μm . La célula mostró una teca sencilla con dos valvas (**Fig. 15**). Cada valva presentó una sola placa generalmente con poros y en el extremo apical se observó una pequeña hendidura, que corresponde con el poro de donde emergen los flagelos (**Fig. 16**). Los cloroplastos ocuparon gran parte del contenido celular, con un pirenoide central muy visible (**Fig. 7**). En los enriquecimientos se observaron agregaciones de individuos (**Fig. 8**).



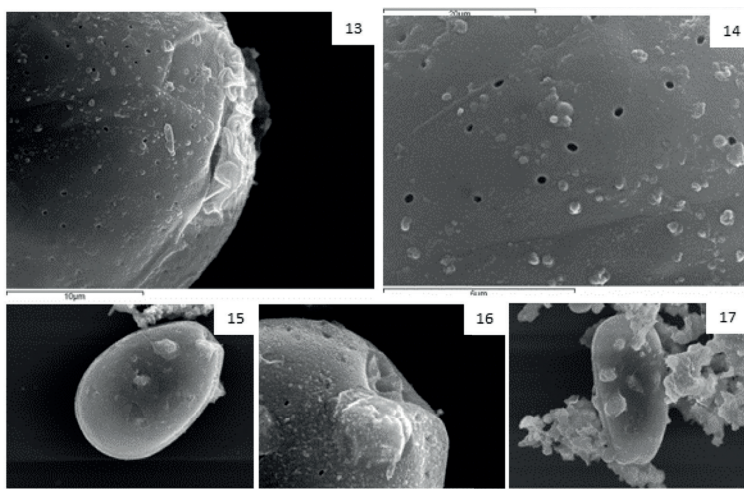
Figuras 1-6. Detalles morfológicos de los géneros de dinoflagelados encontrados en las macroalgas estudiadas. **Fig. 1.** *Amphidinium* sp. observado al microscopio óptico (MO) (escala 20 μm). **Fig. 2.** Enriquecimiento de *Cladophora liebetruithii* con células epifitas del género *Amphidinium*. **Fig. 3.** Célula de *Coolia* al MO (escala 30 μm). **Fig. 4.** Célula de *Coolia* al microscopio invertido (escala 30 μm). **Fig. 5.** *Ostreopsis* sp. al MO (escala 50 μm). **Fig. 6.** Célula de *Ostreopsis* al microscopio invertido (escala 50 μm).



Figuras 7-8. Detalles morfológicos de los géneros de dinoflagelados encontrados en las macroalgas estudiadas. Fig. 7. *Prorocentrum lima* al MO (escala 20 µm). Fig. 8. Agregación de células de *Prorocentrum* en enriquecimiento (escala 50 µm).



Figuras 9-12. Fotomicrografías al MEB de células de los géneros *Amphidinium*, *Ostreopsis* y *Prorocentrum*. Fig. 9. Visión ventral de *Amphidinium*. Fig. 10. Célula atecada y globular de *Amphidinium*. Fig. 11. Detalle del epicono en forma de dedo de *Amphidinium*. Fig. 12. Célula de *Ostreopsis*.



Figuras 13-17. Fotomicrografías al MEB de células de los géneros *Amphidinium*, *Ostreopsis* y *Prorocentrum*. Fig. 13. Detalle de la placa 1''' de *Ostreopsis*. Fig. 14. Variabilidad de los poros de *Ostreopsis*. Fig. 15. Célula de *Prorocentrum*. Fig. 16. Detalle del poro de *Prorocentrum*. Fig. 17. Vista oblicua de la teca derecha de *Prorocentrum*.

• Abundancia y especificidad de dinoflagelados

Respecto a la abundancia, el número de células de dinoflagelados epífitos encontrado fue muy reducido. Las macroalgas *Anadyomene saldanhae*, *Asparagopsis taxiformis* (gametófito), *Cladophora liebetruthii*, *Hydroclathrus clathratus* y *Lobophora schneideri* no presentaron dinoflagelados epífitos. Por el contrario, *Asparagopsis taxiformis* (esporófito), *Colpomenia sinuosa*, *Dictyota dichotoma* y *Haplopteris scoparia* sí mostraron diferentes dinoflagelados en su superficie. *Asparagopsis taxiformis* (esporófito) fue el macrófito que presentó la mayor diversidad de dinoflagelados (4 géneros), mientras que en *Dictyota dichotoma* solo se observó *Ostreopsis* (Tabla I). *Coolia* y *Ostreopsis* fueron los géneros más abundantes.

El número máximo de células por volumen estudiado se alcanzó en el esporófito de *Asparagopsis taxiformis*. Al considerar los valores de superficie de los talos, es decir la cantidad de sustrato disponible para el crecimiento de los epífitos, se encontró una baja relación con la abundancia de células de dinoflagelados. El modelo sigue una correlación de Spearman debido a la no normalidad de los datos, donde el coeficiente de correlación (ρ) es de 0,38, el p -valor es de 0,05 y el factor específico S de 2031,4. Se obtiene un R-cuadrado ajustado de 0,31, que será más adecuado para comparar el ajustamiento de diferentes modelos. También, mediante la prueba F de Fisher (12,93) con 1-25 grados de libertad y su p -valor

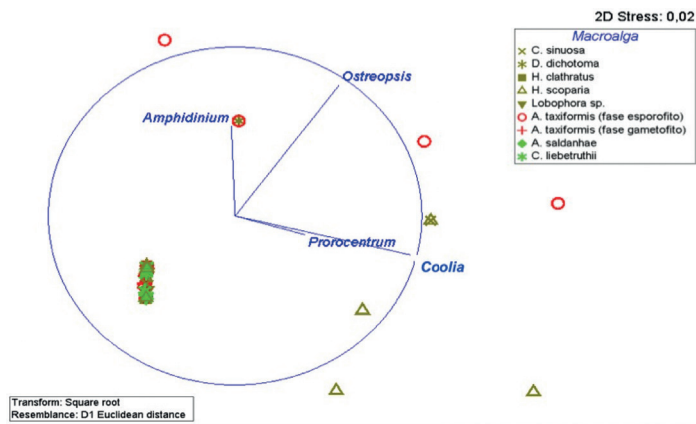
asociado (0,001), comprobamos la existencia de regresión. En *Halopteris scoparia* la abundancia de *Coolia* fue significativamente superior (p -valor $1e-04^{***}$) que en las otras macroalgas y en el esporófito de *Asparagopsis taxiformis* la abundancia de *Ostreopsis* también fue significativa (p -valor 0,0338*) (Fig. 27).

En el charco infralitoral estudiado no se observó exclusividad entre los dinoflagelados y las especies de macroalgas (ver **Tabla I**). Sin embargo, *Coolia* mostró una mayor afinidad por los talos con hábito arborescente (p -valor 0,0059**) (Fig. 27).

Los resultados obtenidos indican que el grupo morfofuncional al que pertenecen las macroalgas estudiadas no muestra diferencias significativas con relación a los dinoflagelados epífitos (ver **Tabla III**).

Test	Macroalga	Microalga	Estadístico	p-valor
Abundancia	<i>Asparagopsis taxiformis</i> (esporófito)	<i>Ostreopsis</i>	0,504	0,0338*
	<i>Halopteris scoparia</i>	<i>Coolia</i>	0,690	1e-04***
Hábito	Arborescente	<i>Coolia</i>	0,488	0,0059**
Grupo morfofuncional	Sin diferencias significativas			

Tabla III. Resultados del test estadístico «Indicator Species» obtenidos en el programa estadístico R sobre la abundancia de dinoflagelados epífitos en macroalgas dominantes en el charco infralitoral estudiado. Se muestran los valores significativos según las especies de macroalgas y los tipos de hábito. Códigos de significación: '***' 0,001; '**' 0,01; '*' 0,05.



Figuras 27. Representación gráfica del análisis MDS realizado con el programa PRIMER, con un «stress» de 0,02 y basado en el índice de similitud a partir de distancias euclídeas.

DISCUSIÓN

La flora marina de las islas Canarias (microalgas, macroalgas y fanerógamas marinas), junto a cianobacterias y hongos, incluye más de 700 especies (Afonso-Carrillo & Sansón, 1999). En el caso de la microflora, el conocimiento es aún parcial, ya que muchos grupos de organismos principalmente unicelulares han sido escasamente estudiados y solo recientemente incorporados a los listados de algas marinas de Canarias (Gil-Rodríguez *et al.*, 2003; Afonso-Carrillo, 2014). Entre las microalgas, las diatomeas (Bacillariophyceae) y los dinoflagelados (Dinophyceae) han sido las más investigadas, sobre todo las especies planctónicas (Ojeda, 1985, 1999, 2005). Entre los dinoflagelados bentónicos, las especies epífitas viven en su mayoría adheridas o asociadas a la superficie de las macroalgas, aunque algunas pueden ser bentónicas no estrictas y vivir ocasionalmente en el agua circundante a los talos debido a su característico movimiento producido por los flagelos (Fenchel, 2001). De ellos se conocen pocas especies en Canarias siendo este el primer trabajo dedicado a investigar si existe especificidad entre los dinoflagelados y la macroalga en la que viven.

En general, las macroalgas soportan numerosas especies epífitas, existiendo diferentes factores físicos y biológicos que regulan su presencia (Santelices, 1977). La hidrodinamia juega un papel importante en el desarrollo de las poblaciones de epífitos. Los charcos infralitorales, caracterizados por quedar solo aislados del mar durante un corto periodo de tiempo en las máximas bajamares, son los que muestran una mayor diversidad de macroalgas, que crecen también en los primeros metros de profundidad (Elejabeitia & Afonso-Carrillo, 1994; Gil-Rodríguez *et al.*, 1992; Sansón *et al.*, 2001). Así, se eligió un característico charco infralitoral en una plataforma semiexpuesta al oleaje, con las condiciones de hidrodinamia y diversidad de macroalgas, que permitiera evaluar la posible especificidad dinoflagelado-macroalga.

Por otra parte, entre los factores biológicos que regulan la presencia de epífitos, una mayor superficie del hospedador significa mayor cantidad de sustrato para ser colonizado (Reyes & Sansón, 1997; Reyes *et al.*, 1998; Ballesteros *et al.*, 2004). Sin embargo, nuestros resultados apuntan que esta hipótesis no es del todo válida en el caso de dinoflagelados/macroalgas, ya que se observó una correlación muy baja entre la superficie de los talos y el número de células de dinoflagelados presentes.

Los resultados de nuestro estudio muestran que las características morfológicas de las macroalgas son significativas para el crecimiento de un mayor número de células de dinoflagelados. Así, se observó que en las especies con hábitos arborescentes, las ramificaciones crearon microhábitats donde se localizaron los dinoflagelados, pro-

tegidos del efecto del oleaje. En los cultivos de fragmentos de macroalgas realizados durante este estudio para el aislamiento de dinoflagelados se observó este comportamiento de búsqueda de refugio en muchas de las células. Por el contrario, las macroalgas con morfologías aplanadas, laminares o acintadas (*Lobophora schneideri*, *Dictyota dichotoma*) o globosas (*Colpomenia sinuosa*, *Hydroclathrus clathratus*), cuya superficie queda completamente expuesta al efecto del movimiento del agua, presentaron un reducido número o ausencia de células epífitas.

En cuanto a las características químicas, muchas macroalgas han desarrollado diferentes mecanismos para inhibir el crecimiento de epífitos (Jin *et al.*, 2005). En nuestro estudio, la ausencia de dinoflagelados en el gametófito de *Asparagopsis taxiformis* puede estar relacionado con la producción de cetonas halogenadas (Fenical, 1975), y en *Lobophora schneideri* con la producción de fenoles (Moo-Puc *et al.*, 2009).

Entre los dinoflagelados identificados en nuestro estudio, *Coolia* es el género más frecuente. *Coolia* está representado por ocho especies (Guiry & Guiry, 2023), de las que solo *C. canariensis* está citada para Canarias (Fraga *et al.*, 2008). La localidad tipo de esta especie es Punta del Hidalgo (localidad en la que realizamos nuestro estudio) donde se encontró asociada con *Gambierdiscus* sp., *Prorocentrum lima*, *Ostreopsis* cf. *ovata* y *Amphidinium* sp. epífita en una mezcla de macroalgas (Fraga *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2017). Las células de este género identificadas en este trabajo concuerdan con la descripción de *C. canariensis* (Fraga *et al.*, 2008) y de *C. monotis* (David *et al.*, 2014), aunque se necesitan estudios genéticos para confirmar correctamente su identificación. Estas células de *Coolia* que destacaron en el esporófito de *Asparagopsis taxiformis*, *Halopteris scoparia* y *Colpomenia sinuosa*, también aparecieron acompañadas por dinoflagelados de los otros géneros, *Prorocentrum*, *Ostreopsis* y *Amphidinium*.

Otro de los géneros identificados es *Ostreopsis* que únicamente se ha documentado para las islas Canarias a nivel genérico, como acompañante de *Gambierdiscus* o *Prorocentrum* (Fraga *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2017). Los representantes de este género suelen formar afloramientos a principios del verano (Mangialajo *et al.*, 2011; Vila *et al.*, 2001), donde constituyen formaciones nocivas (Rhodes *et al.*, 2017). Existen datos fotográficos de que este género forma afloramientos en las costas canarias, pero hasta el momento no se disponen de datos publicados.

Ocho especies del género *Prorocentrum* han sido citadas para las islas Canarias: *P. balticum*, *P. dentatum*, *P. gracile*, *P. lima*, *P. micans*, *P. rostratum*, *P. triestinum* y *P. vaginula* (Ojeda, 2005; Afonso-Carrillo, 2014; Guiry & Guiry, 2023), de las cuales algunas son causantes de las denominadas mareas rojas. *Prorocentrum* se ha citado siempre asociado a *Coolia*, *Ostreopsis* y *Gambierdiscus* (Fraga & Rodríguez, 2014; Rodríguez *et al.*, 2017). Sin embargo, durante nuestro estudio, este último género no fue detectado.

Por último, el género *Amphidinium* presenta una elevada diversidad de especies, de las cuales seis especies entre planctónicas y bentónica/epífitas han sido citadas para Canarias: *A. acutissimum*, *A. carterae*, *A. corpulentum*, *A. crassum*, *A. operculatum* y *A. sphenoides* [Ojeda, 2005; Afonso-Carrillo, 2014; Guiry & Guiry, 2023]. De los dinoflagelados identificados en nuestro estudio, los representantes de este género son los únicos atecados, y se necesitan estudios más exhaustivos, tanto de cultivo como genéticos, para poder valorar la diversidad de especies en las islas Canarias.

Las investigaciones sobre dinoflagelados bentónicos realizadas durante la última década indican la importancia de conocer el comportamiento de ciertos géneros causantes de afloramientos nocivos, conocidos como mareas rojas. Los afloramientos nocivos de dinoflagelados bentónicos son fenómenos emergentes en zonas templadas, causando daños ecológicos, económicos y en la salud humana [Granéli & Turner, 2007; Mangialajo *et al.*, 2011]. En las costas canarias, el estudio de los dinoflagelados bentónicos ha aumentado en la última década debido a numerosos casos confirmados de envenenamientos por ciguatera, producidos por el consumo de pescado local [Rodríguez *et al.*, 2017]. La ciguatera está directamente relacionada con especies del género *Gambierdiscus*, cuyas células pueden vivir en diferentes tipos de sustrato (arena, macroalgas, corales, entre otros). Este género se encuentra con frecuencia asociado a *Prorocentrum*, *Coolia*, *Ostreopsis*, *Synophysis* y *Vulcanodinium*. En este estudio, sin embargo, no se han encontrado individuos de *Gambierdiscus* ni *Vulcanodinium*, probablemente debido a la época en la que se realizó el muestreo que se corresponde con el mes más frío en las aguas marinas de Canarias (marzo, 18°C).

Las poblaciones de dinoflagelados bentónico/epífitos son muy variables a lo largo del año, en términos de abundancia y biomasa. Generalmente, la época más favorable para el crecimiento de muchas especies coincide con los meses estivales cuando la temperatura del mar es más cálida [Rodríguez *et al.*, 2017]. Los resultados obtenidos del mes de marzo indican que la abundancia de dinoflagelados en el hábitat examinado es muy reducida. Estos resultados coinciden con lo observado en otras regiones, donde muchas especies alcanzan sus máximos anuales en los meses cálidos y mínimos en los fríos [Accoroni *et al.*, 2015].

En conclusión, este trabajo contribuye al conocimiento de los dinoflagelados epífitos en macroalgas de charcos intermareales de Canarias y abre una línea de investigación destinada a realizar estudios más detallados combinando evidencias morfológicas, fenológicas y moleculares que permitan conocer la diversidad de dinoflagelados epífitos de las islas, su comportamiento a lo largo del año, así como su distribución en un mayor número de sustratos. Este tipo de estudios tienen en la actualidad un interés creciente especialmente ligados a los esce-

narios futuros de cambios en los ecosistemas marinos. Las nuevas condiciones climáticas en las aguas costeras podrán ocasionar mayores tasas de crecimiento de dinoflagelados, especialmente de especies nocivas, causando incrementos en toxicidad en las comunidades marinas (Aquino-Cruz *et al.*, 2018).

BIBLIOGRAFÍA

ACCORONI, S., GLIBERT, P.M., PICHIERRI, S., ROMAGNOLI, T., MARINI, M. & TOTTI, C (2015).

A conceptual model of annual *Ostreopsis* cf. *ovata* blooms in the northern Adriatic Sea based on the synergic effects of hydrodynamics, temperature, and the N:P ratio of water column nutrients. Harmful Algae 45: 14–25.

AFONSO-CARRILLO, J (2014).

Lista actualizada de las algas marinas de las islas Canarias. La Laguna: Elaborada para la Sociedad Española de Ficología (SEF). 64 pp.

AFONSO-CARRILLO, J. & SANSÓN, M (1999).

Algas, hongos y fanerógamas marinas de las Islas Canarias. Materiales Didácticos Universitarios. SPULL. La Laguna. 254 pp.

ALIGIZAKI, K. & NIKOLAIDIS, G (2008).

Morphological identification of two tropical dinoflagellates of the genera *Gambierdiscus* and *Sinophysis* in the Mediterranean Sea. Journal of Biological Research-Thessaloniki 9: 75-82.

ALMAZÁN-BECERRIL, A, ESCOBAR-MORALES, S., ROSILES-GONZÁLEZ, G. & VALADEZ, F (2015).

Benthicepiphytic dinoflagellates from the northern portion of the Mesoamerican Reef System. Botanica Marina 58: 115-128.

AQUINO-CRUZ, A., PURDIE, D.A. & MORRIS, S (2018).

Effect of increasing sea water temperature on the growth and toxin production of the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*. Hydrobiologia 813: 103-122.

ARRIGO, K.R (2005).

Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*, 437(7057), 349-355.

BALLESTEROS, E., GARCÍA-RASO, J.E., SALAS, C., GOFAS, S., MORENO, D. & TEMPLADO, J (2004).

La comunidad de *Cymodocea nodosa*: flora y fauna. In: Luque, Á. A. y Templado, J. (Coords.) *Praderas y bosques marinos de Andalucía*, pp. 146-153. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. 336 pp.

CLARKE, K.R. & GORLEY, R.N (2006).

PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.

- CRUZ-RIVERA, E. & VILLAREAL, T.A (2006).
Macroalgal palatability and the flux of ciguatera toxins through marine food webs. *Harmful Algae* 5: 497-525.
- DAVID, H., LAZA-MARTÍNEZ, A., MIGUEL, I. & ORIVE, E (2014).
Broad distribution of *Coolia monotis* and restricted distribution of *Coolia* cf. *canariensis* (Dinophyceae) on the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *Phycologia* 53: 342-352.
- ELEJABEITIA, Y. & AFONSO-CARRILLO, J (1994).
Observaciones sobre la zonación de las algas en Punta del Hidalgo, Tenerife (Islas Canarias). *Anuario del Instituto de Estudios Canarios* 38: 15-23.
- FAUST, M.A. & GULLEDGE, R.A (2002).
Identifying harmful marine dinoflagellates. *Contributions from the United States national herbarium* 42: 1-144.
- FENCHEL, T (2001).
How dinoflagellates swim. *Protist* 152: 329-338.
- FENICAL, W (1975).
Halogenation in the Rhodophyta. A review. *Journal of Phycology* 11: 245-259.
- FRAGA, S. & RODRÍGUEZ, F (2014).
Genus *Gambierdiscus* in the Canary Islands (NE Atlantic Ocean) with description of *Gambierdiscus silvae* sp. nov., a new potentially toxic epiphytic benthic dinoflagellate. *Protist* 165: 839-853.
- FRAGA, S., PENNA, A., BIANCONI, I., PAZ, B. & ZAPATA, M (2008).
Coolia canariensis sp. nov. (Dinophyceae), a new nontoxic epiphytic benthic dinoflagellate from the Canary Islands. *Journal of phycology* 44: 1060-1070.
- GARCÍA-PORTELA, M., RIOBÓ, P., FRANCO, J.M., BAÑUELOS, R.M. & RODRÍGUEZ, F (2016).
Genetic and toxinological characterization of North Atlantic strains of the dinoflagellate *Ostreopsis* and allelopathic interactions with toxic and non-toxic species from the genera *Prorocentrum*, *Coolia* and *Gambierdiscus*. *Harmful algae* 60: 57-69.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C., AFONSO-CARRILLO, J. & HAROUN, R (1992).
Flora ficológica de las Islas Canarias. In: Kunkel, G. (coord.), *Flora y vegetación del Archipiélago Canario. Tratado florístico 1 Parte*. Edirca S.L. pp. 95-121.
- GIL-RODRÍGUEZ, M.C., HAROUN, R., OJEDA RODRÍGUEZ, A., BERECEBAR ZUGASTI, E., DOMÍNGUEZ SANTANA, P. & HERRERA MORÁN, B (2003).
Protoctista. In: Moro, L., Martín, J.L., Garrido, M.J. y Izquierdo, I. (eds), *Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) 2003*. Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. pp. 3-33.
- GRANÉLI, E. & TURNER, J.T (2007).
Ecology of Harmful Algae. pp. 53-66.
- GUILLARD, R.R. & HARGRAVES, P.E (1993).
Stichochrysis immobilis is a diatom, not a chrysophyte. *Phycologia* 32: 234-236.

GUILLARD, R.R. & SIERACKI, M.S (2005).

Counting cells in cultures with the light microscope. In: Andersen, R. A. (ed.), Algal culturing techniques. Elsevier. pp 239-252.

GUIRY, M.D. & GUIRY, G.M (2023).

AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>

HARLIN, M.M (1973).

Transfer of products between epiphytic marine algae and host plants. Journal of Phycology 9: 243-248.

IZCO, J., BARRENO, E, BRUGUÉS, M., COSTA, M., DEVESA, J.A., FERNÁNDEZ, F., GALLARDO, T., LLIMONA, X., PRADA, C., TALAVERA, S. & VALDÉS, B (2004).

Botánica [2ed.]. McGraw-Hill Interamericana. 906 pp.

JIN, Q., DONG, S.L. & WANG, C.Y (2005).

Allelopathic growth inhibition of *Prorocentrum micans* (Dinophyta) by *Ulva pertusa* and *Ulva linza* (Chlorophyta) in laboratory cultures. European Journal of Phycology 40: 31-37.

MANGIALAJO, L., GANZIN, N., ACCORONI, S., ASNAGHI, V., BLANFUNÉ, A., CABRINI, M., CATTANEO-VIETTI, R., CHAVANON, F., CHIANTORE, M., COHU, S., COSTA, E., FORNASARO, D., GROSSEL, H., MARCO-MIRALLES, F., MASÓ, M., REÑÉ, A., ROSSI, A.M., SALA, M.M., THIBAUT, T., TOTTI, C., VILA, M. & LEMÉE, R (2011).

Trends in *Ostreopsis* proliferation along the Northern Mediterranean coasts. Toxicon 57: 408-420.

MOO-PUC, R., ROBLEDO, D. & FREILE-PEREGRÍN (2009).

In vitro cytotoxic and antiproliferative activities of marine macroalgae from Yucatán, Mexico. Ciencias Marinas 35: 345-358.

OJEDA, A (1985).

Especies fitoplanctónicas identificadas en aguas litorales de las Islas Canarias orientales. Simposio Internacional sobre las áreas de Afloramiento más importantes del Oeste Africano. Instituto de Investigaciones Pesqueras VI: 403-415.

OJEDA, A (1999).

Dinoflagelados de Canarias: estudio taxonómico y ecológico. Tesis Doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

OJEDA, A (2005).

Dinoflagelados de Canarias: estudio taxonómico y ecológico. Instituto de Estudios Canarios. 301 pp.

OKOLODKOV, Y.B., CAMPOS-BAUTISTA, G., GÁRATE-LIZÁRRAGA, I., GONZÁLEZ-GONZÁLEZ, J.A. G., HOPPENRATH, M. & ARENAS, V (2007).

Seasonal changes of benthic and epiphytic dinoflagellates in the Veracruz reef zone, Gulf of Mexico. Aquatic Microbial Ecology 47: 223-237.

REYES, J. & SANSÓN, M (1997).

Temporal distribution and reproductive phenology of the epiphytes on *Cymodocea nodosa* leaves in the Canary Islands. *Botanica Marina* 40: 193-201.

REYES, J., SANSÓN, M. & AFONSO-CARRILLO, J (1998).

Distribution of the epiphytes along the leaves of *Cymodocea nodosa* in the Canary Islands. *Botanica Marina* 41: 543-551.

RHODES, L., SMITH, K.F., VERMA, A., CURLEY, B.G., HARWOOD, D.T., MURRAY, S., KOHLI, G.S., SOLOMONA, D., RONGO, T., MUNDAY, R. & MURRAY, S.A (2017).

A new species of *Gambierdiscus* (Dinophyceae) from the south-west Pacific: *Gambierdiscus honu* sp. nov. *Harmful algae* 65: 61-70.

RODRÍGUEZ, F., FRAGA, S., RAMILO, I., RIAL, P., FIGUEROA, R.I., RIOBÓ, P. & BRAVO, I (2017).

Canary Islands (NE Atlantic) as a biodiversity 'hotspot' of *Gambierdiscus*: Implications for future trends of ciguatera in the area. *Harmful algae* 67: 131-143.

SANSÓN, M., REYES, J. & AFONSO-CARRILLO, J (2001).

Flora marina. Naturaleza de las Islas Canarias: Ecología y Conservación. Editorial Turquesa: 193-198.

SANTELICES, B (1977).

Ecología de las algas marinas bentónicas-efecto de factores ambientales. Departamento de Biología Ambiental y de Poblaciones. Instituto de Ciencias Biológicas. Documento de la Dirección General de Investigaciones.

SCHMOKER, C., HERNÁNDEZ-LEÓN, S. Y CALBET, A (2013).

Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions. *Journal of Plankton Research* 34: 691-706.

SCHMOKER, C., OJEDA, A. & HERNÁNDEZ-LEÓN, S (2014).

Patterns of plankton communities in subtropical waters off the Canary Islands during the late winter bloom. *Journal of Sea Research* 85: 155-161.

SCHNEIDER, C.A., RASBAND, W.S. & ELICEIRI, K.W (2012).

"NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis". *Nature methods* 9: 671-675.

STEIDINGER, K.A. & TANGEN, K (1997).

Dinoflagellates. In: Tomas, C. R. (ed.), *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press. pp. 387-584.

STENECK, R.S. & WATLING, L (1982).

Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology* 68: 299-319.

STUDIO TEAM (2018).

RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL. <http://www.rstudio.com/>.

THIERS, B [continuously updated] (2018).

Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>

VILA, M., GARCÉS, E. & MASÓ, M (2001).

Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecology* 26: 51-60.

YASUMOTO, T., NAKAJIMA, I., BAGNIS, R. & ADACHI, R (1977).

Finding of a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 43: 1021-1026.

YASUMOTO, T. & SATAKE, M (1996).

Chemistry, etiology and determination of methods of ciguatera toxins. *Journal of Toxicology: Toxin Reviews* 15: 91-107.