

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Doctorado en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Identificación y distribución de quistes de reposo de  
*Gymnodinium catenatum* Graham en sedimentos superficiales  
de la parte norte del Golfo de California**

Tesis  
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Doctor en Ciencias

Presenta:

**José Rigel Castañeda Quezada**

Ensenada, Baja California, México  
2021

Tesis defendida por  
**José Rigel Castañeda Quezada**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dra. María Asunción Lago Lestón**  
Codirectora de tesis

---

**Dr. Ernesto García Mendoza**  
Codirector de tesis

Miembros del comité  
**Dra. Christine Johanna Band Schmidt**

**Dr. Javier Helenes Escamilla**

**Dr. Rafael Ramírez Mendoza**



---

**Dr. Rafael Andrés Cabral Tena**  
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

---

**Dr. Pedro Negrete Regagnon**  
Director de Estudios de Posgrado

*José Rigel Castañeda Quezada © 2021*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **José Rigel Castañeda Quezada** como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ecología Marina.

**Identificación y distribución de quistes de reposo de *Gymnodinium catenatum* Graham en sedimentos superficiales de la parte norte del Golfo de California**

Resumen aprobado por:

---

**Dra. María Asunción Lago Lestón**

Codirectora de tesis

---

**Dr. Ernesto García Mendoza**

Codirector de tesis

La diversidad, abundancia y distribución geográfica de los quistes de dinoflagelados en sedimentos recientes sirven como bioindicadores de las condiciones ambientales y la productividad de regiones específicas. Este estudio describe ensamblajes de quistes de dinoflagelados de 53 muestras de sedimentos superficiales del norte del golfo de California (nGC) obtenidas en julio de 2016 y febrero de 2017. Se identificaron 47 especies de los órdenes: Gymnodiniales (6), Gonyaulacales (23) y Peridinales (18). Diez de estas especies son potencialmente productoras de toxinas. La concentración total de quistes en todas las muestras fue de 3481 quistes/g en 2016 y 4223 quistes/g en 2017. La mayor abundancia de Gymnodiniales está relacionada probablemente a las condiciones de temperatura y salinidad del nGC. El aumento en el total de quistes registrados en 2017 se relacionó con un florecimiento algal nocivo (FAN) de *Gymnodinium catenatum*. Al nGC se han registrado FAN recurrentes de *G. catenatum*. Sin embargo, no se había investigado la presencia de quistes en reposo y el efecto de la hidrodinámica sobre su distribución en la región. Por esto, se evaluó la abundancia y distribución de quistes en sedimentos superficiales y su relación con la circulación local. Además, se implementó un modelo oceánico numérico para caracterizar el transporte y reubicación de quistes y sedimentos en la región. Los quistes de *G. catenatum* se distribuyeron heterogéneamente con algunas áreas de alta acumulación (hasta 158 quistes/g y 27 % del total de quistes registrados). El transporte de los quistes parece ser en dirección oeste a este después de la deposición. Por lo tanto, existen áreas extensas de acumulación de quistes que representan probablemente el semillero relacionado con el inicio de los FAN en la región. El nGC es un área de retención de quistes (y sedimentos) que permiten la formación de semilleros que podrían ser importantes para el desarrollo de FAN de *G. catenatum*. Los resultados proporcionan información clave para comprender la ecología de *G. catenatum* y, específicamente, para comprender la distribución geográfica y temporal de los FAN al nGC. Además de la identificación y cuantificación por microscopía, se estandarizaron protocolos de extracción de ácidos nucleicos a partir células vegetativas y quistes de *G. catenatum* en sedimentos, identificando molecularmente dos regiones del DNA ribosomal: LSU D1–D2 e ITS1-5.8S-ITS mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y su posterior secuenciación. El protocolo de PCR establecido permite su detección e identificación en los sedimentos en apenas unas horas. Además de una detección inequívoca de la especie, se incrementa el número de muestras que se pueden procesar. Los datos obtenidos permiten ubicar concentraciones altas de quistes de especies nocivas en sedimentos que representen posibles áreas semillero para futuros FAN, estableciendo relaciones que permiten acercarse a una mejor comprensión de la dinámica generadora de los FAN al nGC.

**Palabras clave:** Quistes de dinoflagelados, Semilleros, FAN, Reubicación de quistes, PSP

Abstract of the thesis presented by **José Rigel Castañeda Quezada** as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Marine Ecology.

**Identification and distribution of resting cysts of *Gymnodinium catenatum* Graham in surface sediments of the northern Gulf of California.**

Abstract approved by:

---

**Dra. María Asunción Lago Lestón**  
Codirectora de tesis

---

**Dr. Ernesto García Mendoza**  
Codirector de tesis

The diversity, abundance, and geographic distribution of dinoflagellate cysts in recent sediments serve as bioindicators of environmental conditions and productivity in specific regions. This study describes dinoflagellate cyst assemblages from 53 surface sediment samples from the northern Gulf of California (nGC) obtained in July 2016 and February 2017. Forty-seven species from three orders were identified: Gymnodinial (6), Gonyaulacal (23), and Peridinal (18). Ten species are potentially toxin-producers. The total cyst concentration in all samples was 3481 cysts/g in 2016 and 4223 cysts/g in 2017. The higher abundance of Gymnodiniales is probably related to local sea surface temperature and salinity in the nGC. The increase in total cysts in 2017 abundance was related to a harmful algal bloom (HAB) of *Gymnodinium catenatum*. Recurrent HABs of *G. catenatum* have been recorded at nGC. However, the presence of resting cysts and the effect of hydrodynamics on their distribution in the region have not been investigated. Therefore, the abundance and distribution of cysts and their relationship with local circulation in surface sediments were evaluated. In addition, a numerical ocean model was implemented to characterize the transport and relocation of cysts and sediments in the region. *G. catenatum* cysts were heterogeneously distributed with some areas of high accumulation (up to 158 cysts/g and 27 % of the total cysts recorded). Cysts appear to be transported in a west-to-east direction after deposition and accumulated in an extensive area that is probably the seedbed responsible for the initiation of HAB in the region. The nGC is an area of cyst (and sediment) retention that allows for the formation of seedbeds that could be important for the development of HAB of *G. catenatum*. The results provide key information for understanding the ecology of *G. catenatum* and, specifically, for understanding the geographic and temporal distribution of HABs to the nGC. In addition, to identification and quantification by microscopy, nucleic acid extraction protocols were standardized from vegetative cells and cysts of *G. catenatum* in sediments. Two ribosomal DNA regions were molecularly identified: LSU D1-D2 and ITS1-5.8S-ITS of *G. catenatum* by polymerase chain reaction (PCR) and subsequent sequencing. The established PCR protocol allows detection and identification in sediments in just a few hours. In addition to an unequivocal detection of the species, the number of samples that can be processed is increased. The data obtained allow locating high concentrations of cysts of harmful species in sediments that represent possible seedbed for future HABs, establishing relationships to better understanding of the dynamics generating HABs to the nGC.

**Keywords:** Dinoflagellate cysts, Seedbeds, HAB, Relocation of cysts, PSP.

## Agradecimientos

---

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE). En especial al programa de posgrado de Ecología Marina, la División de Ciencias de la Tierra y la División de Biología Experimental y Aplicada.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por darme el beneficio económico de manutención y colegiatura, a través de la beca que me fue otorgada (24805).

A los integrantes del comité de tesis, Dra. Christine J. Band Schmidt, Dr. Javier Helenes, Dr. Rafael Ramírez, y co-directores Dra. Asunción Lago Lestón y Dr. Ernesto García por colaborar activamente sobre mi formación y desarrollo del presente trabajo.

Al Dr. David Rivas por la activa colaboración y desarrollo con el modelo numérico implementado en la presente investigación.

A la Oc. Edna Collins, por mantenerse colaborando siempre y apoyando al presente trabajo.

A la M. B. Yamné Ortega Saad por su colaboración, integración y esfuerzo aplicado en la presente y otras tesis.

Al Dr. Javier Helenes y Martha González, no solo el resguardo académico, sino humano.

## Tabla de contenido

---

Resumen en español .....	i
Resumen en inglés.....	ii
Agradecimientos .....	iii
Lista de figuras .....	vii
Lista de tablas .....	x
<b>Capítulo 1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.1 Introducción .....	1
1.1.1 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del golfo de California .....	2
1.1.2 Quistes de reposo de <i>Gymnodinium catenatum</i> y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California.....	4
1.1.3 Identificación molecular de <i>Gymnodinium catenatum</i> en quistes de sedimentos y células vegetativas al norte del golfo de California.....	6
1.1.4 Características del norte del golfo de California (nGC).....	8
1.2 Justificación .....	8
1.3 Objetivos .....	11
1.3.1 Objetivo general.....	11
<b>Capítulo 2. Materiales y Métodos.....</b>	<b>12</b>
2.1 Colecta de muestras.....	12
2.2 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del Golfo de California .....	13
2.2.1 Análisis palinológico .....	13
2.2.2 Análisis estadístico .....	14
2.2.3 Mapeo de concentraciones de quistes al nGC.....	14
2.2.4 Diversidad de los ensamblajes de quistes de dinoflagelados en el GC.....	15
2.3 Quistes de reposo de <i>Gymnodinium catenatum</i> y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California .....	15

2.3.1 Análisis palinológico .....	15
2.3.2 Análisis granulométrico.....	15
2.3.3 Análisis de Clorofila- <i>a</i> satelital .....	16
2.3.4 Análisis estadístico .....	16
2.3.5 Análisis de la distribución geográfica de los quistes .....	17
2.3.6 Modelo numérico del océano y experimentos de seguimiento de partículas .....	17
2.4 Identificación molecular de quistes y células vegetativas de <i>Gymnodinium catenatum</i> en el norte del golfo de California .....	19
2.4.1 Aislamiento de células vegetativas y quistes .....	19
2.4.2 Extracción de los ácidos desoxirribonucleicos (DNA) .....	19
2.4.3 Amplificación del DNA.....	20
2.4.4 Análisis bioinformático.....	21
<b>Capítulo 3. Resultados .....</b>	<b>23</b>
3.1 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del golfo de California.....	23
3.1.1 Ensamblaje de quistes de dinoflagelados .....	23
3.1.2 Quistes de especies potencialmente generadoras de toxinas (PTxS).....	28
3.1.3 Taxones diversos .....	28
3.1.3.1 <i>Cryodinium meridianum</i> Esper y Zonneveld, 2002.....	28
3.1.3.2 <i>Hexasterias problematica</i> Cleve 1900. ....	29
3.1.3.3 <i>Halodinium verrucatum</i> Gurdebeke et al., 2018. ....	29
3.1.4 Abundancia y ensamblajes de quistes y huevos de copépodos .....	29
3.1.5 Distribución de quistes al norte del golfo de California.....	31
3.1.5.1 Distribución de especies autótrofas .....	31
3.1.5.2 Quistes de especies heterótrofas .....	33
3.1.5.3 Quistes PTxS .....	34
3.1.6 Distribución local de huevos de copépodos .....	35
3.1.7 Comparación con otras regiones del golfo de California .....	36

3.2 Quistes de reposo de <i>Gymnodinium catenatum</i> y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California .....	37
3.2.1 Distribución geográfica del quiste .....	38
3.2.2 Características granulométricas del sedimento.....	40
3.2.3 FAN de <i>G. catenatum</i> en 2017 .....	41
3.2.4 Dinámica de los quistes en el norte del golfo de California.....	44
3.3 Identificación molecular de quistes y células vegetativas de <i>Gymnodinium catenatum</i> en el norte del golfo de California .....	49
3.3.1 Amplificación y secuenciación del DNA .....	49
3.3.1.1 Análisis de las secuencias del DNA ribosomal .....	49
3.3.1.2 Análisis de secuencia del dominio <i>sxtA4</i> en <i>G. catenatum</i> .....	50
<b>Capítulo 4. Discusión .....</b>	<b>57</b>
4.1 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del Golfo de California .....	57
4.1.1 Ensamblaje de quistes de dinoflagelados y su afinidad ambiental .....	57
4.2 Quistes de reposo de <i>Gymnodinium catenatum</i> y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California .....	61
4.3 Identificación molecular de quistes y células vegetativas de <i>Gymnodinium catenatum</i> en el norte del golfo de California .....	65
<b>Capítulo 5. Conclusiones.....</b>	<b>68</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>70</b>
<b>Anexo.....</b>	<b>89</b>

## Lista de figuras

---

- Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio en el norte del golfo de California (nGC). CPS = Cuenca Pescadero; CMZ = costa de Mazatlán; BLP = Bahía de La Paz; BCN = Bahía Concepción; y CDL = Cuenca Delfín. .... 3
- Figura 2. Norte (nGC) y alto golfo de California (aGC), y recolección de muestras durante julio de 2016 (puntos rojos; n = 25) y febrero de 2017 (puntos negros; n = 28). La línea roja discontinua indica el área de extracción de *Panopea globosa*. .... 12
- Figura 3. 1,2 *Gymnodinium catenatum*; 3,4 *Gymnodinium nolleri*; 5, 6 *Gymnodinium microreticulatum*; 7, 8 *Gymnodinium trapeziforme*; 9, 10 *Polykrikos kofoidii*; 11, 12 *Polykrikos schwartzii*; 13, 14 *Impagidinium aculeatum*; 15, 16 *Impagidinium sphaericum*; 17 *Impagidinium caspiense*; 18, 19 *Spiniferites bentorii*; 20, 21 *Spiniferites ramosus*; 22, 23 *Spiniferites belerius*; 24, 25 *Spiniferites delicatus*. Barra de escala 20  $\mu\text{m}$ . .... 25
- Figura 4. 1, 2 *Spiniferites bulloideus*; 3, 4 *Spiniferites membranaceus*; 5, 6 *Spiniferites elongatus*; 7, 8 *Spiniferites mirabilis*; 9, 10 *Ataxiodinium choane*; 11, 12 *Operculodinium israelianum*; 13, 14 *Operculodinium centrocarpum*; 15 *Pyxidinoopsis psilata*; 16 *Pyxidinoopsis reticulata*; 17, 18 *Bitectatodinium spongium*; 19, 20 *Nematosphaeropsis labyrinthus*; 21, 22 *Pentapharsodinium dalei*; 23, 24 *Polysphaeridium zoharyi*. Barra de escala 20  $\mu\text{m}$ . .... 26
- Figura 5. 1, 2 *Selenopemphix nephroides*; 3, 4 *Quinquecuspis concreta*; 5, 6 *Votadinium calvum*; 7, 8 *Votadinium spinosum*; 9 *Lejeunecysta sp.*; 10 *Lejeunecysta sabrina*; 11 *Stelladinium robustum*; 12 *Stelladinium stellatum*; 13, 14 *Echinidinium zonneveldiae*; 15 *Echinidinium cf. transparantum*; 16 *Echinidinium aculeatum*; 17 *Islandinium minutum*; 18 *Trinovantedinium applanatum*; 19 *Brigantedinium cariacense*; 20 *Dubridinium caperatum*. Barra de escala 20  $\mu\text{m}$ . .... 27
- Figura 6. 1-4 *Cryodinium meridianum*, 1 Foco bajo, 2,3 Foco medio, 4 Foco alto; 5-7, *Hexasterias problematica*; 8-10, *Halodinium verrucatum*; barra de escala 20  $\mu\text{m}$ . 11-13 Huevos diapásicos de copepodos; barra de escala 50  $\mu\text{m}$ . .... 30
- Figura 7. Distribución y porcentajes de quistes autótrofos en relación con el total de quistes dinoflagelados en el norte del golfo de California. (A) julio de 2016; (B) febrero de 2017. .... 32
- Figura 8. Distribución y porcentajes de quistes heterotróficos en relación con el total de quistes dinoflagelados en el norte del golfo de California. (A) julio de 2016; (B) febrero de 2017. .... 34
- Figura 9. Distribución y porcentaje de huevos de copépodos y quistes de dinoflagelados totales + huevos de copépodos en el norte del golfo de California. (A) julio de 2016 y (B) febrero de 2017. .... 36
- Figura 10. Quistes de *G. catenatum* encontrados en sedimentos recolectados en el norte del Golfo de California. El reticulado delimita paravesículas de cinco a seis lados (detalles en la esquina inferior izquierda de las fotografías, barra de escala de 2  $\mu\text{m}$ ). Los quistes vacíos se dividen aproximadamente por la mitad. Barra de escala 20  $\mu\text{m}$ . .... 37
- Figura 11. Distribución de quistes en el norte del golfo de California, la imagen muestra la batimetría y la concentración de quistes durante (A) las campañas de muestreo de julio de 2016 y (B) de febrero de 2017. Distribución geográfica de las concentraciones de quistes de *G. catenatum* observadas durante (C) julio de 2016 y (D) febrero de 2017. La escala derecha muestra concentraciones de 0 a 175

- quistes/g. (E) Distribución de limos finos (en %) en julio de 2016 y (F) arenas finas (en %) en febrero de 2017 en el norte del golfo de California. .... 39
- Figura 12. Abundancia superficial de *Gymnodinium catenatum* y abundancia relativa en muestras de redes de fitoplacton recolectadas por Ficotox en el área de extracción de almeja *P. globosa* al sur de San Felipe, B.C., en 2017. .... 42
- Figura 13. Distribución de la concentración de Clorofila-*a* obtenida por satélite ( $Chl_{sat}$ ) en enero y febrero de 2017 en el norte del golfo de California. La  $Chl_{sat}$  presenta a una concentración máxima de  $15 \text{ mg m}^{-3}$  en las figuras. También se presentan las trayectorias lagrangianas estimadas a partir del análisis de seguimiento de partículas del 19 de enero al 25 de febrero de 2017. Los puntos negros representan la posición final de las partículas advectadas el 25 de febrero. Los puntos blancos representan la posición de la partícula el día indicado en la imagen de  $Chl_{sat}$  (10, 21, 25 de febrero y 19 y 30 de enero). Las líneas representan la trayectoria entre estas fechas. .... 43
- Figura 14. Resultados del PCA entre la concentración de  $Chl_{sat}$  de diferentes días entre el 19 de enero, el 10 de febrero y el 21 de febrero con la concentración de quistes. .... 44
- Figura 15. (A) Vectores de velocidad media mensual en la superficie (vectores blancos) y a 5 metros sobre el fondo (vectores negros), y distribución de *G. catenatum* (escala de colores) en febrero de 2017; la velocidad máxima en superficie es de  $0,42 \text{ m s}^{-1}$ . (B) Trayectorias lagrangianas de 22 días, del 3 al 25 de febrero de 2017; los puntos grandes y el contorno negro representan las posiciones finales de las partículas advectadas el 25 de febrero; estas posiciones finales corresponden a los puntos de observación con una concentración de quiste distinta de cero indicada por la paleta de colores del arco iris. Las trayectorias se separaron de acuerdo con su concentración de quistes en cuatro rangos para mayor claridad en las gráficas, y se trazan en la imagen de  $Chl_{sat}$  del 10 de febrero de 2017 como mapa base. .... 46
- Figura 16. (A) Vectores de velocidad media mensual en la superficie (vectores blancos) y a 5 metros sobre el fondo (vectores negros), y distribución de *G. catenatum* (color) en julio de 2016; la velocidad máxima en superficie  $0.54 \text{ m s}^{-1}$ . (B) Trayectorias lagrangianas de 22 días, durante el 1 al 22 de julio de 2016; los puntos grandes y el contorno negro representan las posiciones finales de las partículas advectadas el 22 de julio; estas posiciones finales corresponden a los puntos de observación con una concentración de quiste distinta de cero indicada por la paleta de colores del arco iris. .... 48
- Figura 17. Representación esquemática de la localización de las regiones amplificadas ITS1-5.8S-ITS2-LSU en el gen del rDNA. .... 50
- Figura 18. Representación esquemática de la localización de la región ITS1-5.8S-ITS2 señalando la posición de la mutación. .... 50
- Figura 19. Representación esquemática del dominio *sxtA4* que resume la posición en las mutaciones detectadas. .... 52
- Figura 20. Alineación de secuencias del dominio *sxtA4* de *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium*, y *Pyrodinium* de varios países, son enfatizados los sitios donde se presentan las diferentes mutaciones. .... 54
- Figura 21. Alineación de secuencias del dominio *sxtA4* de *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium*, y *Pyrodinium* de varios países, son enfatizados los sitios donde se presentan las diferentes mutaciones. .... 55

- Figura 22. Resumen del patrón de cambios en el alineamiento de secuencias del dominio *sxtA4* de *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium*, y *Pyrodinium* que presentan diferentes mutaciones. .... 56
- Figura 23. Dominio y batimetría del modelo numérico (en m). El mapa integrado en la esquina inferior izquierda muestra un alejamiento regional del dominio del modelo. Los paneles integrados en la esquina superior derecha muestran la correlación entre la SST media mensual del modelo y la del producto satélite, antes (*r*; izquierda) y después (*corr*; derecha) de eliminar el ciclo estacional medio, calculado para el período 2013-2017; Los valores de correlación mínimo y máximo se muestran debajo de los paneles. .... 98
- Figura 24. Grupos de partículas en las posiciones de los puntos de observación y advectadas hacia atrás en el tiempo durante 6, 14, 22 y 30 días en el norte del golfo de California. .... 98

## Lista de tablas

---

Tabla 1. Mezcla de reacción para PCR.....	20
Tabla 2. <i>Primers</i> utilizados en este estudio.....	20
Tabla 3. Las especies de quistes y su afinidad móvil, identificadas en las muestras del norte del golfo de California, se recolectaron en julio de 2016 y febrero de 2017. ....	23
Tabla 4. Concentraciones (Conc) de quistes de dinoflagelados y huevos de copépodos (Cope) por conjunto de muestras. Se presenta la media, la suma total en cada grupo (Total), el valor máximo (Max) y la abundancia relativa (%) por grupo. Gymn = Gymnodiniales, Gony = Gonyaulacales, Peri = Peridinales, AUT = Autótrofos, HET = Heterótrofos, PTxS = Especies potencialmente generadoras de toxinas y número total de especies (TOTAL). ....	31
Tabla 5. Estadísticas básicas de ensamblajes de quistes de dinoflagelados descritos en localidades del GC. # Muestras = Número de muestras; # SPP = Número de especies; Con total = Concentración total de quistes/g de sedimento seco, (w) indica quistes/g de sedimento húmedo; IDM = Índice de diversidad de Margalef. ....	37
Tabla 6. Composición granulométrica (en porcentaje) de muestras de sedimentos recolectadas en julio de 2016 y febrero de 2017 en el norte del golfo de California. Se presenta el rango de tamaño en micras. ....	40
Tabla 7. Resultados del análisis de las secuencias de <i>Gymnodinium catenatum</i> del norte del golfo de California, mostrando el tamaño, localización, identidad, <i>Mismatches</i> , <i>Gap</i> .....	49
Tabla 8. Resultados del análisis de secuenciación del dominio <i>sxtA4</i> en <i>Gymnodinium catenatum</i> , mostrando tamaño, posición, identidad, <i>Mismatches</i> , <i>Gap</i> , usando la secuencia <i>G. cat</i> norte del GC (V8SX) como referencia. ....	51
Tabla 9. Resultados del análisis de secuenciación del dominio <i>sxtA4</i> en <i>Gymnodinium catenatum</i> , mostrando tamaño, posición, identidad, <i>Mismatches</i> , <i>Gap</i> , usando la secuencia <i>G. cat</i> norte del GC (V6SX) como referencia. ....	52
Tabla 10. Resultados de los análisis del dominio <i>sxtA4</i> en <i>Gymnodinium</i> , <i>Alexandrium</i> , y <i>Pyrodinium</i> mostrando tamaño, posición, identidad, <i>Mismatches</i> , <i>Gap</i> . ....	53
Tabla 11. Concentración de quistes de dinoflagelados (quistes/g) y huevos de copépodos (huevos/g) en julio de 2016. ....	89
Tabla 12. Concentración de quistes de dinoflagelados (quistes/g) y huevos de copépodos (huevos/g) en febrero de 2017. ....	90
Tabla 13. ANOSIM entre julio de 2016 y febrero de 2017 (N = 53). Las diferencias significativas se muestran en negrita.....	91
Tabla 14. Análisis SIMPER de una vía muestra la disimilitud promedio general, la disimilitud promedio (Av. Dissim.), La contribución porcentual (Contrib.%), la contribución porcentual acumulada (Acumul.% por taxa, y la media de julio de 2016 (Mean de julio) y febrero de 2017 (Mean de febrero). Los taxones que contribuyen con más del 5% de disimilitud se muestran en negrita. ....	91

Tabla 15. Abundancia relativa del tamaño de grano en muestras de sedimentos analizadas. ....	91
Tabla 16. Condiciones ambientales en el nGC y rangos de especies importantes. SST (Ramírez Castillo, 2020), SSS, Chl- <i>a</i> , O <sub>2</sub> (Rodríguez Pérez, 2013), y [P], [N] (Álvarez-Borrego et al., 1978). Rangos ambientales informados a nivel mundial para cada especie (Zonneveld et al., 2013). ....	92
Tabla 17. Concentración de quistes de <i>Gymnodinium catenatum</i> ( <i>G. cat</i> ), julio 2016/febrero 2017. ....	92
Tabla 18. Porcentajes por tamaño de partícula para julio 2016 y febrero 2017. ....	93
Tabla 19. Valores de Clorofila- <i>a</i> satelital y quistes para febrero 2017. ....	95
Tabla 20. Autovalores de la matriz de correlación y estadísticas relacionadas (quistes Gcat + Chl <sub>sat</sub> ). Solo variables activas. ....	95
Tabla 21. Ensamblajes de quistes de dinoflagelados y representación de <i>G. catenatum</i> reportados en diferentes regiones del mundo. # Sta/Sam = número de estaciones o muestra; # Taxones de quistes = número de taxones de quistes; Tot [] = concentración total de quistes en el ensamblaje (solo se consideraron quistes de pared orgánica); Gcat [] = concentración de quistes de <i>G. catenatum</i> /g de sedimento seco, (w) indica quistes/g de sedimento húmedo; % = porcentaje de quistes de <i>G. catenatum</i> en el ensamblaje; n/d = sin datos. ....	96
Tabla 22. Abundancias de quiste dinoflagelado y <i>G. catenatum</i> en diferentes regiones del mundo. Células L <sup>-1</sup> = células vegetativas por litro; Quistes = concentración de quistes/g de sedimento seco en la base de datos, (w) indica quistes/g de sedimento húmedo; °C = rango de temperatura; Profundidad = profundidad (m); n/ d = sin datos. ....	96
Tabla 23. Número de acceso del GenBank de las secuencias analizadas en el presente estudio. ....	97

# Capítulo 1. Introducción

---

## 1.1 Introducción

Se han descrito aproximadamente 2300 especies de dinoflagelados marinos (Gómez, 2012a; 2012b), y algunos presentan un ciclo de vida complejo con estadios planctónicos móviles y bentónicos sésiles. Estas especies producen quistes temporales delgados y quistes hipnocigóticos gruesos y resistentes (Bravo y Figueroa, 2014). Aproximadamente 96 especies producen quistes resistentes, que representan aproximadamente del 6 al 11% de todas las especies de dinoflagelados marinos (Zonneveld y Pospelova, 2015). Los quistes resistentes se depositan en el lecho marino formando parte de los sedimentos, donde pueden permanecer inactivos y viables hasta 100 años (Lundholm et al., 2011; Kremp et al., 2018). Una vez en el sedimento, pueden conservarse durante millones de años como fósiles y son de gran importancia (Evitt, 1985; Fensome et al., 1996) pues permiten inferir climas y condiciones ambientales pasadas (Radi y de Vernal, 2008; Van Nieuwenhove et al., 2020).

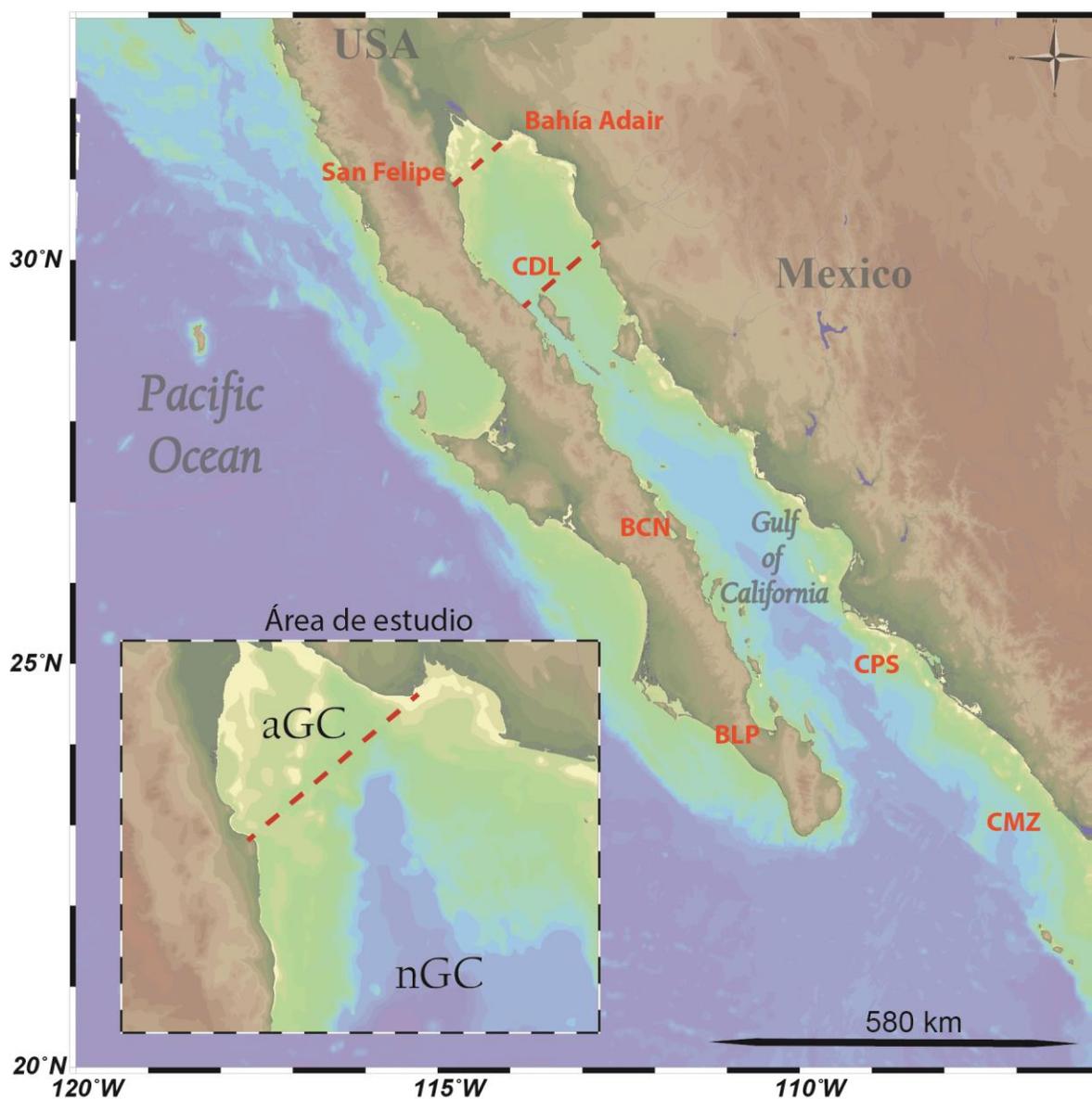
Los quistes también sirven como reservorio genético (Jones y Lennon, 2010), aislando las poblaciones de dinoflagelados en regiones específicas. Por lo tanto, los quistes en sedimentos marinos superficiales (recientes) pueden representar el inóculo para la proliferación de algunos dinoflagelados (Anderson y Wall 1978, Heaney et al. 1983, Rengefors y Anderson, 1998). La abundancia de quistes en los sedimentos aporta información crucial para comprender y predecir la proliferación de algas nocivas (Erdner et al., 2010). Se han registrado altos valores de producción de quistes después de la proliferación de células planctónicas (Matsuoka y Fukuyo 1994; Peña-Manjarrez et al., 2001; Morquecho et al., 2012; Liu et al., 2020). Además, en áreas donde la productividad primaria es alta, la concentración de quistes de dinoflagelados también es alta (Sprangers et al., 2004), por lo que, es razonable asumir que existe una relación directa entre la abundancia de células vegetativas en la columna de agua y la concentración de quistes en el sedimento (de Vernal et al., 2020). La diversidad y abundancia de quistes en sedimentos recientes reflejan la productividad de regiones específicas, y los ensamblajes de quistes de dinoflagelados en sedimentos modernos están relacionados con factores físicos, químicos, biológicos, hidrodinámicos locales y ambientales sedimentarios (Zonneveld et al., 2013). El estudio de estos registros permite caracterizar eventos regionales y condiciones ambientales locales, así como afinidades ecológicas proporcionando información sobre las posibles causas y los riesgos potenciales del desarrollo de la proliferación de algas (Anderson et al., 2012). Por tanto, los quistes modernos sirven como bioindicadores, su distribución geográfica está relacionada con las condiciones ambientales de su ubicación y además sirven para reconstruir ambientes pasados con base en su registro fósil.

Además de las condiciones ambientales, los factores biológicos como la depredación son importantes para controlar la abundancia de fitoplancton (entre ellos dinoflagelados). Particularmente, los copépodos juegan un papel importante en la estructura trófica del océano. Estos crustáceos muestran un sesgo selectivo en sus dietas, siendo las diatomeas la principal fuente de lípidos durante las condiciones de surgencia y los ciliados y dinoflagelados en ambientes más oligotróficos (Saiz y Calbet, 2011). Los huevos de copépodos también se encuentran en los sedimentos y su abundancia está relacionada con la presencia de estos organismos en la columna de agua, lo que refleja la productividad secundaria de una región. En el golfo de California, los huevos de copépodos pueden ser los palinomorfos más abundantes en los sedimentos superficiales (Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991), y se han reportado como abundantes en la cuenca Pescadero desde al menos 1483 (Flores-Trujillo, 2009), y en cuenca Magdalena de 1811 a 1907 (López-Velázquez et al., 2019). La abundancia de huevos de copépodos en estos dos lugares muestra una correlación directa con los ensamblajes de quistes de dinoflagelados (Flores-Trujillo, 2009; López-Velázquez et al., 2019).

### **1.1.1 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del golfo de California**

El golfo de California (GC) es un mar cerrado de alta productividad, subtropical, y con más de 1200 km de longitud. Al sur, relieves submarinos con trincheras abisales (> 3 km de profundidad). En contraste, su parte norte poco profunda presenta diversos ecosistemas. Los quistes de dinoflagelados en muestras de sedimentos recientes del GC se han caracterizado principalmente en la parte sur del sistema. Martínez-Hernández y Hernández-Campos (1991) informaron que se observaron 31 especies de quistes de dinoflagelados en muestras recolectadas en 1982 con taxones heterótrofos como los palinomorfos marinos más abundantes, así mismo, los autores también documentaron huevos de copépodos. Además, en el sur del GC, las muestras de superficie de la costa de Mazatlán (CMZ, Fig.1) presentaron 34 especies registradas, los ensamblajes estuvieron dominados por *Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp. y *Bitectatodinium spongium* (Limoges et al.2010). *Brigantedinium* spp. y *Bitectatodinium spongium* también fueron dominantes en muestras de sedimentos superficiales de Bahía de La Paz en la parte suroeste del GC (BLP, Fig. 1, Limoges, et al. 2010). En el sureste del GC, en la cuenca Pescadero, los ensamblajes palinológicos de dos núcleos (registro estratigráfico de 1483 a 1994) contenía 22 especies de quistes dinoflagelados, con predominio de *Brigantedinium* spp. y *Bitectatodinium spongium* y abundantes huevos de copépodos (Flores-Trujillo et al., 2009). Los sedimentos laminados de la cuenca Pescadero (CPS, Fig.1) representan la sedimentación de 1959 a 2009 y contienen 41 especies de quistes de dinoflagelados,

dominados por *Brigantidium* spp., *Bitectatodinium spongium* y *G. catenatum* (Duque-Herrera et al., 2020).



**Figura 1.** Mapa de ubicación del área de estudio en el norte del golfo de California (nGC). CPS = Cuenca Pescadero; CMZ = costa de Mazatlán; BLP = Bahía de La Paz; BCN = Bahía Concepción; y CDL = Cuenca Delfín.

En el lado occidental del GC, Morquecho y Lechuga-Devéze (2003) reportaron 25 tipos de quistes de reposo dominados por taxones autótrofos en Bahía Concepción (BCN, Fig. 1). Los quistes calcáreos *Thoracosphaerales* y *Scrippsiella trochoidea* (30-70%) y los quistes orgánicos de *Lingulodinium polyedrum* (13-44%) dominaron las asociaciones de esta ubicación (Morquecho y Lechuga-Devéze. 2003). Más cerca de nuestra área de estudio, aunque todavía fuera de ella, en la cuenca Delfín (CDL; Fig. 1), las muestras

superficiales de la parte norte del GC (Pospelova et al., 2008) contenían 38 especies de quistes de dinoflagelados. La alta productividad anual en esta área explica la alta proporción de quistes heterótrofos en sus ensamblajes.

No existe homogeneidad en los ensamblajes de quistes en sedimentos recientes de la parte sur del GC, y se reporta la presencia de diferentes taxones. Además, no existe información sobre ensamblajes en la parte norte del GC (nGC), siendo esta región de las más altas en productividad primaria de todo el GC (Zeitzschel, 1969; Douglas et al., 2007; Rodríguez-Ibañez et al., 2013), con concentraciones medias anuales de Clorofila-*a* superiores a 1.7 mg m<sup>-3</sup> (Ulate et al., 2016). Más importante aún, se han documentado florecimientos de algas nocivas (FAN) recurrentes en la región desde 2015, que se repitieron en 2017 y causaron mortalidades masivas de mamíferos y aves marinas, intoxicación a personas, e impactando la pesquería de la almeja *Panopea globosa* (Medina-Elizalde et al., 2018). Solo existe un estudio que ha caracterizado quistes en sedimentos recientes de la cuenca Delfín, ubicada en la parte sur de la región, donde reportaron 38 especies de quistes de dinoflagelados, y una alta proporción de ensamblajes de quistes heterótrofos que probablemente estaba relacionada con la alta productividad anual en el área (Pospelova et al., 2008).

### **1.1.2 Quistes de reposo de *Gymnodinium catenatum* y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California**

Noventa y cinco (65%) taxones de las aproximadamente 147 especies de microalgas marinas asociadas con FAN son dinoflagelados y representan aproximadamente el 49% de las casi 80 especies identificadas como productoras de toxinas (Peña et al., 2016). Entre las diferentes toxinas producidas por los dinoflagelados, las toxinas paralizantes (PST - Paralytic Shellfish Toxins) son de gran preocupación, ya que estos metabolitos pueden causar mortalidad masiva de organismos marinos y se transfieren a través de la cadena alimentaria a los humanos, lo que representa un riesgo para la salud pública.

Los PST son un grupo de al menos 50 alcaloides neurotóxicos solubles en agua análogos a la saxitoxina que son responsables de la intoxicación paralizante por consumo de mariscos (PSP - *Paralytic Shellfish Poisoning*) en humanos (Wiese et al., 2010). En el océano, los PST son producidos por *Gymnodinium catenatum*, *Pyrodinium bahamense* y diferentes especies del género *Alexandrium* (Band-Schmidt et al., 2005; Penna et al., 2015), asociándose algunos eventos de muertes humanas con las PST producidas por *G. catenatum* (37 intoxicadas y 3 muertes) y *P. bahamense* (476 intoxicadas y 18 muertes) (Band-Schmidt

et al., 2019). *Gymnodinium catenatum* fue descrita como una nueva especie por Graham (1943) a partir de muestras recolectadas durante un crucero realizado en el GC en 1939. Esta especie se hizo notoria después de un importante brote de PSP ocurrido en 1979 en la costa de Sinaloa, México cuando 18 personas fueron intoxicadas y tres murieron después de consumir bivalvos contaminados con PST (Mee et al., 1986). Después de este evento, se han registrado varias proliferaciones de *G. catenatum* a lo largo de la costa del Pacífico mexicano y en el GC pero solo en algunas de ellas se ha documentado un impacto negativo (López-Cortés et al., 2016; Medina-Elizalde et al., 2018; Band-Schmidt et al., 2019).

Los FAN ocasionados por *G. catenatum* son un problema recurrente en el nGC. La presencia de PST en esta región afecta la pesca, la vida silvestre y ha impactado la salud pública. En 2010, se implementó la primera prohibición sanitaria en el nGC, cuando las concentraciones de PST en *Panopea globosa* superaron el límite reglamentario de  $800 \mu\text{g STXeq kg}^{-1}$  (COFEPRIS, 2015). En los años siguientes no se implementaron prohibiciones, pero en enero de 2015, las concentraciones de PST en *P. globosa* alcanzaron hasta  $16740 \mu\text{g STXeq kg}^{-1}$  y se prohibió la extracción de estos organismos por aproximadamente 8 meses (Medina-Elizalde et al., 2018). La acumulación de PST en *P. globosa* se asoció con un FAN de *G. catenatum* que también causó mortalidad masiva de mamíferos y aves marinas en la región de San Felipe (Medina-Elizalde, 2021). Más importante aún, cinco personas se intoxicaron en Bahía de Los Ángeles después del consumo de almejas no identificadas y contaminadas con PST (COFEPRIS, 2015). Después de 2015, los FAN se han producido todos los años excepto en 2016 y han causado pérdidas económicas sustanciales debido a la prohibición de la extracción de bivalvos en la región (Medina-Elizalde, 2021).

Aún se desconoce lo que ocasiona el aumento de la frecuencia de aparición de FAN de *G. catenatum* en el nGC. Pero deben existir condiciones ambientales adecuadas para la proliferación celular, y también se necesita una población autóctona para el desarrollo del FAN de *G. catenatum*. La generación de quistes temporales y de resistencia es una estrategia para hacer frente a condiciones adversas y facilita la dispersión de *G. catenatum* (Dale, 1983). Los quistes juegan una función crítica en la reproducción de esta especie y de otros dinoflagelados (Figueroa y Bravo, 2005). La formación de proliferaciones autóctonas y alóctonas de *G. catenatum* se asocia con la ubicación de los lechos de quistes en relación con el lugar donde se produce el crecimiento vegetativo (Hallegraeff et al., 2012). En el primer caso, los semilleros con altas concentraciones de quistes están presentes en la misma región (Tahvanainen et al., 2012) donde ocurre la proliferación de dinoflagelados, como en el caso de Tasmania. En las proliferaciones alóctonas, la abundancia de quistes de *G. catenatum* en sedimentos superficiales es insuficiente para la generación de FAN locales y los semilleros se encuentran en áreas cercanas donde ocurre el exquistamiento (Hallegraeff et al., 2012). Por ejemplo, las células vegetativas proliferan en mar abierto y son transportadas

hacia la costa. Este tipo de FAN se da en la zona costera de la Península Ibérica, concretamente en las Rías Bajas de Galicia (Figueroa et al., 2008).

La germinación de los quistes sirve como inóculo para la proliferación de algunos dinoflagelados, y la abundancia de quistes en los sedimentos representa información crucial para comprender y posiblemente predecir los FAN (Erdner et al., 2010). Por ejemplo, los FAN recurrentes de *Alexandrium catenella* en el golfo de Maine están estrechamente relacionadas con los semilleros de quistes locales, y la resuspensión por corrientes y oleaje juega un papel fundamental en la redistribución de quistes (Butman et al., 2014). El estrés físico y la capacidad de erosión del sedimento están relacionados con la liberación y movilización de quistes. Por tanto, la distribución de los quistes está estrechamente relacionada con las características físicas de los sedimentos y la hidrodinámica de la región (Butman et al., 2014). Además, los quistes pueden comportarse como sedimentos finos ya que hay una gran abundancia de quistes en áreas donde domina este tipo de sedimentos (Anderson et al., 2005; Horner et al., 2011; Triki et al., 2017).

### **1.1.3 Identificación molecular de *Gymnodinium catenatum* en quistes de sedimentos y células vegetativas al norte del golfo de California**

El método tradicional para la detección y conteo de dinoflagelados en fase de quiste de reposo y célula móvil es mediante microscopía de luz. Para la correcta identificación de las especies es necesario conocer las características morfológicas en las diferentes fases fisiológicas de la especie. Además, este proceso de identificación de las muestras consume una gran cantidad de tiempo en el diagnóstico. Recientemente se han venido introduciendo técnicas de identificación molecular para evaluar aspectos filogenéticos, taxonómicos y toxicológicos, para la detección de especies formadoras de FAN. A través del uso de las tecnologías de secuenciación de alto rendimiento, se han identificado los genes de la biosíntesis de saxitoxina en varias especies de dinoflagelados, incluyendo representantes de los tres géneros productores de toxinas de tipo paralizante (*Alexandrium*, *Pyrodinium*, *Gymnodinium*).

El gen *sxtA* codifica la enzima que inicia la vía de biosíntesis de saxitoxina en productores de PSTs como, *Alexandrium fundyense*, *A. minutum*, *A. catenella*, *A. fundyense*, *A. tameranense* y *Gymnodinium catenatum* (Stüken et al., 2011; Orr et al., 2013). Este gen está formado por cuatro dominios catalíticos: la metiltransferasa (*sxtA1*), el dominio GNAT (*sxtA2*), un portador de acilo proteína (*sxtA3*) y una aminotransferasa de clase II (*sxtA4*) (Kellmann et al., 2008; Akbar et al., 2020). El dominio *sxtA4* está presente en varias especies del género *Alexandrium* spp., *G. catenatum* y *P. bahamense* (Stüken et al.,

2011; Murray et al., 2015; Wang et al., 2020), incluso se ha reportado de manera exclusiva en los dinoflagelados productores de saxitoxina (Orr et al., 2013; Murray et al., 2015). A pesar de que se ha demostrado que está involucrado en la producción de toxinas (Savelle et al., 2016), actualmente, el papel del dominio *sxtA4* no está claro, pero algunos resultados sugieren que se encuentra implicado en la regulación para la producción de toxinas (Wiese et al., 2014; Akbar et al., 2018), y los procesos transcripcionales en dinoflagelados (Hackett et al., 2013). Así mismo, se ha identificado el dominio *sxtA1* y dominio *sxtA4* en cepas de *G. catenatum* mexicanas, así como el número de copias de cada gen (Mendoza-Flores et al., 2018).

La identificación a nivel de especie de diferentes dinoflagelados también se ha llevado a cabo por métodos moleculares (Murray et al., 2011; Cusick y Saylor, 2013; Stüken et al., 2013; Penna et al., 2015). Para *Gymnodinium catenatum* se han empleado aproximaciones moleculares para su clasificación filogenética (Adachi et al., 1997; Bolch et al., 1999; Daugbjerg et al., 2000), principalmente recurriendo a fragmentos de la subunidad menor (SSU – *Small subunit*), la subunidad mayor (LSU – *Large subunit*), e ITS (ITS – *Internal transcribed spacer*) del ácido desoxirribonucleico ribosomal nuclear (rDNA – *Nuclear ribosomal deoxyribonucleic acid*). Así como en el análisis de diversidad de cepas aisladas de las costas de Portugal (Silva et al., 2015). En este estudio encontraron que en la región D1-D2 de la subunidad mayor (LSU) del rDNA no presentó diferencias con cepas de *G. catenatum* provenientes de España, Argelia, China y Australia, así mismo, reportaron diferencias en la región ITS del rDNA, recomendando el uso de estas regiones como herramientas eficaces para caracterizar la distribución geográfica de la especie (Silva et al., 2015). También se ha reportado la identificación de polimorfismos de un solo nucleótido (SNP- *Single nucleotide polymorphisms*) que permitió la separación de cepas de Australia y Nueva Zelanda (Bolch y Salas, 2007), y la comparación del LSU e ITS de diferentes cepas en la región de Galicia y Andalucía en España (Ordás et al., 2004).

En México, se caracterizó la LSU del rDNA en cepas de *G. catenatum* de Bahía Concepción, Baja California Sur, y fue comparada con secuencias de cepas de Singapur, Japón, Portugal, Korea, China, España, entre otras, reportando un polimorfismo de base única en las cepas del golfo de California (Band-Schmidt et al., 2008). Pese a los esfuerzos para clasificar los linajes de los dinoflagelados por sus características morfológicas, su alta diversidad ha limitado el establecimiento de las interrelaciones de algunos linajes (Hoppenrath et al., 2009). Los estudios que usan técnicas moleculares como PCR y secuenciación dirigida nos brindan información taxonómica que no es posible obtener mediante técnicas de análisis morfológico y evitan la necesidad de cultivarlos (Hill et al., 2000), lo que permite invertir menos tiempo en su

identificación. Por ejemplo, en el género *Gymnodinium* estas técnicas han permitido evaluar su variabilidad genética.

#### **1.1.4 Características del norte del golfo de California (nGC)**

El golfo de California se ha dividido en cuatro zonas según sus condiciones oceanográficas, físicas y biológicas (Espinosa-Carreón y Valdez-Holguín, 2007). El presente estudio se realizó en la zona poco profunda (~ 200 m) del norte del golfo de California (nGC) y la parte más al norte y menor profundidad (~ 30 m) denominada el alto golfo de California (aGC; Fig. 1). El nGC presenta una estacionalidad muy definida en agosto y septiembre con temperaturas en la superficie del mar que alcanzan los 31-32 °C, mientras que en enero y febrero las temperaturas bajan hasta los 15-17 °C (Ramírez-León et al., 2015). Específicamente, el aGC se describe como un estuario inverso (Lavín et al., 1998) con una tasa de evaporación de  $0.8 \text{ m a}^{-1}$  (Montes et al., 2016). La salinidad aumenta desde 35.4 en áreas abiertas hasta 39 en las partes someras, debido a las escasas precipitaciones anuales y las condiciones estuarinas inversas (Álvarez-Borrego et al., 1975; Lavín et al., 1998). Las corrientes registradas alcanzan el  $1 \text{ m s}^{-1}$  con rangos de marea de hasta 6 m (Argote et al., 1995). Los vientos soplan en dirección noroeste de julio a octubre, y el aire frío y seco sopla en dirección sureste entre diciembre y mayo con velocidades de hasta 8 a  $12 \text{ m s}^{-1}$  enfriando las aguas superficiales del golfo (Bray y Robles, 1991).

La amplitud de la marea aumenta en el aGC y el flujo se acumula debido al estrechamiento y el hundimiento del lecho marino, lo que aumenta el rango máximo de la marea en aproximadamente 10 m (Stock, 1976 en Brusca et al., 2017). En el nGC la circulación superficial presenta un giro ciclónico durante el verano (junio a septiembre) mientras que un giro anticiclónico débil ocurre de noviembre a marzo (Lavín et al., 1997; Beier y Ripa, 1999; Palacios-Hernández et al., 2002).

## **1.2 Justificación**

La abundancia de quistes en los sedimentos parece ser un factor determinante para el desarrollo de los florecimientos algales (Stock et al., 2005; He et al., 2008). La información sobre la distribución y abundancia de quistes en los sedimentos es fundamental para conocer la ecología y la dinámica de dinoflagelados, y con ello identificar las condiciones oceanográficas y ambientales que influyen en las diferentes fases del ciclo de vida de los organismos. De esta manera, conociendo la distribución espacial y concentración de

quistes, y relacionando los factores oceanográficos y ecológicos que pueden intervenir en su resuspensión y germinación, es posible una mejor comprensión de los factores que establecen la dinámica y mecanismos de los FAN al norte del golfo de California.

La recurrencia de los FAN en los últimos años al nGC, es un problema emergente de gran impacto en esta región, por lo que es necesario ubicar las zonas de acumulación de quistes y relacionarlas con la formación de estos fenómenos. Asimismo, diferentes estudios denotan la importancia de los quistes de resistencia como semilleros poblacionales en los florecimientos de los dinoflagelados *Alexandrium* spp., y *Gymnodinium catenatum* (Anderson, 1984, 1989; Hallegraeff, 1993; Villanoy et al., 1996; McGillicuddy et al., 2003). A pesar de ello, no está claro el papel ecológico de esta fase sobre la presencia de las células vegetativas en el medio.

Actualmente tampoco se conoce que proporción de abundancias celulares detectadas durante un FAN están asociadas solamente al crecimiento *in situ*, la acumulación física o aporte de células vegetativas a través de los quistes. Por ejemplo, se han reportado variaciones en los florecimientos de *P. bahamense* tanto horizontal como verticalmente sin encontrar algún patrón en el mecanismo de inicio y mantenimiento de los FAN de esta especie (Usup et al., 2012). Por lo tanto, conocer la distribución espacial de los quistes en sedimentos apoyaría la generación de modelos de predicción en la dinámica de los FAN (McGillicuddy et al., 2005; Stock et al., 2005).

Por otro lado, la detección y cuantificación de especies formadoras de FAN se realiza comúnmente mediante la observación directa de células, vivas o fijadas, con microscopía de luz. El diagnóstico mediante esta técnica requiere de entrenamiento muy especializado, es tardado y se considera de baja resolución debido a la complejidad de la identificación taxonómica al microscopio, lo que genera controversia al momento de la identificación y la clasificación de especies tóxicas de un mismo género.

La implementación de técnicas moleculares para la identificación taxonómica mediante PCR aunado a la secuenciación de genes taxonómicamente informativos, como los de regiones genómicas nucleares (SSU, LSU) o mitocondriales (COI, COII, Cytb), posibilita una clasificación rápida y precisa de dinoflagelados formadores de FAN, así como su análisis filogenético y/o filogeográfico (Daugbjerg et al., 2000; Onda et al., 2013). Por lo tanto, resulta pertinente el uso de estas técnicas moleculares en muestras ambientales de sedimentos y células vegetativas. Esto es particularmente importante en quistes, ya que apenas se pueden diferenciar morfológicamente aquellos de especies productoras y no productoras de toxinas del género *Gymnodinium*. Por lo tanto, las aproximaciones moleculares contribuyen también a mejorar la

resolución entre especies crípticas a nivel de quiste (Daugbjerg et al. 2000; Erdner et al. 2010; Kim et al., 2016; Johansson et al., 2016), permitiendo caracterizar la distribución de quistes tóxicos en sedimentos del nGC, que puedan representar áreas semillero para futuros FAN.

En el presente trabajo se implementó el uso de herramientas moleculares para la caracterización de quistes de *G. catenatum* en sedimentos, y evaluar las diferencias en las secuencias obtenidas. Se secuenciaron dos regiones del DNA ribosomal: LSU D1–D2 e ITS1-5.8S-ITS (Patil et al., 2005; Silva et al., 2015) y el dominio 4 del gen *sxtA* (Stüken et al., 2013), de la especie tóxica *G. catenatum* (Graham) procedente del nGC. Las secuencias obtenidas se compararon con secuencias disponibles en las bases de datos. Se sabe que las regiones LSU e ITS del DNA ribosomal permiten caracterizar la distribución geográfica de la especie, ya que, en un estudio previo el ITS presentó diferencias entre distintas cepas de España, Argelia, China y Australia (Silva et al., 2015).

Así mismo se describe la abundancia, diversidad y distribución espacial de los quistes de dinoflagelados y los huevos de copépodos en el nGC, para comprender cómo un entorno dinámico altamente productivo se refleja en el ensamblaje de quistes que forman especies de dinoflagelados, y especialmente cómo esto se vio afectado por un extenso FAN ocurrido en la región en 2017. Las proliferaciones aparecen en un periodo bien definido de diciembre/enero a abril/marzo (Ramírez Castillo, 2020) y probablemente estén asociadas a semilleros de quistes presentes en esta región. Sin embargo, no hay información sobre la presencia de quistes en reposo de *G. catenatum* y el efecto de la hidrodinámica (circulación) sobre su distribución en el nGC. Por lo tanto, evaluamos la abundancia de quistes en los sedimentos superficiales durante dos periodos que coincidieron con una condición anual sin proliferación (julio de 2016) y posteriormente un FAN registrado en el nGC que ocurrió en enero de 2017. La distribución de los quistes se relacionó con la circulación local, se caracterizó el transporte y reubicación de quistes junto a los sedimentos finos en la región.

## 1.3 Objetivos

### 1.3.1 Objetivo general

Describir la abundancia, diversidad y distribución geográfica de los quistes de dinoflagelados en el nGC, evaluando cómo el entorno hidrodinámico altamente productivo se refleja en el ensamblaje de quistes que forman especies de dinoflagelados, y especialmente cómo la distribución y abundancia de quistes de *Gymnodinium catenatum* es determinante para el inicio y manteniendo de los FAN en esta región.

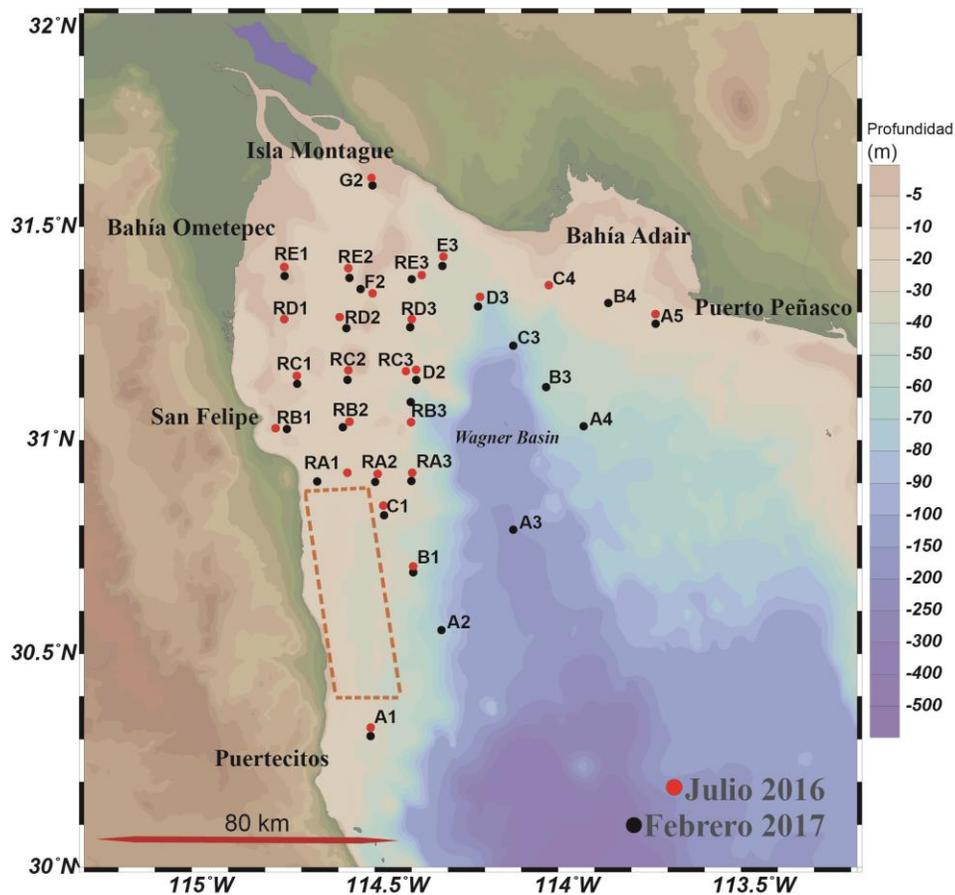
#### Objetivos específicos:

- Identificar y caracterizar la distribución geográfica de los quistes de dinoflagelados en muestras de sedimentos superficiales del norte del golfo de California.
- Identificar, caracterizar la distribución geográfica y representación de quistes de *Gymnodinium catenatum* en los ensamblajes en un año sin proliferación (julio de 2016), y después de un FAN registrado en el nGC en enero de 2017.
- Relacionar la distribución de los quistes de *Gymnodinium catenatum* con la circulación del nGC.
- Establecer la relación quiste-célula vegetativa de quistes de *Gymnodinium catenatum* encontrados en sedimentos del nGC.
- Identificación molecular de *Gymnodinium catenatum* en fase de quiste y célula vegetativa, para establecer un morfotipo molecularmente identificado.

## Capítulo 2. Materiales y Métodos

### 2.1 Colecta de muestras

Se recolectaron muestras de sedimentos superficiales ( $n = 53$ ) durante dos campañas oceanográficas (2016, 2017) a bordo del Buque de Investigación Tecolutla de la Armada de México. En 2016, se colectó un conjunto de 25 muestras del 19 al 27 de julio. En la segunda campaña realizada del 23 al 28 de febrero de 2017, se recolectaron un total de 28 muestras. Este segundo período de muestreo tuvo lugar después de uno de los FAN más importantes de esta región. Las estaciones de muestreo se ubicaron entre los 30 - 32 °N y 112 - 115 °O, a profundidades de entre los 3 a 168 m (Fig. 2). Las muestras de sedimento se tomaron usando un *Mini Multi-Corer MC-200-4* de *Ocean Instruments, Inc.*, que contiene cuatro tubos para muestras de 6.25 cm x 32.5 cm con penetración efectiva de 20 cm. Cada muestra de sedimento se almacenó en recipientes herméticos en oscuridad a 4 °C hasta su análisis en laboratorio.



**Figura 2.** Norte (nGC) y alto golfo de California (aGC), y recolección de muestras durante julio de 2016 (puntos rojos;  $n = 25$ ) y febrero de 2017 (puntos negros;  $n = 28$ ). La línea roja discontinua indica el área de extracción de *Panopea globosa*.

## 2.2 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del Golfo de California

### 2.2.1 Análisis palinológico

Submuestras de sedimentos se liofilizaron y procesaron mediante la técnica de extracción de palinomorfos modificada de Wood et al. (1996). Esta técnica consiste en lavar 10 g de muestra de sedimento liofilizado con detergente y agregar una tableta de *Lycopodium clavatum* (Lote: 124961 =  $12542 \pm 931$  esporas por tableta; Universidad de Lund, Suecia) para estimar la concentración de quistes recuperados por gramo de sedimento (quiste/g) (Maher, 1981; Mertens et al., 2009; 2012). Los elementos de carbonato y silicatos se eliminaron con ácido clorhídrico y ácido fluorhídrico, respectivamente. Después de este tratamiento, se añadió politungstato de sodio (densidad = 2) para separar la materia orgánica e inorgánica y se tamizó para aislar la fracción de 120 – 15  $\mu\text{m}$ . Finalmente, se recogieron 7-10 gotas del residuo y se montaron en un cubreobjetos de 25 x 50 mm con grenetina glicerizada. Las concentraciones de quiste para las 53 muestras se calcularon utilizando la fórmula de Benninghoff (1962). La media y la desviación estándar se calcularon para el marcador exótico (*L. clavatum*) recuperado de todas las muestras (Maher, 1981).

Considerando la baja recuperación de quistes dinoflagelados de paredes orgánicas, se calculó un tamaño mínimo de muestra ( $n_0$ ) basado en valores de esporas de *L. clavatum* ( $N = 12542$ ) como una población finita. Se aplicó la fórmula de Cochran ( $n_0 = Z^2 p q/e^2$ ) (Cochran 1963; Singh y Masuku, 2013) con una confianza del 95% ( $Z = 1,96$ ) y un margen de error del 5% ( $e = 0,05$ ). Como resultado, se obtuvo un número mínimo esperado de *L. clavatum* de 412 esporas por tableta con 12542 esporas y una desviación estándar en la recuperación de *L. clavatum* de 804 esporas en las 53 muestras. Por tanto, este estudio consideró la presencia de al menos 800 esporas en la recuperación por lámina palinológica. Las placas se analizaron (por duplicado) con un microscopio óptico Olympus (CX31) con un aumento de 400X, y se realizaron barridos de un lado a otro de las placas, cubriendo completamente la superficie con ~ 24 barridos. Para un análisis más detallado de los quistes presentes en las muestras se utilizaron ampliaciones 600X y 1000X. Las fotografías se tomaron con una cámara Olympus integrada al microscopio.

Los quistes de dinoflagelados se identificaron hasta el nivel de especie por comparación con las descripciones originales de los holotipos (Bradford, 1975; Zonneveld, 1997; Rochon et al., 1999; Head et al., 2001; Matsuoka et al., 2009; Verleye et al., 2011; Ribeiro et al., 2012; Mertens et al., 2012; 2013; Radi et al., 2013; Limoges et al., 2018; Gurdebeke et al., 2020; Gu et al., 2021) y con la base de datos en línea de Zonneveld y Pospelova (2015) (Marum, <https://www.marum.de/Karin-Zonneveld/dinocystkey.htm>). La taxonomía de los quistes dinoflagelados se ajusta a Fensome et al. (2019). Los huevos diapáusicos de

copépodos se clasificaron y contabilizaron en un solo grupo como huevos de copépodos por gramo de sedimento (huevos/g). Los estudios paleoecológicos con quistes de dinoflagelados actualmente utilizan algún índice de dominancia de taxones heterótrofos como proxy de la productividad (Mudie y Harland 1996; Prauss, 2002; Vásquez-Bedoya et al., 2008). Por lo tanto, los quistes de dinoflagelados son presentados como autótrofos y heterótrofos por separado para ayudar a compararlos con ensamblajes más antiguos.

Los quistes de *G. catenatum* se identificaron según su tamaño, forma y reticulación como describen Anderson et al., (1988), Rees y Hallegraeff (1991) y Bolch et al., (1999). Se cuantificó la abundancia de quistes de *G. catenatum* encontrados en las muestras para determinar su contribución a la afinidad trófica de los ensamblajes de quistes de dinoflagelados de otras especies encontradas en las muestras.

### **2.2.2 Análisis estadístico**

Se aplicó un ANOSIM análisis de similitudes unidireccional (Clarke 1993) basado en la distancia de medida de disimilitud de Bray-Curtis (Anderson, 2001) para evaluar las diferencias en los ensamblajes de taxones en las 25 muestras de julio de 2016 y 28 muestras de febrero de 2017. Además, un análisis SIMPER (análisis de porcentaje de similitud, disimilitud de Bray-Curtis) se utilizó para estimar el porcentaje de disimilitud entre las concentraciones de julio de 2016 y febrero de 2017, y se calculó la contribución porcentual de cada taxón (Clarke, 1993). Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software PAST v4.03 (Hammer et al., 2001).

### **2.2.3 Mapeo de concentraciones de quistes al nGC**

Los datos sobre las abundancias absolutas (concentraciones) de quistes de dinoflagelados y huevos de copépodos encontrados en julio de 2016 y febrero de 2017 se interpolaron utilizando la herramienta de análisis variacional de interpolación de datos (DIVA) integrada en el software Ocean Data View v5.5.1 (Schlitzer, 2021). La visualización jerárquica de abundancias taxonómicas se muestra con gráficos circulares de Krona (Ondov et al., 2011).

#### **2.2.4 Diversidad de los ensamblajes de quistes de dinoflagelados en el GC**

Para comparar la diversidad de especies de los ensamblajes de quistes de dinoflagelados en varias áreas del GC, usamos el Índice de Diversidad de Margalef (IDM; Margalef, 1958), calculado con la siguiente fórmula:  $IDM = (S - 1) / \ln N$ , siendo S el número de especies contadas y N es la concentración total de quistes de dinoflagelados en el conjunto de datos. El IDM se correlaciona directamente con la riqueza de especies y es un buen indicador de este parámetro cuando se trata de parámetros equivalentes (Gamito, 2010). Se compararon los valores de IDM y su riqueza de especies en función de las concentraciones de quistes de dinoflagelados de seis estudios diferentes en el GC. Comparando datos del nGC (este estudio), cuenca Delfín (Pospelova et al., 2008), Bahía Concepción (Morquecho y Lechuga-Devéze, 2003), Bahía de La Paz (Kielt, 2006), cuenca Pescadero (Duque-Herrera et al., 2020) y costa de Mazatlán (Kielt, 2006).

### **2.3 Quistes de reposo de *Gymnodinium catenatum* y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California**

#### **2.3.1 Análisis palinológico**

El análisis palinológico para los quistes de reposo de *G. catenatum* se realizó como se describe en el apartado 3.2.1 para el total de los ensamblajes al nGC.

#### **2.3.2 Análisis granulométrico**

El sedimento en el área de estudio es predominantemente limo, arcilla y arena fina (Carriquiry et al., 2001). Para caracterizar el tipo de sedimentos presentes en el área de estudio se tamizó una submuestra en húmedo (350-500  $\mu\text{m}$ ). La porción fina que pasó a través de los tamices se calibró con agua destilada y se añadió oxalato de sodio como dispersante y la mezcla se agitó. Se diluyó una submuestra con agua destilada y oxalato de sodio, se agitó y se añadió a la cámara de análisis del transmisor y difusor láser *in situ* LISST modelo 100X-C (LISST-100X - Sequoia Scientific). El rango angular programado en el transmisómetro corresponde a un rango de tamaño de partícula esférica de 2.5 a 500  $\mu\text{m}$  de diámetro. La distribución del tamaño de grano se estimó con el software GRADISTAT v8.0 (Blott y Pye, 2001). Se utilizó

la escala granulométrica de Udden-Wentworth para clasificar el tipo de sedimento presente en las muestras (Wentworth, 1922) (Tabla 18, Anexo).

### 2.3.3 Análisis de Clorofila- $\alpha$ satelital

Las imágenes satelitales de Clorofila- $\alpha$  ( $Chl_{sat}$ ) se obtuvieron del Sentinel-3 OLCI Nivel 2 de resolución completa (300 m). Se extrajeron valores de concentración de  $Chl_{sat}$  para 28 estaciones (Tabla 19, Anexo), con una resolución espacial de 300 m por píxel para diferentes fechas de 2017 cuando las imágenes estuvieron disponibles (6, 18, 19, 30 de enero, 10, 21 de febrero, 25 y 1 de marzo). Los productos se obtuvieron directamente de Copernicus Online Data Access (CODA) de la Agencia Espacial Europea (ESA) y procesados con SNAP-ESA Sentinel Application Platform v7.0.0 (<http://step.esa.int>).

El laboratorio FICOTOX (CICESE) ha llevado a cabo un programa de monitoreo de *G. catenatum* desde 2011 en las áreas de extracción de almeja *P. globosa* ubicadas al sur de San Felipe (Fig. 2). Se consultó la base de datos para conocer la abundancia de células en superficie reportada en células  $L^{-1}$ , por lo que la información de abundancia se limita a esta área.

### 2.3.4 Análisis estadístico

Se evaluó la normalidad de la distribución de las concentraciones de quistes de las 53 estaciones de muestreo con una prueba Shapiro-Wilk. La distribución de los datos no pasó la prueba de normalidad, y las diferencias en las concentraciones de quiste de *G. catenatum* por años se evaluó con una prueba de Wilcoxon, comparando muestras pareadas y considerando aumentos o disminuciones en las concentraciones, también se analizó el número de diferencias tanto negativas como positivas (Siegel y Castellan, 1988).

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para evaluar la relación entre  $Chl_{sat}$  derivado de satélite y la abundancia de quistes en el nGC. Se aplicó el PCA para simplificar la complejidad en la relación entre la distribución y abundancia de quistes de *G. catenatum* y los valores de  $Chl_{sat}$  en las 28 estaciones muestreadas en febrero de 2017. El nivel de significancia de todas las pruebas estadísticas fue  $\alpha = 0.05$ . Los análisis se realizaron con el software Statistica v12.5 (StatSoft, 2014).

La asociación entre el tamaño del grano del sedimento y las concentraciones de quistes de *G. catenatum* también se verificó en ambos años de muestreo con un análisis de clasificación (*cluster*). Para explorar la asociación entre las variables se utilizó el método de grupos de pares no ponderados con aritmética (UPGMA) que utiliza la matriz de correlación de distancia del componente sedimentario (en %) y la concentración de quistes en el nGC por año. Estos análisis se realizaron en el software PAST v4.02 (Hammer et al., 2001).

### **2.3.5 Análisis de la distribución geográfica de los quistes**

La interpolación de las concentraciones de quistes de *G. catenatum* entre estaciones se realizó con la herramienta de análisis variacional de interpolación de datos (DIVA) del software Ocean Data View (ODV v5.5.1) (Schlitzer, 2021). La distribución del quiste se comparó con el campo de velocidad de las corrientes superficiales promedio y a 5 m sobre el fondo para julio de 2016 y febrero de 2017. Estos campos de velocidad se generaron con un modelo numérico del océano implementado en la región.

### **2.3.6 Modelo numérico del océano y experimentos de seguimiento de partículas**

Los resultados numéricos del modelo oceánico se incluyeron en el análisis para dilucidar el posible origen y distribución de los quistes en el nGC. Este modelo numérico se basa en el *Regional Ocean Modelling System* (ROMS, p. ej., Rivas y Samelson, 2011) y fue implementado por el Dr. Rivas para la presente investigación. El análisis se extiende desde el nGC hasta aproximadamente 500 km más allá de la boca del golfo (ver Fig. 23, Anexo). El modelo tiene una resolución horizontal de aproximadamente 3 km y 22 niveles sigma en vertical (con resolución mejorada cerca de la parte inferior y la superficie). Los esquemas de configuración, mezcla/advección y el tratamiento de límites se basan en el modelo regional utilizado por Cruz-Rico y Rivas (2018). Se utilizaron datos mensuales del Sistema Global de Asimilación de Datos Oceánicos (GODAS; p. ej., Ravichandran et al., 2013) en los límites laterales abiertos del modelo, agregando la altura diaria de la superficie del mar y la velocidad geostrófica tomadas de un altímetro cuadrado producto de la topografía dinámica absoluta (Río et al., 2014). En la superficie, el flujo de calor neto, el flujo de agua dulce (evaporación menos precipitación) y el estrés del viento se calcularon internamente en el modelo, utilizando fórmulas de volumen (Fairall et al., 1996), a partir de campos de superficie meteorológicos del Reanálisis Regional de América del Norte (NARR; Mesinger et al., 2006).

En particular para el nGC, una comparación entre la temperatura de la superficie del mar mensual del modelo y el producto satelital correspondiente muestra correlaciones altas ( $r \geq 0,94$ ) para el período 2013-2017, y correlaciones moderadas ( $r \leq 0,40$  y  $r \leq 0,79$ ) después de eliminar la media del ciclo estacional (Fig. 23, Anexo). Las correlaciones más bajas se encuentran en un área pequeña al norte, muy probablemente asociada con una entrada de agua de origen continental, que está ausente en el modelo. Si bien es necesaria una comparación con otras variables como la velocidad del agua para determinar si el modelo reproduce adecuadamente la circulación del agua, como se mostrará a continuación, el modelo muestra patrones de circulación consistentes con los reportados en la literatura, lo que refuerza la confianza en los campos de velocidad de este modelo numérico.

El origen geográfico de los quistes encontrados en el nGC se exploró mediante un método de seguimiento de partículas lagrangiano basado en el trabajo de Rivas y Samelson (2011). Este enfoque consiste en calcular trayectorias de partículas que son advectadas pasivamente por el campo de velocidad tridimensional del modelo. Se inicializaron grupos de partículas en las posiciones de los puntos de observación y se advectaron hacia atrás en el tiempo durante 30 días (analizando puntos intermedios a 6, 14, 22 y 30 días), para determinar las posibles ubicaciones de las fuentes de quistes asumiendo que eran generadas por células vegetativas durante el FAN. Así, en ambos análisis (julio y febrero) se seleccionó la imagen de las trayectorias lagrangianas durante los 22 días previos a la liberación de partículas, ya que las partículas logran separarse completamente de su punto inicial sin dejar el dominio determinado en el análisis (Fig. 24, Anexo).

Para el análisis del período de muestreo de julio de 2016, las partículas se liberaron el 22 de julio a 5 m de profundidad del fondo para los 20 puntos de observación con una concentración de quistes distinta de cero. De manera similar, para el análisis de febrero de 2017, las partículas se liberaron el 25 de febrero en la superficie de los 23 puntos de observación con concentración de quiste diferente de cero. El objetivo de estos experimentos fue explicar el posible origen de los quistes de *G. catenatum* observados en julio de 2016 y febrero de 2017 tomando como destino la ubicación en el momento del muestreo.

## **2.4 Identificación molecular de quistes y células vegetativas de *Gymnodinium catenatum* en el norte del golfo de California**

### **2.4.1 Aislamiento de células vegetativas y quistes**

Células vegetativas de *G. catenatum* en cadenas de 13 a 30 células fueron aisladas del norte de la bahía de San Felipe, Baja California. Se analizaron un total de 6 muestras para las regiones del rDNA y para el dominio 4 del gen de *sxtA*. Las cadenas se transfirieron con una micropipeta a un portaobjetos de vidrio con una gota de agua de mar esterilizada por filtro y luego enjuagada por transferencias sucesivas en gotas de agua *Milli-Q* esterilizadas. Posteriormente, las cadenas se transfirieron a un microtubo estéril de 1.5 ml y se ultracongelaron a  $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Los sedimentos superficiales que se utilizaron para los análisis moleculares se colectaron de las mismas zonas donde se obtuvieron las muestras para conteo y que presentaron concentraciones elevadas de quistes de *G. catenatum*. Se analizaron un total de cuatro muestras de sedimento para todas las regiones analizadas. Las muestras fueron pesadas a  $\leq 100$  mg de peso húmedo y  $\leq 20$  mg de sedimento liofilizado y preservadas en microtubos de 1.5 ml a  $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Así mismo, células vegetativas aisladas fueron depositadas para su aclimatación en placas de cultivo en condiciones controladas a  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , con un ciclo de luz a oscuridad (12:12), a una irradiancia de  $190\text{ quanta m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  con medio GSe y salinidad de 35.

### **2.4.2 Extracción de los ácidos desoxirribonucleicos (DNA)**

La homogenización y lisis tanto de células vegetativas como de sedimento se realizó con nitrógeno líquido por 1 min, luego se descongelaron a  $37\text{ }^{\circ}\text{C}$  por 5 min, y posteriormente se incubaron con el buffer AE (DNeasy® Plant Mini Kit (QIAGEN) a  $65\text{ }^{\circ}\text{C}$  por 10 min. Finalmente, para lisar completamente las muestras se agitaron con microperlas en vortex durante 2 min para las células vegetativas y 5 min para las muestras de sedimento.

Para la extracción del DNA de células vegetativas se utilizó utilizando el kit DNeasy® Plant Mini Kit (QIAGEN), mientras que la extracción del DNA de los sedimentos se utilizó Dneasy PowerSoil® DNA Isolation Kit (QIAGEN), siguiendo el protocolo recomendado por los fabricantes. La cuantificación del ADN se realizó en NanoDrop™ 2000 de Thermo Fisher Scientific.

### 2.4.3 Amplificación del DNA

Las reacciones de PCR fueron preparadas usando el kit My Taq® Red Mix (Bioline®) de acuerdo con las instrucciones del fabricante. Además, se adiciono albúmina de suero bovino (Bovine Serum Albumin-BSA, Thermo Scientific™) y dimetilsulfóxido (DMSO, Thermo Scientific™), ajustando las reacciones a un volumen de 20 y 25 µL. Las concentraciones de los *primers*/cebadores utilizados para cada uno de los cuatro segmentos del rDNA y del dominio 4 del gen *sxtA* se describen en la Tabla 1. Los primers empleados para cada región se muestran en la tabla 2.

**Tabla 1.** Mezcla de reacción para PCR.

	D1-D2 LSU	LSU específico	ITS1-5.8S-ITS2	<i>sxtA4</i>
Buffer	4 µL	5 µL	4 µL	4 µL
MyTaq™ (Bioline)	0.2 µL	0.156 µL	0.2 µL	0.2 µL
Primers c/u	0.4 µL	1 µL	0.8 µL	1µL
Templado (~3 ng/µL)	10 µL	15 µL	10 µL	10 µL
BSA	N/A	0.5 µL	N/A	0.5 µL
DMSO	N/A	0.75 µL	N/A	0.1 µL
H <sub>2</sub> O	5 µL	1.594 µL	4.2 µL	3.2 µL
Total	20 µL	25 µL	20 µL	20 µL

N/A: No se aplicó.

**Tabla 2.** *Primers* utilizados en este estudio.

<i>Primer</i>	Secuencia (5'-3')	Dirección de la síntesis	Referencia
<b>D1-D2 LSU</b>			
LSU210	CGAGACCGATAGCAAACAAGTA	forward	Patil et al., 2005
LSU836	GTCAGTATCGCTACGAGCCTCC	reverse	Patil et al., 2005
<b>LSU específico</b>			
CGCS484	CGGGACCCACCAACAACAGTTCAACC	forward	Patil et al., 2005
CGCS721	ATTGGTCGGCCGCTGATGCTAAGG	reverse	Patil et al., 2005
<b>ITS1-5.8S-ITS2</b>			
<b>ITS A</b>	TCGTAACAAGGHTCCGTAGGT	forward	Silva et al., 2015
<b>ITS B</b>	AKATGCTTAARTTCAGCRGG	reverse	Silva et al., 2015
<b><i>sxtA4</i></b>			
<i>sxtA</i> 1	ATGCTCAACATGGGAGTCATCC	forward	Stüken et al., 2013
<i>sxtA</i> 2	GGGTCCAGTAGATGTTGACGATG	reverse	Stüken et al., 2013

Wobbles: R=A+G; H=A+C+T; K=G+T.

Todas las reacciones se realizaron en un termociclador T100™ BIO-RAD®. Dependiendo de la región del gen de *G. catenatum* que se pretendía amplificar se utilizaron diferentes condiciones de amplificación. Para la amplificación de los dominios D1-D2 del LSU se utilizaron las siguientes condiciones: desnaturalización a 94 °C durante 9 min y luego 35 ciclos de 94 °C por 30 s, 54 °C por 30 s, 72 °C por 60 s y una extensión final de 72 °C por 5 minutos. Para el fragmento específico del LSU de *G. catenatum* el ciclo de amplificación fue: 94 °C durante 9 min, seguido de 40 ciclos a 94 °C por 30 s, 61 °C por 30 s, 72 °C por 15 s y una extensión final a 72 °C durante 5 min. Los *primers* usados en estas dos amplificaciones fueron descritos por Patil et al., (2005). La región ITS (ITS 1-5.8S-ITS2) se amplificó a: 94 °C durante 3 min y luego 35 ciclos de 94 °C por 30 s, 54 °C por 60 s, 72 °C por 90 s y extensión final a 72 °C durante 5 min, usando los *primers* descritos en Silva et al., (2015). Finalmente, la amplificación del dominio *sxtA4* se realizó a: 95 °C durante 10 min y luego 14 ciclos de (94 °C por 45 s, 68 °C por 45 s, disminuyendo 1 °C por ciclo, 72 °C por 75 s) más 30 ciclos de 95 °C por 45 s, 58 °C por 45 s, 72 °C por 30 s y una extensión final de 72 °C por 10 min, utilizando los *primers* descritos por Stüken et al., (2013) (Tabla 2).

Los productos de PCR se verificaron en un gel de agarosa al 1%, en buffer TBE, junto con 1 µL de HyperLadder™ como escalera de DNA. El gel fue visualizado en ChemicDoc™ de BIO-RAD®. Los productos de PCR fueron purificados y enviados a secuenciar mediante tecnología Sanger a la compañía Macrogen, Inc. (Corea del Sur).

#### 2.4.4 Análisis bioinformático

Las secuencias obtenidas se editaron en el software Unipro UGENE v40.0 (Okonechnikov et al., 2012) y se obtuvieron las secuencias consenso mediante la unión de las secuencias *forward* y *reverse* de los diferentes productos de PCR. Los alineamientos se realizaron con ClustalW (Larkin et al., 2007). Adicionalmente en el programa Mesquite v3.70 (Maddison y Maddison, 2021), fue realizado un resumen con el patrón de cambios en los alineamientos del dominio *sxtA4* de *G. catenatum*, *Alexandrium*, y *Pyrodictum*.

Las secuencias de *G. catenatum* obtenidas, se correspondieron con secuencias publicadas del rDNA de *G. catenatum*. La secuencia DQ779989 se empleó como referencia para la comparación de la identidad de las regiones LSU e ITS del presente trabajo. Para el análisis del gen *sxtA*, al no contar con el gen completo de *G. catenatum*, se usó como referencia la secuencia publicada de *Alexandrium fundyense* (JF343239), en la que se ubicó el dominio de la *sxtA4* obtenido en el presente trabajo. Se realizaron tres ejercicios para

comparar el porcentaje de identidad, los cambios (*mismatches*) y los espacios (*gaps*) entre las secuencias de *G. catenatum* disponibles: 1) usando la secuencia *sxtA4 G. catenatum* del norte del GC (V8SX) como referencia, 2) usando la secuencia *sxtA4 G. catenatum* del norte del GC (V6SX) como referencia y 3) la secuencia de *Alexandrium fundyense* (JF343239) como referencia.

La identidad, y la posición de las regiones se realizó en el visualizador de secuencias y datos genómicos del NCBI (Sequence Viewer v3.43.1, Rangwala et al., 2021), junto a las secuencias recuperadas de GenBank mediante Blastn (NCBI Resource Coordinators, 2018).

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del golfo de California

#### 3.1.1 Ensamblaje de quistes de dinoflagelados

Se encontraron quistes de dinoflagelados en 50 de las 53 muestras analizadas. Se identificaron a nivel de especie 47 quistes de los siguientes tres órdenes: Gonyaulacales, Peridinales y Gymnodinales (Tabla 3). De las 47 especies de quistes, 27 especies se consideran autótrofas y 20 especies se consideran heterótrofas. La afinidad en fase móvil o vegetativa del quiste estuvo representada por los géneros *Gymnodinium*, *Polykrikos*, *Gonyaulax*, *Protoceratium*, *Sourniaea*, *Protoperidinium* y *Preperidinium*. La nomenclatura del quiste y su nombre equivalente en etapa vegetativa se basaron en los trabajos de Head (1996), Zonneveld y Pospelova (2015), Gurdebeke et al. (2020) y Gu et al. (2021).

**Tabla 3.** Las especies de quistes y su afinidad móvil, identificadas en las muestras del norte del golfo de California, se recolectaron en julio de 2016 y febrero de 2017.

GONYAULACALES	
Quiste	Afinidad móvil
<i>Ataxiodinium choane</i>	<i>Sourniaea diacantha</i>
<i>Bitectatodinium spongium</i>	desconocido
<i>Bitectatodinium tepikiense</i>	<i>Gonyaulax</i> cf. <i>digitale</i>
<i>Impagidinium aculeatum</i>	desconocido
<i>Impagidinium caspiense</i>	<i>Gonyaulax baltica</i>
<i>Impagidinium paradoxum</i>	Probable <i>Gonyaulax</i> spp.
<i>Impagidinium sphaericum</i>	Probable <i>Gonyaulax</i> spp.
<i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i>	<i>Gonyaulax spinifera</i> complex
<i>Operculodinium centrocarpum</i>	<i>Protoceratium reticulatum</i>
<i>Operculodinium israelianum</i>	Probable <i>Protoceratium reticulatum</i>
<i>Polysphaeridium zoharyi</i>	<i>Pyrodinium bahamense</i>
<i>Pyxidinopsis psilata</i>	Probable <i>Gonyaulax spinifera</i>
<i>Pyxidinopsis reticulata</i>	desconocido
<i>Spiniferites belerius</i>	<i>Gonyaulax scrippsae</i>
<i>Spiniferites bentorii</i>	<i>Gonyaulax nezaniae</i>
<i>Spiniferites bulloideus</i>	<i>Gonyaulax baltica</i>
<i>Spiniferites</i> cf. <i>cruciformis</i>	Probable Gonyaulacoid linaje
<i>Spiniferites delicatus</i>	Probable a <i>Gonyaulax</i> sp.
<i>Spiniferites elongatus</i>	<i>Gonyaulax elongata</i>
<i>Spiniferites membranaceus</i>	<i>Gonyaulax membranacea</i>

<i>Spiniferites mirabilis</i>	<i>Gonyaulax spinifera</i>
<i>Spiniferites pachydermus</i>	Especies pequeñas <i>Gonyaulax ellegaardiae</i>
<i>Spiniferites ramosus</i>	<i>Gonyaulax spinifera</i>

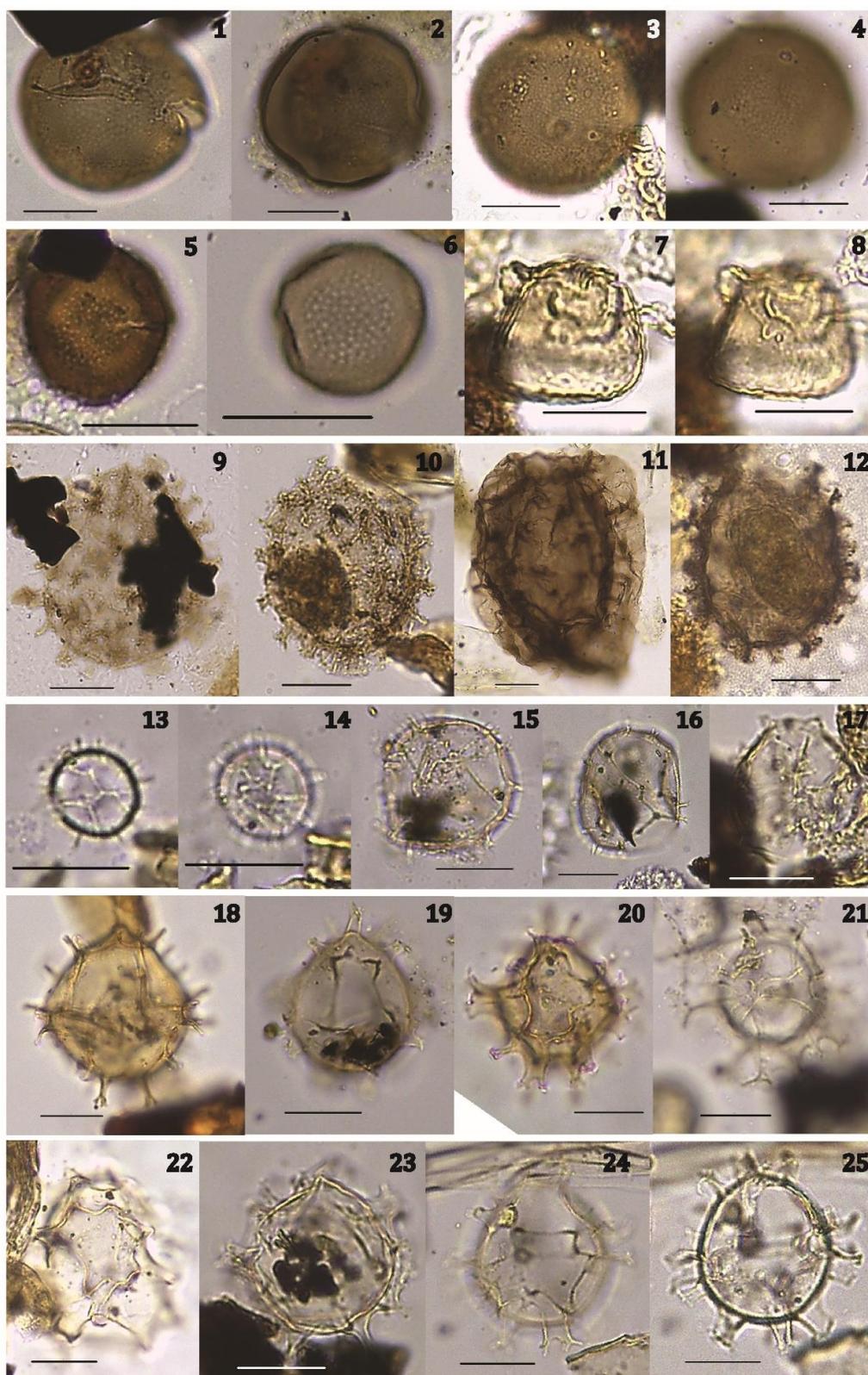
**PERIDINIALES**

Quiste	Afinidad móvil
<i>Brigantedinium cariacense</i>	<i>Protoperidinium avellana</i>
<i>Dubridinium caperatum</i>	<i>Preperidinium meunieri</i>
<i>Echinidinium aculeatum</i>	desconocido
<i>Echinidinium zonneveldiae</i>	desconocido
<i>Islandinium minutum</i>	Probable <i>Protoperidinium</i> sp
<i>Lejeunecysta</i> c.f. <i>globosa</i>	Presumiblemente (Fósil) <i>Protoperidinium</i> sp.
<i>Lejeunecysta</i> c.f. <i>rotunda</i>	Presumiblemente (Fósil) <i>Protoperidinium</i> sp.
<i>Lejeunecysta oliva</i>	Probable <i>Protoperidinium</i> sp.
<i>Lejeunecysta sabrina</i>	<i>Protoperidinium leonis</i>
<i>Pentapharsodinium dalei</i>	<i>Pentapharsodinium dalei</i>
<i>Polykrikos kofoidii</i>	<i>Polykrikos kofoidii</i>
<i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Polykrikos schwartzii</i>
<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Protoperidinium americanum</i>
<i>Quinquecuspis concreta</i>	<i>Protoperidinium leonis</i>
<i>Selenopemphix nephroides</i>	<i>Protoperidinium subinermis</i>
<i>Stelladinium robustum</i>	Probable <i>Protoperidinium</i> sp
<i>Stelladinium stellatum</i>	<i>Protoperidinium compressum</i> or <i>P. stellatum</i>
<i>Trinovantedinium applanatum</i>	<i>Protoperidinium shanghaiense</i> or <i>P. pentagonum</i>
<i>Votadinium calvum</i>	<i>Protoperidinium oblongum</i>
<i>Votadinium spinosum</i>	<i>Protoperidinium claudicans</i>

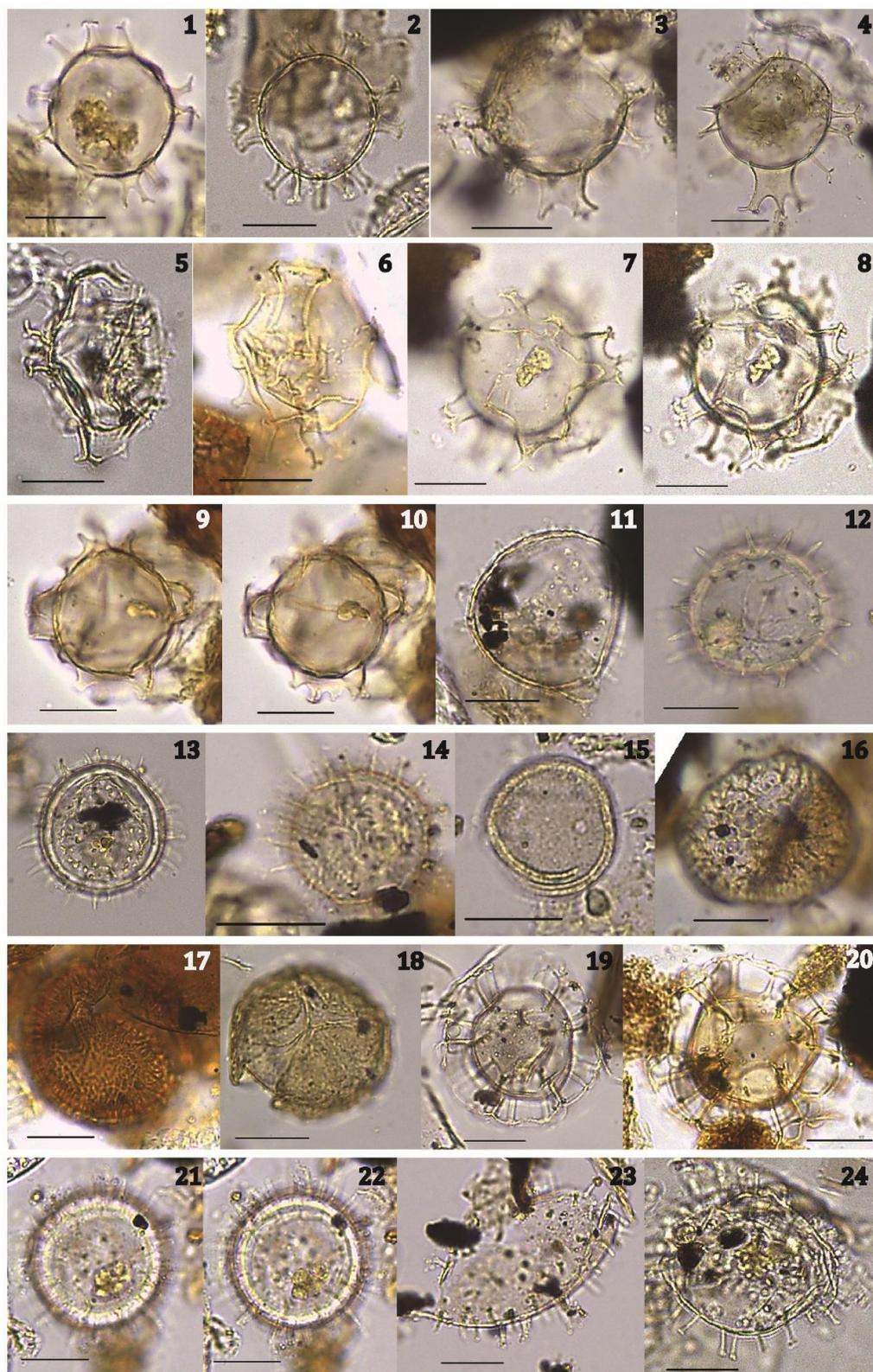
**GYMNODINIALES**

Quiste	Afinidad móvil
<i>Gymnodinium catenatum</i>	<i>Gymnodinium catenatum</i>
<i>Gymnodinium microreticulatum</i>	<i>Gymnodinium microreticulatum</i>
<i>Gymnodinium nolerii</i>	<i>Gymnodinium nolerii</i>
<i>Gymnodinium trapeziforme</i>	<i>Gymnodinium trapeziforme</i>
<i>Polykrikos kofoidii</i>	<i>Polykrikos kofoidii</i>
<i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Polykrikos schwartzii</i>

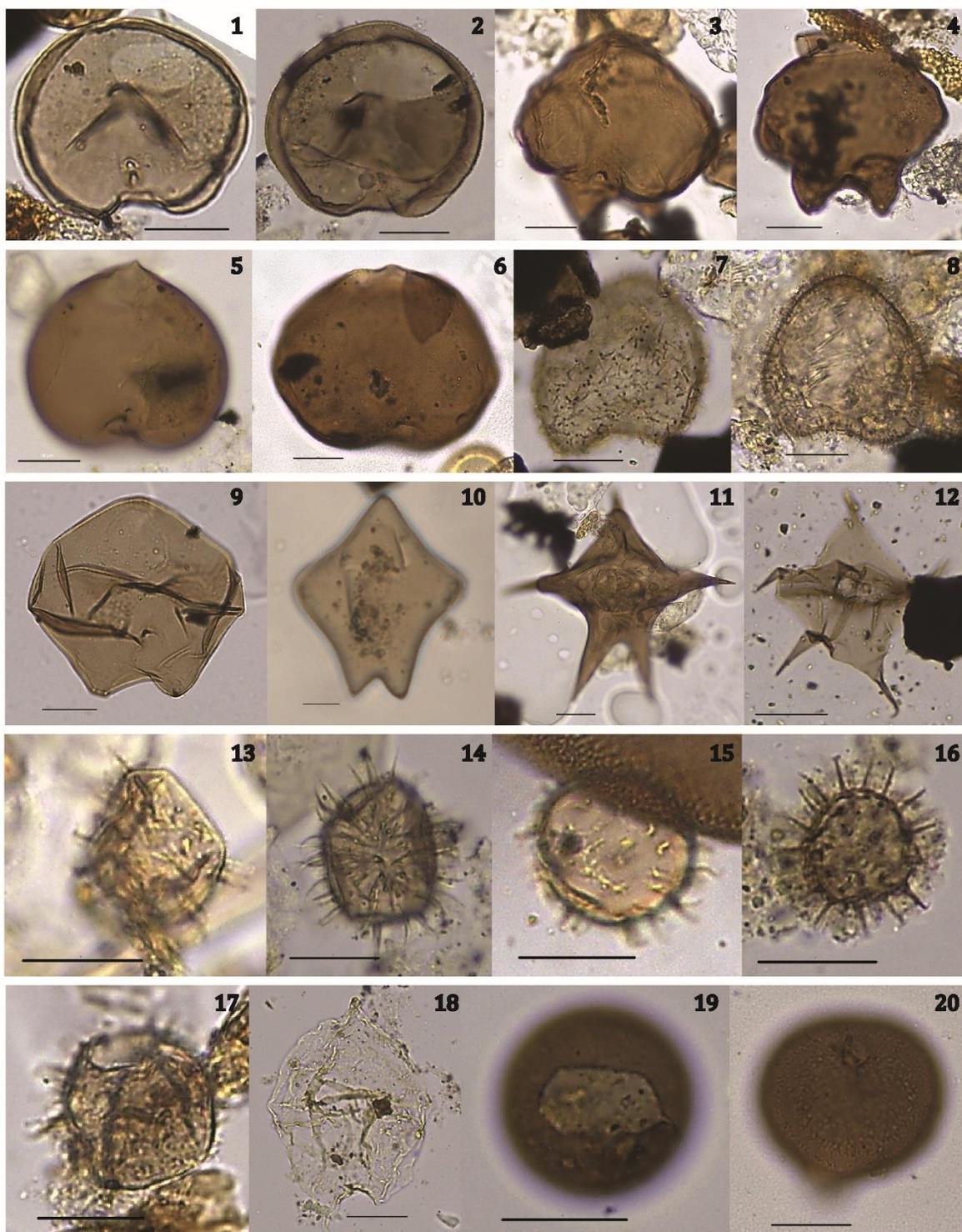
*Gymnodinium catenatum* (Fig. 3), el complejo *Gonyaulax spinifera* (nombre en fase de quiste de diferentes *Spiniferites* spp., Fig 4) y *Protoceratium reticulatum* (nombre del quiste *Operculodinium* spp., Fig. 4) se han descrito como especies mixotróficas (Jeong et al., 2005a, b; Sala-Peréz et al., 2016). Sin embargo, en cuanto al objetivo de nuestro estudio, son descritos como autótrofos de acuerdo con su afinidad trófica convencional (Head, 1996; Zonneveld y Pospelova, 2015; Gurdebeke et al., 2020).



**Figura 3.** 1,2 *Gymnodinium catenatum*; 3,4 *Gymnodinium nolleri*; 5, 6 *Gymnodinium microreticulatum*; 7, 8 *Gymnodinium trapeziforme*; 9, 10 *Polykrikos kofoidii*; 11, 12 *Polykrikos schwartzii*; 13, 14 *Impagidinium aculeatum*; 15, 16 *Impagidinium sphaericum*; 17 *Impagidinium caspiense*; 18, 19 *Spiniferites bentorii*; 20, 21 *Spiniferites ramosus*; 22, 23 *Spiniferites belerius*; 24, 25 *Spiniferites delicatus*. Barra de escala 20  $\mu$ m.



**Figura 4.** 1, 2 *Spiniferites bulloideus*; 3, 4 *Spiniferites membranaceus*; 5, 6 *Spiniferites elongatus*; 7, 8 *Spiniferites mirabilis*; 9, 10 *Ataxiodinium choane*; 11, 12 *Operculodinium israelianum*; 13, 14 *Operculodinium centrocarpum*; 15 *Pyxidinoopsis psilata*; 16 *Pyxidinoopsis reticulata*; 17, 18 *Bitectatodinium spongium*; 19, 20 *Nematosphaeropsis labyrinthus*; 21, 22 *Pentapharsodinium dalei*; 23, 24 *Polysphaeridium zoharyi*. Barra de escala 20  $\mu\text{m}$ .



**Figura 5.** 1, 2 *Selenopemphix nephroides*; 3, 4 *Quinquecuspis concreta*; 5, 6 *Votadinium calvum*; 7, 8 *Votadinium spinosum*; 9 *Lejeunecysta* sp.; 10 *Lejeunecysta sabrina*; 11 *Stelladinium robustum*; 12 *Stelladinium stellatum*; 13, 14 *Echinidinium zonneveldiae*; 15 *Echinidinium* cf. *transparentum*; 16 *Echinidinium aculeatum*; 17 *Islandinium minutum*; 18 *Trinovantedinium applanatum*; 19 *Brigantedinium cariacense*; 20 *Dubridinium caperatum*. Barra de escala 20  $\mu$ m.

### 3.1.2 Quistes de especies potencialmente generadoras de toxinas (PTxS)

Varios de los quistes que se encuentran en el nGC son de especies reconocidas como productoras de toxinas. Por ejemplo, *G. catenatum* produce toxinas paralizantes (saxitoxina y análogos) (Vale, 2008; Vale et al., 2008). *Protoceratium reticulatum* (en fase quiste *O. centrocarpum*) produce yesotoxinas (YTX) (Guerrini et al., 2007; Balkis et al., 2016). Los quistes de *S. ramosus*, *S. membranaceus*, *S. bulloideus*, *S. elongatus*, *N. labyrinthus* y *Bitectatodinium tepikiense* están relacionados con el complejo *Gonyaulax spinifera* que también ha sido reconocido como una especie productora de YTX (Rochon et al., 2009).

### 3.1.3 Taxones diversos

Además de los dinoflagelados mencionados, se registraron huevos de copépodos y quistes inusuales en el norte del golfo de California como *Cryodinium meridianum*, *Hexasterias problematica* y *Halodinium verrucatum* (Fig. 6). Los dos primeros se han reportado en sedimentos del GC sin identificar y se describen en detalle a continuación.

#### 3.1.3.1 *Cryodinium meridianum* Esper y Zonneveld, 2002.

Se desconoce la afinidad móvil del quiste. Sin embargo, *C. meridianum* se ha descrito principalmente en la Corriente Circumpolar Antártica al sur del Frente Polar Antártico (Zonneveld et al., 2013). El diámetro del quiste es de 30 - (39) - 49  $\mu\text{m}$ . Septa: 1 - 1,5  $\mu\text{m}$ . Son quistes marrones esféricos con tabulación peridinioide reflejada por septos marrones bajos. La pared del quiste está escabrada. Patrón de tabulación: 4', 3a, 7", 3c, 5" ", 2" ". A menudo se produce el plegado. La pared escabrada puede verse como si las placas estuvieran subdivididas. El arqueopilo consta de dos placas intercalares (Fig. 6, 1-4). Estas formas están presentes en la descripción de Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991, donde se denominan quiste aff., Tipo "J" en la Lámina 4, Fig. 5.

### 3.1.3.2 *Hexasterias problematica* Cleve 1900.

El taxón *Hexasterias problematica* (sin. *Polyasterias problematica*) se ha descrito principalmente en aguas costeras templadas a árticas (Gurdebeke et al., 2018). Esta especie tiene un endofragma que forma un cuerpo central aplanado subcircular con un piloma central circular. Un perifragma forma seis o siete procesos coplanares radiales huecos. Los procesos presentan estrías longitudinales y extremos distales denticulados abiertos (Fig. 6, 5-7). Este quiste ha sido reportado en el GC por Martínez-Hernández y Hernández-Campos (1991) como quiste aff., Tipo "B"; Lámina 4, Fig. 3 y 4). Estos quistes se han asociado con quistes ciliados según la filogenia molecular y la composición de la pared del quiste (Gurdebeke et al., 2018).

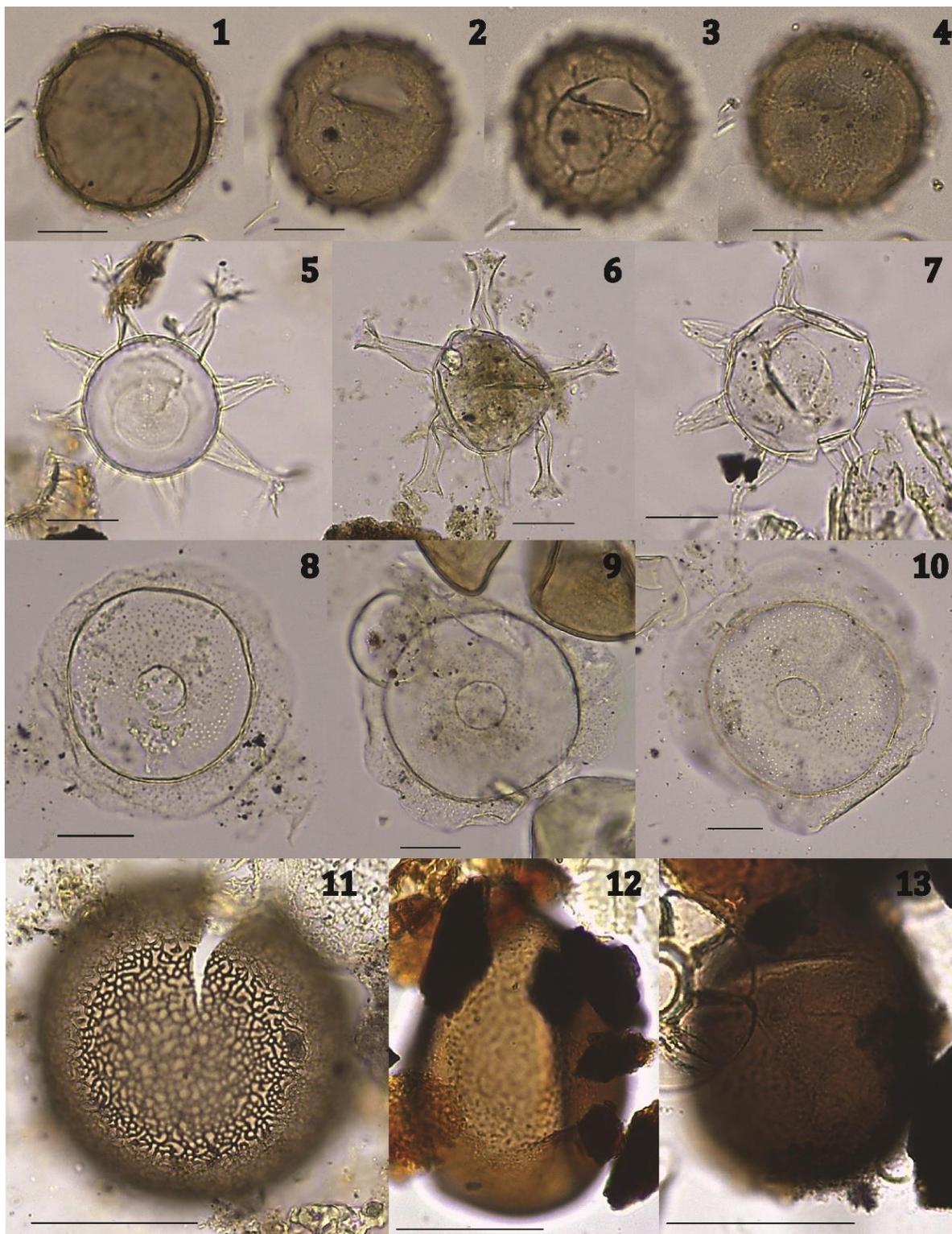
### 3.1.3.3 *Halodinium verrucatum* Gurdebeke et al., 2018.

*Halodinium verrucatum* es un quiste con un extenso registro fósil global en sedimentos neógenos a recientes. Los datos moleculares sugieren la afinidad biológica de estos quistes con ciliados, reportados en ambientes estuarinos templados en el hemisferio norte (Gurdebeke et al., 2018). Son quistes con dos capas, compresión polar, con una forma circular a subcircular en vista polar y un reborde membranoso irregular. El cuerpo central tiene un piloma central subcircular y, junto con el reborde, presenta verrugas bajas (<1  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 6, 8-10).

### 3.1.4 Abundancia y ensamblajes de quistes y huevos de copépodos

En general, los quistes más abundantes encontrados en el nGC presentan el tipo de tabulación Gymnodinioide, Gonyaulacoide y Peridinioide (Tabla 2). La suma de quistes de dinoflagelados recuperados de todas las muestras fue de 3481 quistes/g en 2016 y 4223 quistes/g en 2017. Los taxones autótrofos fueron 2058 en 2016 y 2241 quistes/g en 2017, y los taxones heterótrofos fueron 1423 y 1982 quistes/g respectivamente (Tabla 4). Las concentraciones por estación alcanzaron un máximo de 800 quistes/g, con un promedio de 139 quistes/g en 2016 y 150 quistes/g en 2017. La concentración de PTxS fue de 1273 quistes/g en 2016, lo que representa el 37% del total de quistes, y 1483 quistes/g en 2017, representando el 35% del total de quistes. Los quistes de *G. catenatum* representaron la mayor proporción de PTxS (1146 quistes/g = 27%), seguidos de *Spiniferites* spp. (714 quistes/g = 21% en 2016). Los huevos de copépodos

fueron más abundantes que los quistes dinoflagelados totales; con un máximo de 7137 huevos/g en 2016 y 6555 huevos/g en 2017 (Fig. 6, 11-13).



**Figura 6.** 1-4 *Cryodinium meridianum*, 1 Foco bajo, 2,3 Foco medio, 4 Foco alto; 5-7, *Hexasterias problematica*; 8-10, *Halodinium verrucatum*; barra de escala 20 µm. 11-13 Huevos diapáusicos de copepodos; barra de escala 50 µm.

**Tabla 4.** Concentraciones (Conc) de quistes de dinoflagelados y huevos de copépodos (Cope) por conjunto de muestras. Se presenta la media, la suma total en cada grupo (Total), el valor máximo (Max) y la abundancia relativa (%) por grupo. Gymn = Gymnodiniales, Gony = Gonyaulacales, Peri = Peridinales, AUT = Autótrofos, HET = Heterótrofos, PTxS = Especies potencialmente generadoras de toxinas y número total de especies (TOTAL).

Julio 2016								
Conc	Gymn	Gony	Peri	Auto	Hete	PTxS	TOTAL	Cope
Media	36.87	47.61	54.77	82.81	56.44	52.96	139.25	285.48
Total	921.64	1,190.31	1,369.27	2,058.14	1,423.08	1,273.84	3,481.22	7,137.08
Max	143.55	565	230	693	249	124.41	800	984
%	26	34	39	59	41	37	100	NA
Febrero 2017								
Conc	Gymn	Gony	Peri	Auto	Hete	PTxS	TOTAL	Cope
Media	52.13	33.86	64.83	80.04	70.79	50.94	150.82	234.13
Total	1,459.76	947.98	1,815.31	2,241.00	1,982.06	1,483.15	4,223.06	6,555.66
Max	195.34	271.2	412.39	322.05	466.65	157.86	716.26	813.93
%	35	22	43	53	47	35	100	NA

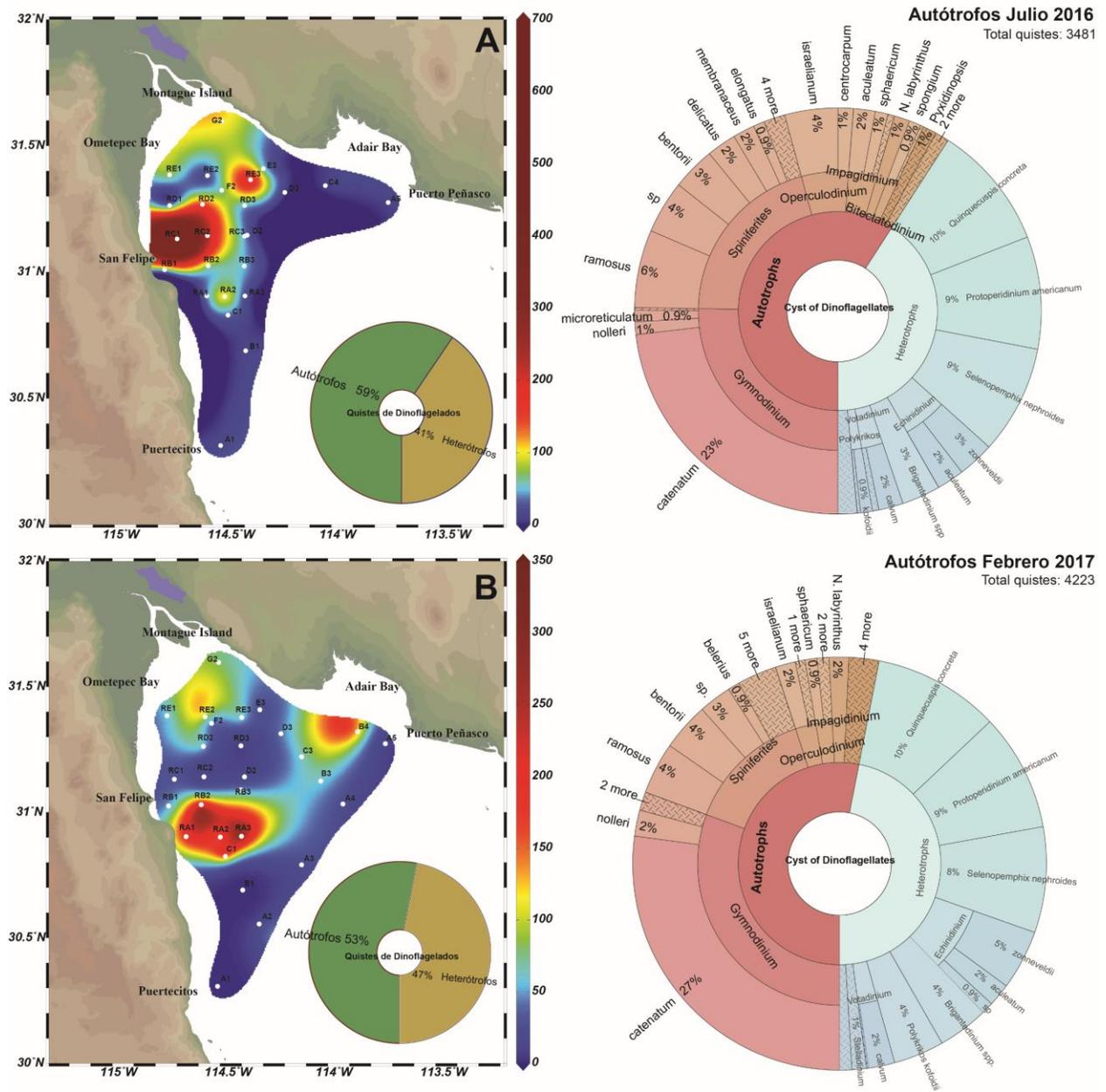
Los ensamblajes de dinoflagelados fueron diferentes entre ambos períodos de muestreo. Las especies con baja representación se agruparon por género para reducir el sesgo en el análisis estadístico. El análisis de similitud unidireccional (ANOSIM) indica la disimilitud moderada pero significativa entre ambos conjuntos de datos ( $R = 0.39$ ) (Tabla 13, Anexo), y el análisis SIMPER mostró una disimilitud promedio general del 73%, lo que confirma el análisis ANOSIM e identifica los taxones que más contribuyeron a esta disimilitud (Tabla 44, Anexo): *Gymnodinium* spp. (18.71 = 25.63%), *Spiniferites* spp. (10.48 = 14.35%) y *Operculodinium* spp. (3.34 = 4.57%), junto con las especies heterótrofas *P. americanum* (9.06 = 12.42%), *Q. concreta* (7.74 = 10.61%), *S. nephroides* (5.98 = 8.19%), *Brigantedinium* spp. (4.43 = 6.07%), y *Echinidinium* spp. (4.23 = 5.79%). Todos estos taxones acumulan el 87.65% del porcentaje de disimilitud. Los 9 taxones restantes (12.35%) contribuyen con <3% cada uno.

### 3.1.5 Distribución de quistes al norte del golfo de California

#### 3.1.5.1 Distribución de especies autótrofas

En julio de 2016, había altas concentraciones de quistes autótrofos frente a la costa de San Felipe y al noroeste y sureste de la Isla Montague. La estación RC1 presenta las concentraciones más altas (2058 quistes/g; 59% del total de quistes), mientras que no se registraron quistes en la estación D3 (Fig. 7A y Tabla 11, Anexo).

*Gymnodinium catenatum* estuvo presente en 20 estaciones con 805 quistes/g del total (39%). Se detectó un máximo de 124 quistes/g en la estación RD2 y 116 quistes/g en la estación RC1, y concentraciones mínimas en la estación D2 con 6 quistes/g. El siguiente taxón más común fue *Spiniferites* spp. con una abundancia de 713 quistes/g, representando el 35% de todas las especies autótrofas. *S Spiniferites ramosus* tuvo un total de 215 quistes/g (10%), principalmente en la estación RC1 con 124 quistes/g (Fig. 7A y Tabla 11, Anexo).



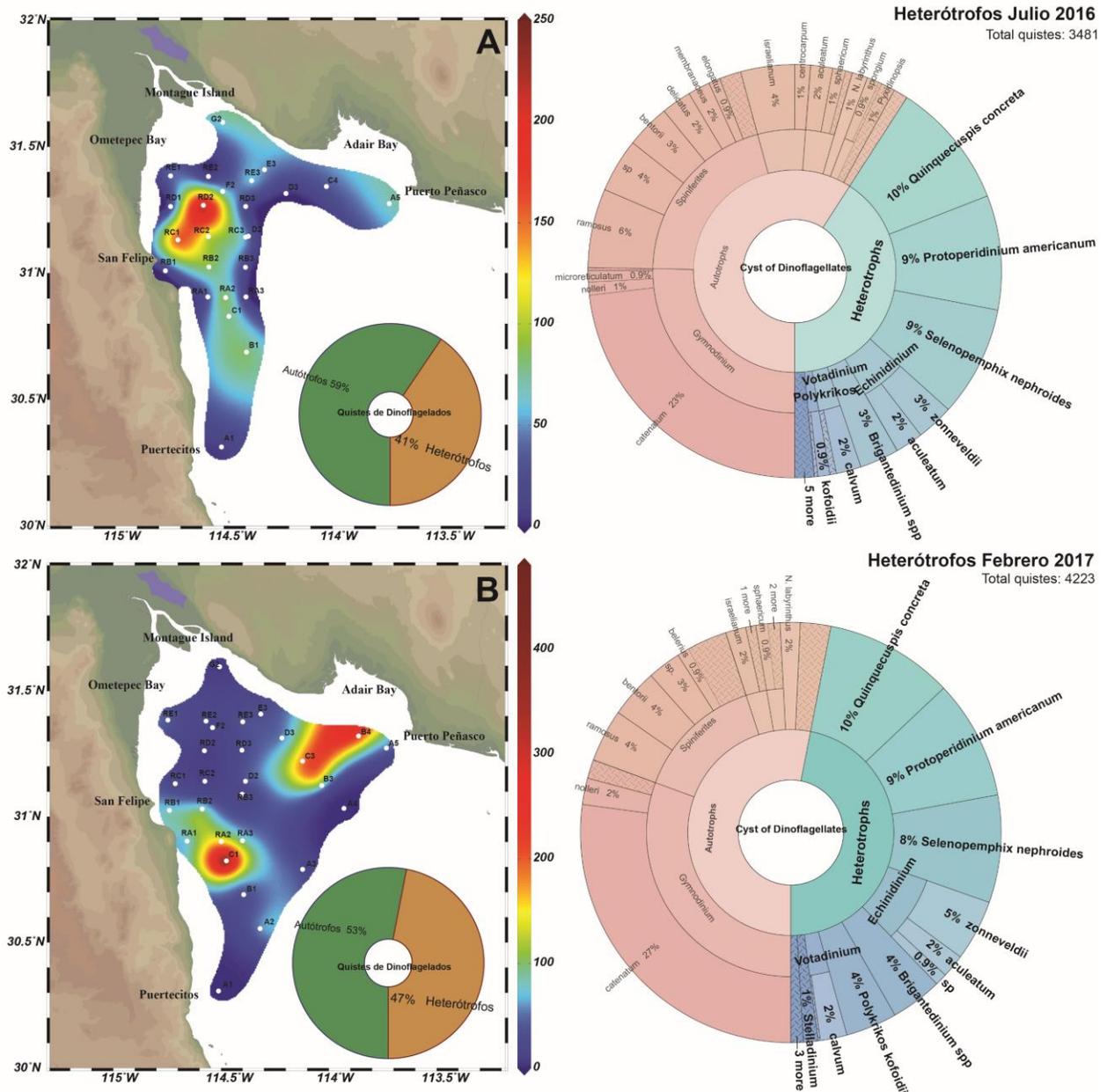
**Figura 7.** Distribución y porcentajes de quistes autótrofos en relación con el total de quistes dinoflagelados en el norte del golfo de California. (A) julio de 2016; (B) febrero de 2017.

En febrero de 2017, la distribución de los quistes autótrofos cambió ligeramente hacia el sur y el este. Las concentraciones más altas se ubicaron al sureste de San Felipe y al sur de Bahía Adair en el lado continental. Un área de concentración media se ubicó al sur de la Isla Montague. La muestra de 23 sitios contenía quistes con la concentración mayor de 158 quistes/g, observado en la estación RA1 y el mínimo de 8 quistes/g en la estación A3 (Fig. 7B y Tabla 12, Anexo). Una vez más, *G. catenatum* fue la especie con mayores concentraciones 1145 quiste/g en total = 51% del total de autótrofos. Luego, *Spiniferites* spp. alcanzó 606 quistes/g, *S. ramosus* estuvo presente en 10 estaciones, con un total de 171 quistes/g (8%).

### 3.1.5.2 Quistes de especies heterótrofas

En julio de 2016, los taxones heterótrofos alcanzaron un total de 1423 quistes/g (41%). Las concentraciones más altas (Fig. 8A y Tabla 11, Anexo) se distribuyeron al noreste de San Felipe, representadas por tres especies. El más abundante fue *Q. concreta*, que estuvo presente en 14 estaciones, alcanzando un total de 346 quistes/g (25%), con un máximo de 115 quistes/g en la estación RD2, y un mínimo de 4 quistes/g en la estación C4. Le siguió *P. americanum* en 13 estaciones, y 311 quistes/g (22%), un máximo de 73 quistes/g en la estación B1 y un mínimo de 7 quistes/g en A1. *S. nephroides* alcanzó los 301 quistes/g en 12 estaciones (21%), con máximo 67 quistes/g en la estación RD2 y mínimo 5 quistes/g en la estación RD3.

En febrero de 2017, las mayores concentraciones de quistes se ubicaron al sureste de San Felipe y al sur de Bahía Adair. En este conjunto de muestras, los quistes heterotróficos aumentaron a 1982 quistes/g (47% del total). Cinco especies fueron las más abundantes, *Q. concreta* con 417 quistes/g (21%), estaba presente en 22 estaciones, con un máximo de 54 quistes/g en la estación C1 y un mínimo de 6 en la estación RD3. *P. americanum* estuvo presente en 15 estaciones, con 387 quistes/g (20%), máximo 76 quistes/g en la estación B3 y mínimo 6 quistes en la estación RD3. La especie *S. nephroides* se encontró en 11 estaciones, con 349 quistes/g (18%), con un máximo de 109 quistes/g en C1 y un mínimo de 4 quistes/g en RC1 y RE1. *E. zonneveldii* alcanzó 197 quistes/g y *E. aculeatum* 75 quistes/g en total (Fig. 8B).



**Figura 8.** Distribución y porcentajes de quistes heterótrofos en relación con el total de quistes dinoflagelados en el norte del golfo de California. (A) julio de 2016; (B) febrero de 2017.

### 3.1.5.3 Quistes PTxS

Los quistes de especies potencialmente generadoras de toxinas sumaron 1274 quistes/g, lo que representó el 37% del total de quistes en julio de 2016. Los quistes de *G. catenatum* presentaron la concentración más alta con 805 quistes/g (39% del total de quistes autótrofos), seguido del complejo *Spiniferites* con 349 quistes/g, donde *S. ramosus* fue el más abundante 215 quistes/g (10%), seguido de *S. membranaceus* (3%), *N. labyrinthus* y *O. centrocarpum* con 42 quistes/g (2%), y *S. elongatus* (2%), *S.*

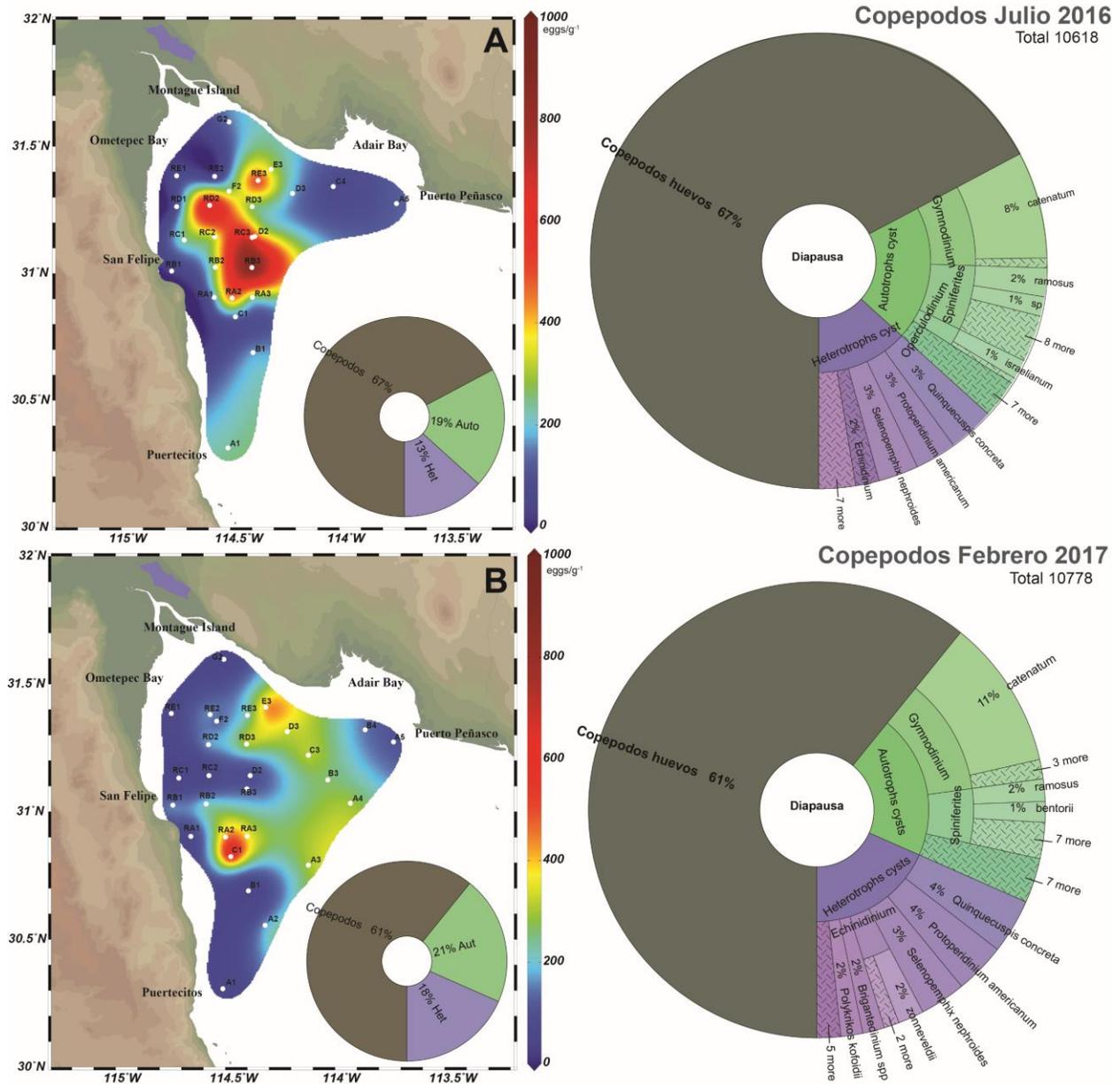
*bulloideus* (1%), *Polysphaeridium zoharyi* (1%). Finalmente, *B. tepikiense* estuvo por debajo del 1% del total de los quistes autótrofos.

En febrero de 2017, *G. catenatum* alcanzó el 51% del total de quistes autótrofos, con 1145 quistes/g, los quistes de *Spiniferites* disminuyeron a 231 quistes/g, *S. ramosus* tuvo 171 quistes/g (8%), *N. labyrinthus* 64 quistes/g. (3%), *S. membranaceus* 33 quistes/g (2%), así como *O. centrocarpum* con 32 quistes/g (1%). Con valores por debajo del 1%, estuvieron los quistes de *S. bulloideus*, *S. elongatus* y *B. tepikiense*. En este conjunto de muestras, no se encontró a *P. zoharyi*. El total de quistes potencialmente generadores de toxinas en 2017 fue de 1483, representando el 35% del total de quistes.

### 3.1.6 Distribución local de huevos de copépodos

En julio de 2016, los huevos de copépodos estaban presentes en 24 de 25 estaciones y alcanzaron una concentración total de 7137 huevos/g, lo que representa el 67% del total de taxas contabilizadas, incluyendo todos los quistes de dinoflagelados (Tabla 4; Fig. 9A). Las mayores concentraciones de huevos se encontraron al oeste del nGC, distribuidas a lo largo de la costa de San Felipe. La concentración máxima por estación fue de 958 huevos/g y la mínima fue de 24 huevos/g.

En febrero de 2017, la concentración de huevos de copépodos disminuyó a un total de 6555 huevos/g, lo que representa el 61% del total de quistes y huevos recuperados (Tabla 4; Fig. 9B). La distribución geográfica en este intervalo cambió considerablemente, ya que las mayores concentraciones se extendieron al sur de San Felipe en dirección a Puertecitos, y del lado continental frente a Bahía Adair en dirección oeste (Fig. 9B). El máximo de huevos para este mes fue de 813 huevos/g, con un mínimo de 34 huevos/g. La presencia de huevos de copépodos cubrió las 28 estaciones muestreadas. La concentración de huevos de copépodos disminuyó, mientras que la concentración de quistes autótrofos fue similar en julio de 2016 y febrero de 2017 (2058 y 2241 quistes/g, respectivamente).



**Figura 9.** Distribución y porcentaje de huevos de copépodos y quistes de dinoflagelados totales + huevos de copépodos en el norte del golfo de California. (A) julio de 2016 y (B) febrero de 2017.

### 3.1.7 Comparación con otras regiones del golfo de California

Los valores del IDM se basan en las concentraciones de quistes de dinoflagelados de seis estudios diferentes en el GC: del nGC (este estudio), cuenca Delfín (Pospelova et al., 2008), Bahía Concepción (Morquecho y Lechuga-Devéze, 2003), Bahía de La Paz (Kielt, 2006), cuenca Pescadero (Duque-Herrera et al., 2020), y la costa de Mazatlán (Kielt, 2006). En la Tabla 3, el IDM más alto (5.14) se obtuvo en el nGC, seguido por la cuenca Pescadero (CPS, 3.56) y cuenca Delfín (CDL, 3.39).

**Tabla 5.** Estadísticas básicas de ensamblajes de quistes de dinoflagelados descritos en localidades del GC. # Muestras = Número de muestras; # SPP = Número de especies; Con total = Concentración total de quistes/g de sedimento seco, (w) indica quistes/g de sedimento húmedo; IDM = Índice de diversidad de Margalef.

Localidad	1 (nGC)	2 (CPS)	3 (BCN)	4 (BLP)	5 (CPS)	6 (CMZ)
# Muestras	53	6	12	12	6	3
# Spp	47	38	23	28	41	23
Con total	7704	55034	24247 (w)	80831	76005	4732
IDM	5.14	3.39	2.18	2.39	3.56	2.60

Nota a pie de página: Datos de las localidades incluidas tomados de 1.- norte del golfo de California (nGC) - Este estudio; 2.- Cuenca Delfin (CDL) - Pospelova et al. (2008); 3.- Bahía Concepción (BCN) - Morquecho y Lechuga-Devéze (2003; w = quistes / g sed húmedo); 4.- Bahía de La Paz (BLP) - Kiehl (2006). 5.- Cuenca Pescadero (CPS) - Duque-Herrera et al. (2020); 6.- costa de Mazatlán (CMZ) - Kiehl (2006). Comparamos solo quistes de paredes orgánicas de la Bahía de Concepción (3) y las últimas seis muestras (años calendario 2006-2009) de la Cuenca Pescadero (5).

### 3.2 Quistes de reposo de *Gymnodinium catenatum* y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California

Los quistes de *G. catenatum* eran de color marrón pálido, esféricos y microrreticulados (cinco a seis lados), con crestas redondeadas bajas (<2  $\mu\text{m}$ ) que cubrían toda la superficie del quiste (Fig. 10). El diámetro de los quistes recogidos en el nGC osciló entre los 38 y 60  $\mu\text{m}$ . El cíngulo estaba bordeado por dos bandas cingulares y el surco presentaba una línea longitudinal de paravesículas que comienza en el margen inferior de la región del poro flagelar, mostrando un patrón en espiral de paravesículas. Los quistes a menudo se dividían a lo largo del borde del cíngulo (aproximadamente a la mitad) como lo descrito por Anderson et al. (1988) (Fig. 10).



**Figura 10.** Quistes de *G. catenatum* encontrados en sedimentos recolectados en el norte del Golfo de California. El reticulado delimita paravesículas de cinco a seis lados (detalles en la esquina inferior izquierda de las fotografías, barra de escala de 2  $\mu\text{m}$ ). Los quistes vacíos se dividen aproximadamente por la mitad. Barra de escala 20  $\mu\text{m}$ .

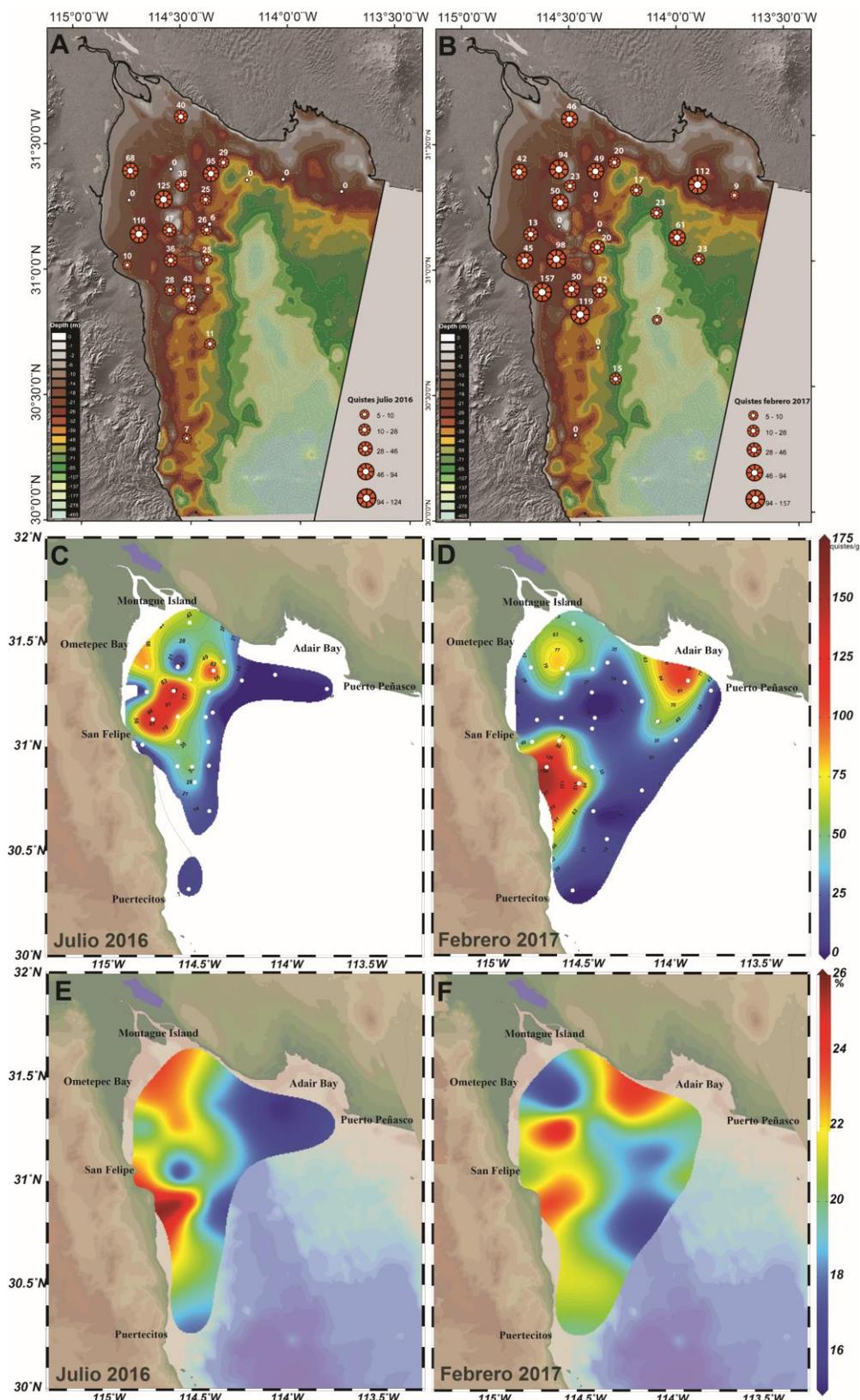
Se identificaron quistes de *G. catenatum* en 43 de las 53 estaciones de muestreo ( $n = 20$  en 2016,  $n = 23$  en 2017). En julio de 2016, *G. catenatum* representaba el 23% (805 quistes/g) del conjunto de 3481 quistes/g y el 39% de los quistes de especies autótrofas. En febrero de 2017, la abundancia relativa de *G. catenatum* aumentó ligeramente al 27% (1146 quistes/g) del conjunto total de quistes (4223), representando el 51% de las especies autótrofas.

Las concentraciones de quistes en sedimentos observadas en 2016 (805 quistes/g) fueron significativamente diferentes a las detectadas en 2017 (1146 quistes/g,  $p = 0.021$ ). En 2016, las concentraciones variaron entre 6 a 124 quistes/g con un promedio de 32 quistes/g y en 2017, las concentraciones variaron de 8 a 158 quistes/g (41 quistes/g; Tabla 17, Anexo). En general, durante ambos años de muestreo se observó la misma abundancia relativa de quistes vacíos ( $\sim 50 - 60\%$ ), excepto en aquellas estaciones ubicadas cerca de Bahía Adair donde todos los quistes se encontraron abiertos en el 2017.

### 3.2.1 Distribución geográfica del quiste

Se analizó la distribución geográfica de los quistes y su relación con la batimetría para caracterizar las áreas que presentaban un cambio en la acumulación de quistes entre períodos de muestreo.

El esfuerzo de muestreo se concentró en estaciones relativamente poco profundas. Solo unas pocas estaciones de muestreo se encontraban en profundidades inferiores a 50 m. La mayoría de los quistes de *G. catenatum* encontrados en julio de 2016 (92%) se distribuyeron en un rango de 3 a 32 m de profundidad (Fig. 11A). El 8% restante de los quistes estaba presente en sedimentos por debajo de los 42 m de profundidad (Fig. 11A). En febrero de 2017, el 85% de los quistes se acumularon en el rango de 3 a 32 m de profundidad. En este período (Fig. 11B), algunas muestras se recolectaron en profundidades por debajo de los 50 m. Se registraron 61 quistes/g a 67 m en la estación B3, y se detectaron 7 quistes/g en una muestra recolectada de la cuenca Consag a una profundidad de 168 m (Fig. 11B). Por lo tanto, la mayor proporción de quistes de *G. catenatum* se encontró por encima de los 30 m de profundidad en la zona poco profunda del nGC, distribuyéndose de forma heterogénea en esta zona. En 2016, los quistes estaban presentes en las zonas norte y noreste, y principalmente restringidos al aGC (Fig. 11C). Un área de acumulación clara con concentraciones de quistes de 110 a 120 quistes/g se ubicó frente a la costa entre San Felipe y Bahía Ometepepec extendiéndose al noreste hacia la costa de Sonora (Fig. 11C).



**Figura 11.** Distribución de quistes en el norte del golfo de California, la imagen muestra la batimetría y la concentración de quistes durante (A) las campañas de muestreo de julio de 2016 y (B) de febrero de 2017. Distribución geográfica de las concentraciones de quistes de *G. catenatum* observadas durante (C) julio de 2016 y (D) febrero de 2017. La escala derecha muestra concentraciones de 0 a 175 quistes/g. (E) Distribución de limos finos (en %) en julio de 2016 y (F) arenas finas (en %) en febrero de 2017 en el norte del golfo de California.

En 2017 se observó un patrón de distribución diferente. Se identificaron tres áreas de acumulación con altas concentraciones de quistes: (1) la costa oeste al sur del nGC entre San Felipe y Puertecitos con concentraciones superiores a 150 quistes/g; (2) Bahía Adair al noroeste de Puerto Peñasco con 112 quiste/g; y (3) al sur de Isla Montague en el centro del aGC en la Reserva de la Biosfera del Delta del Río Colorado con concentraciones de alrededor de 90 quistes/g (Fig. 11D).

### 3.2.2 Características granulométricas del sedimento

El análisis del tipo de sedimento presente en el nGC durante las campañas de muestreo de 2016 y 2017 se realizó para evaluar si los quistes estaban asociados con tipos de sedimentos específicos y si presentaban un patrón de distribución espacial similar. La composición del grano del sedimento fue similar en ambos períodos de muestreo (Tabla 6). Los limos ( $\approx 2-63 \mu\text{m}$ ) representaron el 79.3% y el 74.6% de todos los componentes granulares para julio de 2016 y febrero de 2017, respectivamente. Las arenas representaron el 20.6% de todas las fracciones de granos para julio de 2016 y el 25.3% en febrero de 2017. En julio de 2016, la arcilla representó el 1.4% de todos los componentes y estuvo ausente en febrero de 2017. La representación de las subfracciones de arena también fue similar en ambos períodos de muestreo, con la excepción de la arena media que fue solo el 0.3% de todos los componentes sedimentarios en julio de 2017 y 6.3% en febrero de 2017. En relación con las subfracciones de lodo, los limos finos y muy finos representaron (20.4% y 12.5%) en julio de 2016 mientras que en las muestras de febrero de 2017 solo el 9.9% y 1.2% respectivamente (Tabla 6, y 18, Anexo).

**Tabla 6.** Composición granulométrica (en porcentaje) de muestras de sedimentos recolectadas en julio de 2016 y febrero de 2017 en el norte del golfo de California. Se presenta el rango de tamaño en micras.

	ARENA	LODO	Arena media	Arena fina	Arena muy fina	Limo muy grueso	Limo grueso	Limo medio	Limo fino	Limo muy fino	Arcilla
Julio 2016	20.6	79.3	0.3	6	10.3	13.8	17.5	18.9	20.4	12.5	1.4
Febrero 2017	25.3	74.6	6.3	8.2	10.7	17.9	18.1	20	9.9	1.2	0
Rango ( $\mu\text{m}$ )			500-250	250-125	125-63	63-32	32-16	16-8	8-4	4-2	2- 0.25

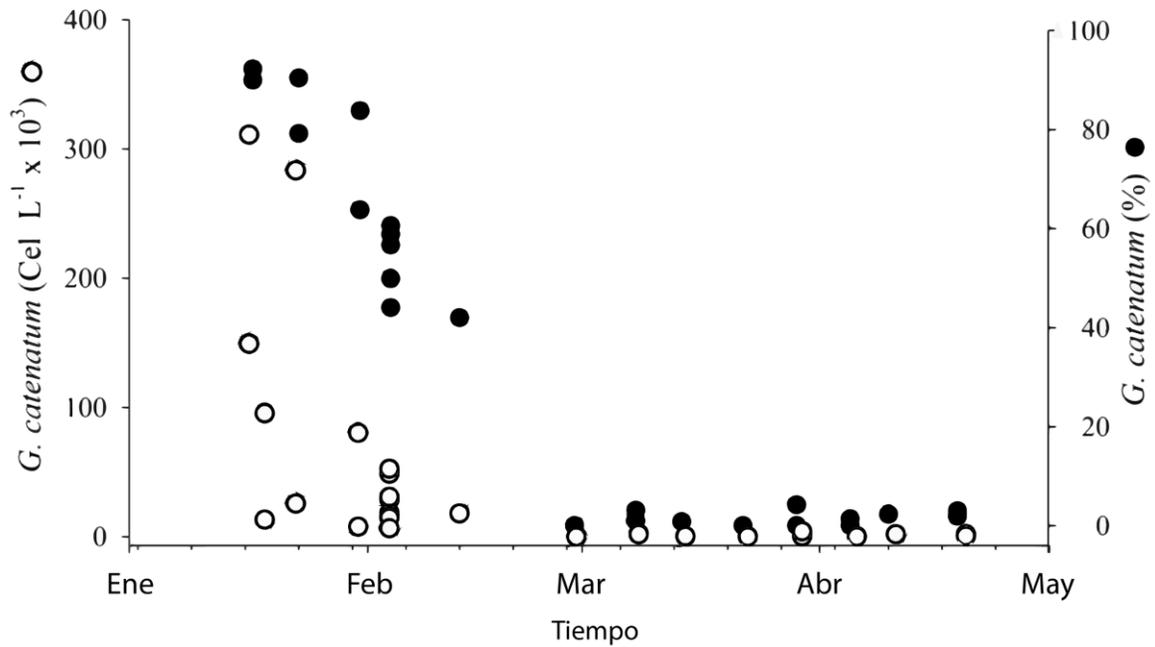
Se analizó la relación entre el tipo de sedimento y la presencia de quistes de *G. catenatum* en cada estación de ambas campañas de muestreo. Los quistes de *G. catenatum* se asociaron con diferentes componentes del sedimento en los dos períodos de muestreo. En febrero de 2017, *G. catenatum* y la fracción de arena fina formaron un grupo que se separó del resto de componentes granulométricos con un valor de similitud

de 0.2. En contraste, en julio de 2016 los quistes se asociaron con limo fino ( $r = 0.3$ ), un componente de fracción de tamaño mucho más pequeño. La asociación de limo fino y arena fina con la presencia de quistes de *G. catenatum* fue evidente cuando se analizó la distribución espacial de estas fracciones de sedimento. En julio de 2016, la mayor acumulación de limo fino se encontró frente a la costa de San Felipe y Bahía Ometepe (Fig. 11E). Este tipo de grano representó  $\sim 20\%$  de los sedimentos, y como se describió anteriormente, también se encontró una alta concentración de quistes de *G. catenatum* en estas áreas (Fig. 11C). En febrero de 2017, de manera similar a la distribución del quiste de *G. catenatum*, se acumularon arenas finas en dos áreas bien definidas del nGC. La arena fina representó aproximadamente el 8% de los componentes sedimentarios cerca de la costa sur de San Felipe a Puertecitos, y frente a Bahía Adair, en la costa este de la región (Fig. 11F).

La deposición de los quistes producidos por *G. catenatum*, el transporte y la reubicación definen las áreas de acumulación de este material. Los sedimentos también están expuestos a procesos de transporte y reubicación. En febrero de 2017 la distribución geográfica de los quistes podría estar relacionada con el FAN de *G. catenatum* ocurrido un mes antes.

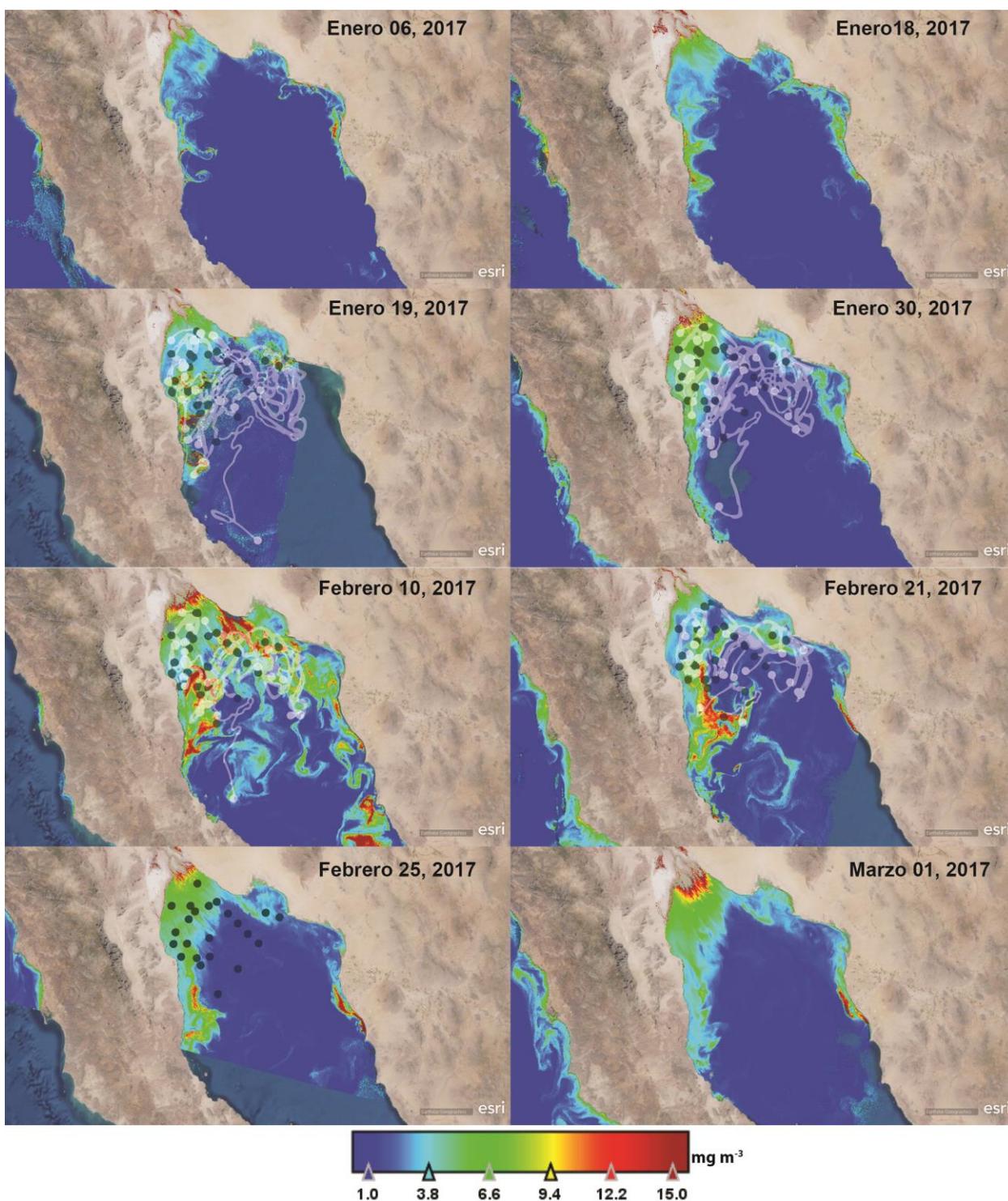
### 3.2.3 FAN de *G. catenatum* en 2017

*Gymnodinium catenatum* está comúnmente presente en las áreas de extracción de *P. globosa* desde noviembre/diciembre hasta abril/mayo (Medina-Elizalde et al., 2018). En el FAN de 2015, la abundancia máxima de células superficiales de *G. catenatum* fue de  $152 \times 10^3$  células  $L^{-1}$  y representó hasta el 55% de todas las especies recolectadas en muestras de redes de fitoplancton (Medina-Elizalde et al., 2018). En 2016, la abundancia máxima de células superficiales en enero fue de 320 células  $L^{-1}$ ; por lo tanto, la abundancia de quistes detectada en julio de este año se asoció con un año sin proliferación. Por el contrario, los quistes en febrero de 2017 se asociaron con una proliferación que ocurrió antes del período de muestreo. Células de *G. catenatum* se detectaron desde enero (no se obtuvieron muestras en diciembre) hasta mayo de 2017 en las áreas de extracción de *P. globosa*. La mayor abundancia detectada en superficie fue de  $311 \times 10^3$  células  $L^{-1}$  y ocurrió el 17 de enero, siendo *G. catenatum* la especie que representó el 92% del total de la comunidad de fitoplancton en esta fecha (Fig. 12). La abundancia de células disminuyó a  $283 \times 10^3$  células  $L^{-1}$  el 23 de enero y a  $28.5 \times 10^3$  células  $L^{-1}$  en febrero. En estas fechas, *G. catenatum* todavía estaba altamente representado (más del 60%) en las muestras de fitoplancton y se detectó en varias muestras recolectadas en abril, pero no así en mayo (Fig. 12).



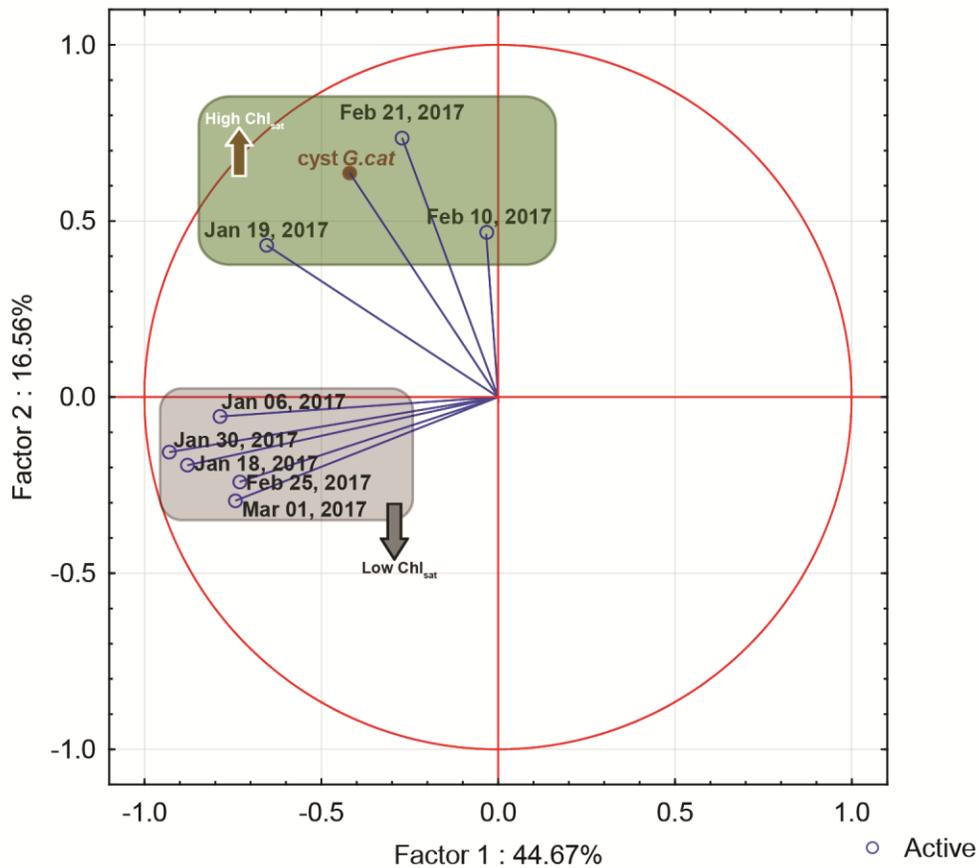
**Figura 12.** Abundancia superficial de *Gymnodinium catenatum* y abundancia relativa en muestras de redes de fitoplacton recolectadas por Ficotox en el área de extracción de almeja *P. globosa* al sur de San Felipe, B.C., en 2017.

La información del FAN se limitó al área de extracción de *P. globosa*. Por lo tanto, para evaluar la probable extensión y evolución del FAN en la región, se estimó la distribución de la concentración de Clorofila-*a* a partir de datos satelitales ( $Chl_{sat}$ ). El 6 de enero, la acumulación de  $Chl_{sat}$  se hizo evidente como filamentos en la costa oeste al sur de la costa de San Felipe. El 18 y 19 de enero, aumentó la  $Chl_{sat}$  en la costa oeste del nGC. Específicamente, se detectaron concentraciones superiores a  $15 \text{ mg m}^{-3}$  en un área de aproximadamente  $600 \text{ km}^2$  ubicada de manera paralela a la costa entre San Felipe y Puertecitos. Las concentraciones bajas de  $Chl_{sat}$  estaban presentes al norte y al este de esta área. Se detectó otra área de acumulación de  $Chl_{sat}$  en la costa continental del nGC cerca de Bahía Adair y Puerto Peñasco. La mayor concentración de  $Chl_{sat}$  ( $23 \text{ mg m}^{-3}$ ) y mayor extensión de la proliferación fueron detectadas el 10 de febrero (Fig. 13). Durante el período de la campaña de muestreo la  $Chl_{sat}$  disminuyó como se observa en las imágenes del 21, 25 de febrero y 01 de marzo (Fig. 13). Después de esta última fecha, la  $Chl_{sat}$  disminuyó a  $5 \text{ mg m}^{-3}$  en la región. La  $Chl_{sat}$  indica que la proliferación se inició en el lado oeste del golfo al sur de San Felipe (aunque también hay una pequeña área de alta concentración de  $Chl_{sat}$  en el lado continental del golfo), y se movió y dispersó hacia el norte, pero principalmente hacia el oeste. El resultado del análisis de seguimiento de partículas, interpolado en los mapas de  $Chl_{sat}$ , indica también este patrón de evolución de la proliferación. Por ejemplo, las partículas del 19 de enero que se originaron en la costa oeste del golfo mostraron trayectorias hacia el oeste y el norte y permanecieron en el nGC, principalmente en la región superior (Fig. 13). Por lo tanto, las áreas de acumulación de quistes en febrero de 2017 probablemente estuvieron relacionadas con la aparición y dispersión del FAN.



**Figura 13.** Distribución de la concentración de Clorofila-*a* obtenida por satélite ( $Chl_{sat}$ ) en enero y febrero de 2017 en el norte del golfo de California. La  $Chl_{sat}$  presenta a una concentración máxima de  $15 \text{ mg m}^{-3}$  en las figuras. También se presentan las trayectorias lagrangianas estimadas a partir del análisis de seguimiento de partículas del 19 de enero al 25 de febrero de 2017. Los puntos negros representan la posición final de las partículas advectadas el 25 de febrero. Los puntos blancos representan la posición de la partícula el día indicado en la imagen de  $Chl_{sat}$  (10, 21, 25 de febrero y 19 y 30 de enero). Las líneas representan la trayectoria entre estas fechas.

Para probar esta suposición, se analizó la relación entre  $Chl_{sat}$  y la abundancia de quistes en el sedimento con un análisis de componentes principales (PCA).



**Figura 14.** Resultados del PCA entre la concentración de  $Chl_{sat}$  de diferentes días entre el 19 de enero, el 10 de febrero y el 21 de febrero con la concentración de quistes.

Los tres primeros factores del PCA explicaron el 73.1% de la varianza total de la relación entre  $Chl_{sat}$  durante diferentes fechas y la abundancia de quistes de *G. catenatum* (Tabla 20, Anexo). El PCA mostró la formación de dos grupos. El 6, 18, 30 y 25 de febrero y el 1 de marzo de 2017, formaron un grupo con menor concentración de  $Chl_{sat}$  en comparación con el segundo grupo integrado por el 19 de enero, 10 y 21 de febrero, que se correlacionó positivamente con la abundancia de quistes (Fig. 14). Este análisis apoya la suposición de que los semilleros de febrero de 2017 se originaron a partir del FAN presente en la región aproximadamente un mes antes del período de muestreo.

### 3.2.4 Dinámica de los quistes en el norte del golfo de California

La distribución del quiste de *G. catenatum* en febrero coincidió con la distribución de sedimentos de tipo grano relativamente grande (arenas finas) y de  $Chl_{sat}$ . Por lo tanto, la ubicación de los semilleros en febrero

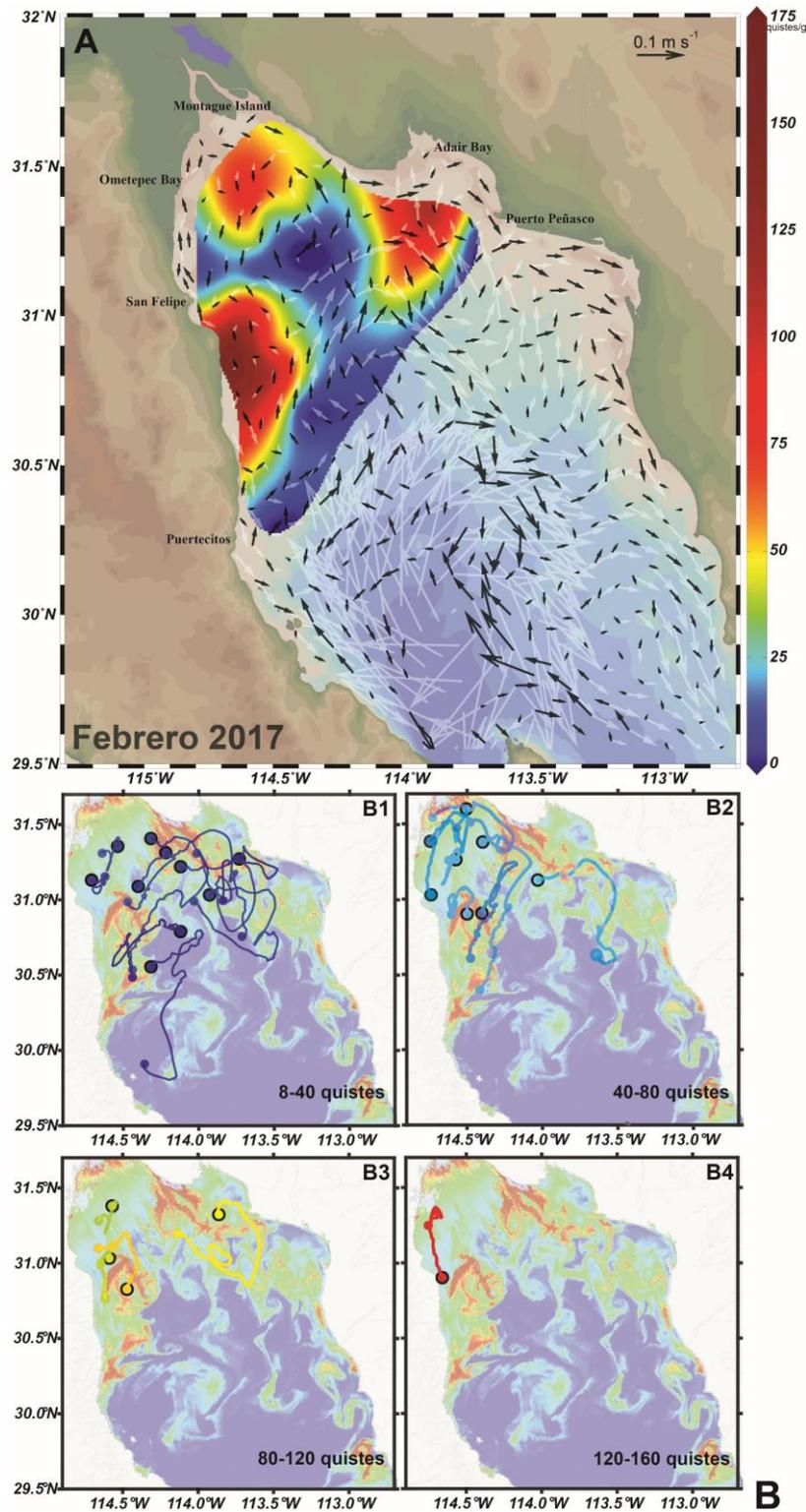
probablemente estuvo asociada con la proliferación del dinoflagelado y su dispersión (evolución del FAN de 2017). Para comprobar esto, evaluamos la dispersión de células vegetativas relacionadas con la circulación del agua utilizando un modelo de circulación numérico, así como experimentos de advección de partículas. Los patrones de circulación en la superficie y a 5 m sobre el fondo se caracterizaron durante febrero de 2017 en el nGC (Fig. 15A).

La circulación superficial en este mes estuvo dominada por un fuerte remolino anticiclónico ubicado al sur del área de muestreo, aproximadamente a los 30.5°N. Las velocidades más altas tanto en la superficie como cerca del fondo estuvieron presentes en este remolino con una media máxima de 0.42 m s<sup>-1</sup> y 0.12 m s<sup>-1</sup>, respectivamente.

La intensidad de las corrientes superficiales disminuyó hacia el norte desde el remolino donde una dirección de flujo de oeste a este era claramente evidente alrededor de los 31°N. A medida que la intensidad de las corrientes superficiales disminuyó hacia la parte más septentrional del aGC, la circulación mostró diferentes direcciones.

Especialmente al sur de la Isla Montague y al sur de San Felipe la circulación no presentó una dirección definida. En la superficie de esta región, las velocidades de la corriente eran <0.10 m s<sup>-1</sup>. En contraste con la circulación superficial, había un patrón de circulación poco claro en la parte inferior del aGC y, en general, las velocidades de la corriente son más lentas que las de la superficie.

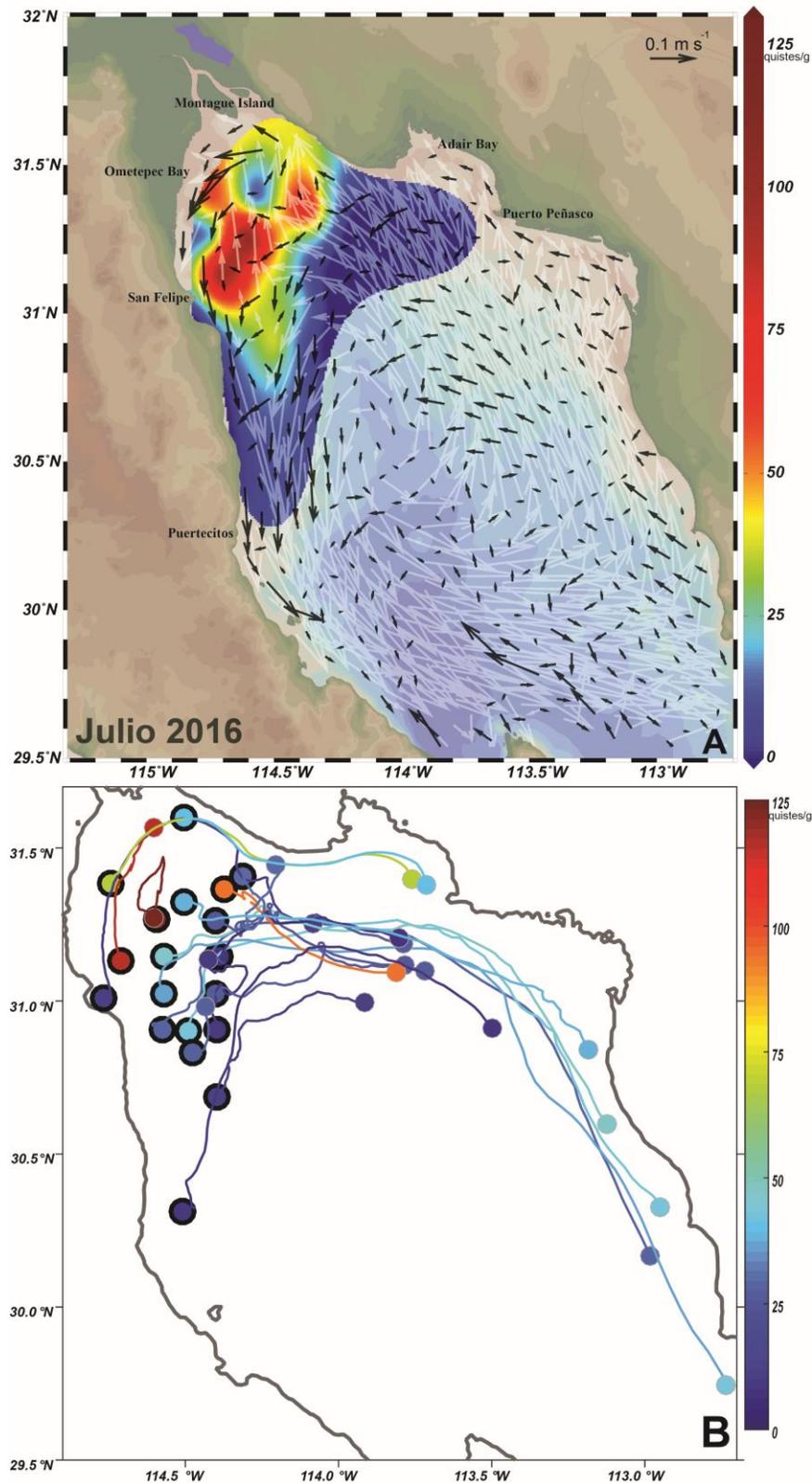
Los lechos de quistes se encontraron en lugares con un flujo superficial y de fondo débil, como fue evidente en el oeste y norte dentro del nGC. Además, se ubicó un área de alta acumulación de quistes donde la dirección de la superficie del flujo era hacia la costa, como en Bahía Adair (Fig. 15A). La ubicación de los quistes para este período parecía no estar relacionada con la circulación cercana al fondo. Esto fue confirmado por los resultados de seguimiento de partículas del modelo lagrangiano (Fig. 15B).



**Figura 15.** (A) Vectores de velocidad media mensual en la superficie (vectores blancos) y a 5 metros sobre el fondo (vectores negros), y distribución de *G. catenatum* (escala de colores) en febrero de 2017; la velocidad máxima en superficie es de  $0,42 \text{ m s}^{-1}$ . (B) Trayectorias lagrangianas de 22 días, del 3 al 25 de febrero de 2017; los puntos grandes y el contorno negro representan las posiciones finales de las partículas advectadas el 25 de febrero; estas posiciones finales corresponden a los puntos de observación con una concentración de quiste distinta de cero indicada por la paleta de colores del arco iris. Las trayectorias se separaron de acuerdo con su concentración de quistes en cuatro rangos para mayor claridad en las gráficas, y se trazan en la imagen de  $\text{Chl}_{\text{sat}}$  del 10 de febrero de 2017 como mapa base.

Seguimos el movimiento de las partículas liberadas en la superficie asumiendo que los quistes encontrados en el sedimento se originaron en el FAN registrado durante este período. El origen de los quistes ubicados en las áreas de bajas concentraciones (<80 quistes/g) en los sedimentos fueron heterogéneas (Fig. 15B1). Por el contrario, los quistes en áreas de alta acumulación se originaron en lugares cercanos. Los quistes en semilleros detectados entre San Felipe y Puertecitos probablemente tuvieron su origen en ubicaciones del norte y luego fueron transportados en dirección sur (Figs. 15B2-4).

Los quistes en el lado continental del nGC (Bahía Adair) parecían originarse a partir de partículas (células vegetativas) ubicadas al noroeste y al sur de esta ubicación y, probablemente, se transportan desde el aGC hacia Bahía Adair. Los quistes ubicados cerca de Isla Montague están relacionados con partículas presentes al sur de esta ubicación y parecían atrapados en esta área (Figs. 15B1 y B3). Los análisis de circulación y seguimiento de partículas indican que el FAN presenta un comportamiento local ya que los quistes se depositan durante la proliferación vegetativa y quedan atrapados en la parte norte de la región. En contraste el análisis de circulación y seguimiento de partículas durante el giro ciclónico en julio de 2016. En este período, la circulación se caracteriza por un fuerte remolino ciclónico centrado alrededor de 30.5°N y fuertes corrientes superficiales en el lado este orientadas hacia el aGC (vectores blancos en la Fig. 16A). Las corrientes superficiales fueron más intensas que las presentes en febrero de 2017, ya que alcanzaron velocidades de hasta  $0.54 \text{ m s}^{-1}$ . Las corrientes en el fondo fueron más débiles ( $0.15 \text{ m s}^{-1}$ ) que las corrientes superficiales. Las corrientes más fuertes se presentaron en la parte alta del golfo y en la costa oeste relacionadas con el remolino ubicado a los 30.5°N. En ambas áreas, la circulación de fondo presentó una dirección hacia el sur. Es muy probable que la alta concentración de quistes de *G. catenatum* en el lado peninsular del aGC esté relacionada con el patrón de circulación del fondo. El semillero estaba ubicado en un área donde la velocidad y la dirección del fondo eran diferentes del patrón predominante circundante. Hay una fuerte corriente de este a oeste en la parte más al norte del aGC que gira hacia el sur y fluye cerca de la costa (Fig. 16A). Los quistes del oeste se retienen ya que la velocidad del fondo es mínima en esta área y corre hacia el noreste (Figs. 16A y B).



**Figura 16.** (A) Vectores de velocidad media mensual en la superficie (vectores blancos) y a 5 metros sobre el fondo (vectores negros), y distribución de *G. catenatum* (color) en julio de 2016; la velocidad máxima en superficie 0.54 m s<sup>-1</sup>. (B) Trayectorias lagrangianas de 22 días, durante el 1 al 22 de julio de 2016; los puntos grandes y el contorno negro representan las posiciones finales de las partículas advectadas el 22 de julio; estas posiciones finales corresponden a los puntos de observación con una concentración de quiste distinta de cero indicada por la paleta de colores del arco iris.

El análisis de seguimiento de partículas indica también que cerca del fondo, la hidrodinámica influyó en la localización de sedimentos y quistes después de haber sido depositados por un evento de FAN (probablemente el de 2015) en el nGC. Al menos, está relacionado con la localización del semillero durante julio de 2016. En este período, el movimiento de la superficie de las partículas estuvo fuertemente influenciado por la circulación ciclónica (Fig. 16A). El origen de la mayoría de los 20 puntos de liberación de partículas en julio de 2016 fue muy al sur y fuera del área circundante del aGC (Fig. 16B). Las trayectorias siguen claramente la circulación superficial y no se correlacionan con la ubicación del semillero. Los experimentos de advección de partículas para ambos períodos (julio de 2016 y febrero de 2017) confirman el efecto de la circulación en la distribución de quistes de *G. catenatum* en el nGC.

### 3.3 Identificación molecular de quistes y células vegetativas de *Gymnodinium catenatum* en el norte del golfo de California

#### 3.3.1 Amplificación y secuenciación del DNA

##### 3.3.1.1 Análisis de las secuencias del DNA ribosomal

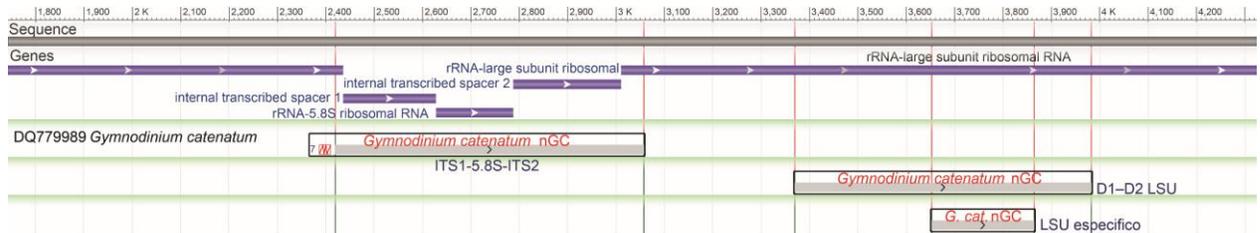
Fueron amplificados con éxito los fragmentos esperados del total de muestras de células vegetativas aisladas. Para fines del análisis se presentan las secuencias obtenidas con cada región LSU e ITS, así como del dominio *sxtA4* en dos muestras de células vegetativas. Así mismo, se presenta una secuencia de 212 pb del LSU específico obtenida de quistes en sedimento localizadas entre las 3653 – 3864 pb, que presentó un 100 % de identidad a las secuencias de células vegetativas. La secuencia del dominio D1–D2 del LSU presentó un fragmento parcial de 613 pb localizado entre los 3370 a 3982 pb en el gen rDNA de referencia de *Gymnodinium catenatum* (DQ779989). La región ITS presentó un total de 698 pb localizadas entre los 2420 – 3057 del gen de referencia DQ779989 (Tabla 7 y Fig. 17).

**Tabla 7.** Resultados del análisis de las secuencias de *Gymnodinium catenatum* del norte del golfo de California, mostrando el tamaño, localización, identidad, *Mismatches*, *Gap*.

	Quistes	Células vegetativas	Tamaño secuencia <sup>1</sup>	Localización gen <sup>1</sup>	Identidad <sup>1</sup> %	Mismatches <sup>1</sup>	Gap <sup>1</sup>
<b>D1–D2 LSU</b>		+	613 pb	3370..3982	100	0	0
<b>LSU específico</b>	+	+	212 pb	3653..3864	100	0	0
<b>ITS1-5.8S-ITS2</b>		+	638 pb	2420..3057	100	1	0
<b><i>sxtA4</i></b>		+	698 pb	3200..3888 <sup>2</sup>	N/A	N/A	N/A

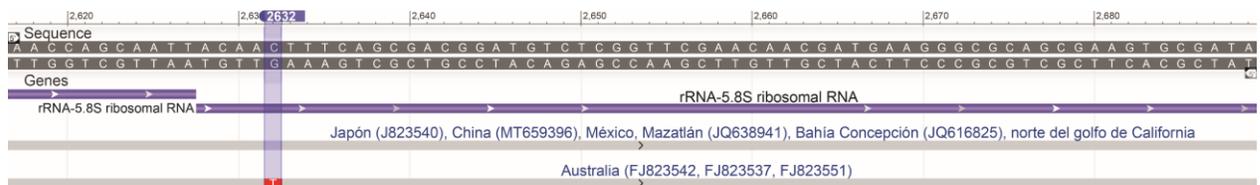
<sup>1</sup>Secuencia referencia *Gymnodinium catenatum* (DQ779989).

Las secuencias del dominio D1–D2 LSU y del LSU específico mostraron una identidad del 100 % en los alineamientos, tanto en las secuencias del nGC (este trabajo), como de las secuencias recuperadas del GenBank (Tabla 23, Anexo).



**Figura 17.** Representación esquemática de la localización de las regiones amplificadas ITS1-5.8S-ITS2-LSU en el gen del rDNA.

De igual manera, las regiones del ITS secuenciadas en el nGC presentan una identidad del 100 %. Sin embargo, al compararlas con las secuencias del GenBank (Tabla 23, Anexo), se encontró una mutación en el sitio 2632 (transversión en las piridiminas C-T) dentro del rRNA 5.8S, entre secuencias de Japón (FJ823540), China (MT659396), y en México: Mazatlán (JQ638941) y Bahía Concepción, Baja California Sur (JQ616825) y en los aislados de *G. catenatum* del presente estudio, presentando la variante citosina, mientras que las secuencias de Australia (FJ823542, FJ823537, FJ823551) presentaron la variante timina (Fig. 18). Fuera de esta mutación, tampoco presentaron huecos u otros cambios con el resto de las secuencias comparadas.



**Figura 18.** Representación esquemática de la localización de la región ITS1-5.8S-ITS2 señalando la posición de la mutación.

### 3.3.1.2 Análisis de secuencia del dominio *sxtA4* en *G. catenatum*

Las secuencias de *G. catenatum* V8SX y V6SX del nGC mostraron un tamaño de secuencia de 698 pb y 692 pb respectivamente, y se localizaron entre las 3200 a 3888 pb del gen de *Alexandrium fundyense* (JF343239), que se utilizó como secuencia de referencia pues cuenta con una mayor cobertura de este gen (*sxtA*). Además, para *G. catenatum* solo se encuentran disponibles secuencias del dominio *sxtA4* provenientes de Mazatlán (Sinaloa) (KY575970), Manzanillo (Colima) (KY575969), y Lázaro Cárdenas

(Michoacán) (KY575968). En el resto del mundo solo hay depositada una secuencia procedente de Australia (JF343266). Para comparar estas secuencias publicadas en el Genbank, con las secuencias de *G. catenatum* V8SX y V6SX del nGC se usó la secuencia *G. catenatum* V8SX como referencia. De esta manera se encontró una identidad del 96.7%, y 23 cambios (*mismatches*) y ningún hueco (*gap*) con la secuencia de *G. catenatum* V6SX de la misma zona. Así mismo, la secuencia de *G. catenatum* de Australia (JF343266) mostró 9 cambios y una identidad del 98.7 %. Las secuencias de *G. catenatum* de Lázaro Cárdenas (KY575968) y Mazatlán (KY575970), mostraron 25 y 27 cambios, así como una identidad del 95.7 y 95.3 % respectivamente. La secuencia de *G. catenatum* de Manzanillo (KY575969) no presenta cambios con respecto a la secuencia V8SX, presentando una identidad del 100 %, sin cambios (Tabla 8).

**Tabla 8.** Resultados del análisis de secuenciación del dominio *sxtA4* en *Gymnodinium catenatum*, mostrando tamaño, posición, identidad, *Mismatches*, *Gap*, usando la secuencia *G. cat* norte del GC (V8SX) como referencia.

<b><i>sxtA4 G. catenatum</i><sup>1</sup></b>	Tamaño secuencia	Posición en gen <sup>2</sup>	Identidad %	Mismatches	Gap
<b><i>G. cat</i> norte del GC (V8SX)</b>	698 pb	3200..3888	100	0	0
<b><i>G. cat</i> norte del GC (V6SX)</b>	692 pb	3201..3888	96.7	23	0
<b><i>G. cat</i> Australia (JF343266)</b>	671 pb	3200..3866	98.7	9	0
<b><i>G. cat</i> Manzanillo Colima (KY575969)</b>	579 pb	3253..3829	100	0	0
<b><i>G. cat</i> Mazatlán, Sinaloa (KY575970)</b>	579 pb	3253..3829	95.3	27	0
<b><i>G. cat</i> Lázaro Cárdenas, Michoacán (KY575968)</b>	579 pb	3253..3829	95.7	25	0

<sup>1</sup>Secuencia de referencia *Gymnodinium catenatum* V8SX norte del Golfo de California.

<sup>2</sup>Gen referencia *Alexandrium fundyense* Noruega (JF343239).

Estos cambios difieren cuando se utiliza la secuencia *G. catenatum* V6SX del nGC como referencia. La secuencia de *G. catenatum* de Australia (JF343266) mostró 16 cambios y una identidad del 97.6 %. La secuencia de Manzanillo, Colima (KY575969) presento 19 cambios y un 96.7 % de identidad. Las secuencias de *G. catenatum* de Lázaro Cárdenas, Michoacán (KY575968) y Mazatlán, Sinaloa (KY575970), mostraron 12 y 8 cambios, así como una identidad del 97.9 y 98.6 % respectivamente, por lo tanto, la secuencia de Mazatlán resulto ser la secuencia con mayor similitud con la secuencia *G. catenatum* V6SX del nGC. De igual manera los alineamientos no presentaron huecos (*gaps*) (Tabla 9).

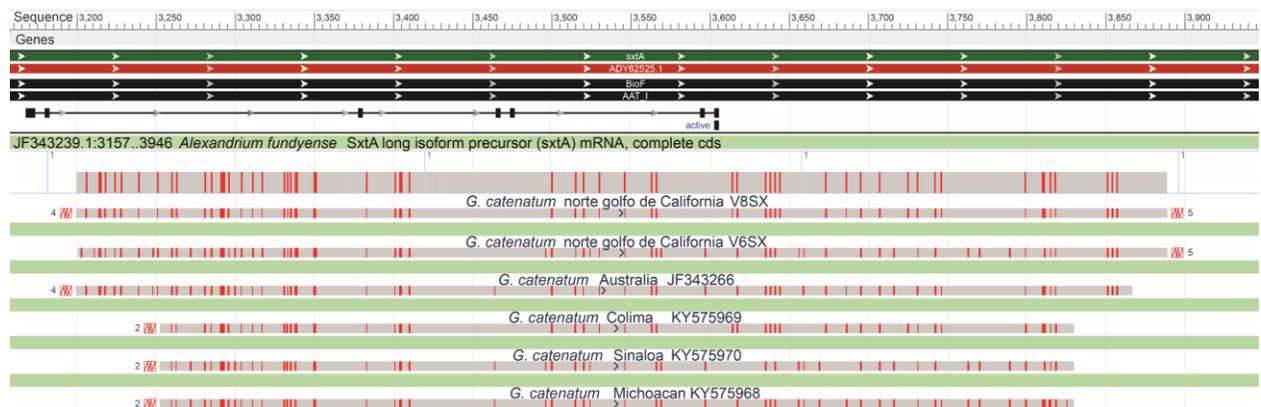
**Tabla 9.** Resultados del análisis de secuenciación del dominio *sxtA4* en *Gymnodinium catenatum*, mostrando tamaño, posición, identidad, *Mismatches*, *Gap*, usando la secuencia *G. cat* norte del GC (V6SX) como referencia.

<i>sxtA4 G. catenatum</i> <sup>1</sup>	Tamaño secuencia	Posición en gen <sup>2</sup>	Identidad %	Mismatches	Gap
<i>G. cat</i> norte del GC (V6SX)	692 pb	3201..3888	100	0	0
<i>G. cat</i> norte del GC (V8SX)	698 pb	3200..3888	96.7	23	0
<i>G. cat</i> Australia (JF343266)	671 pb	3200..3866	97.6	16	0
<i>G. cat</i> Manzanillo, Colima (KY575969)	579 pb	3253..3829	96.7	19	0
<i>G. cat</i> Mazatlán, Sinaloa (KY575970)	579 pb	3253..3829	98.6	8	0
<i>G. cat</i> Lázaro Cárdenas, Michoacán (KY575968)	579 pb	3253..3829	97.9	12	0

<sup>1</sup>Secuencia de referencia *Gymnodinium catenatum* V6SX norte del Golfo de California.

<sup>2</sup>Gen referencia *Alexandrium fundyense* Noruega (JF343239).

La cobertura de estas secuencias con respecto al gen de referencia de *A. fundyense* (JF343239) cubre un rango variable, pues las secuencias fluctúan de los 579 pb las más cortas, hasta los 698 pb la más larga. En esta cobertura es posible ubicar mutaciones puntuales, las cuales muestran cambios entre las secuencias de *G. catenatum*, e incluso en las mismas posiciones con el género *Alexandrium* (Fig. 19). En el cotejo entre la secuencia de *G. catenatum* V8SX del nGC y *Alexandrium fundyense* (JF343239) se contabilizaron hasta 72 puntos de mutación presentes, de los cuales 15 estaban presentes de manera exclusiva en las secuencias de *G. catenatum* V8SX, V6SX del nGC, *G. catenatum* de Lázaro Cárdenas (KY575968), Mazatlán (KY575970), *G. catenatum* de Manzanillo (KY575969) y *G. catenatum* de Australia (JF343266) (Fig. 19).



**Figura 19.** Representación esquemática del dominio *sxtA4* que resume la posición en las mutaciones detectadas.

Al ampliar el rango de análisis del dominio *sxtA4* entre los géneros *Gymnodinium*, *Alexandrium* y *Pyrodinium*, conocidos por tener especies productoras de toxinas paralizantes (PSTs), y tomando como gen de referencia el de *A. fundyense* (JF343239), fue posible apreciar como la cantidad de cambios se

duplicaron (60, 68, 65, etc.) entre *G. catenatum* y las especies del género *Alexandrium* (24, 28, 35, 35), incluida *P. bahamense* var. *compressum* (MN431957) que presentó 29 cambios. Como era de esperarse, la identidad intra-especie aumenta de manera gradual, mientras que esta disminuye entre los géneros comparados (Tabla 10).

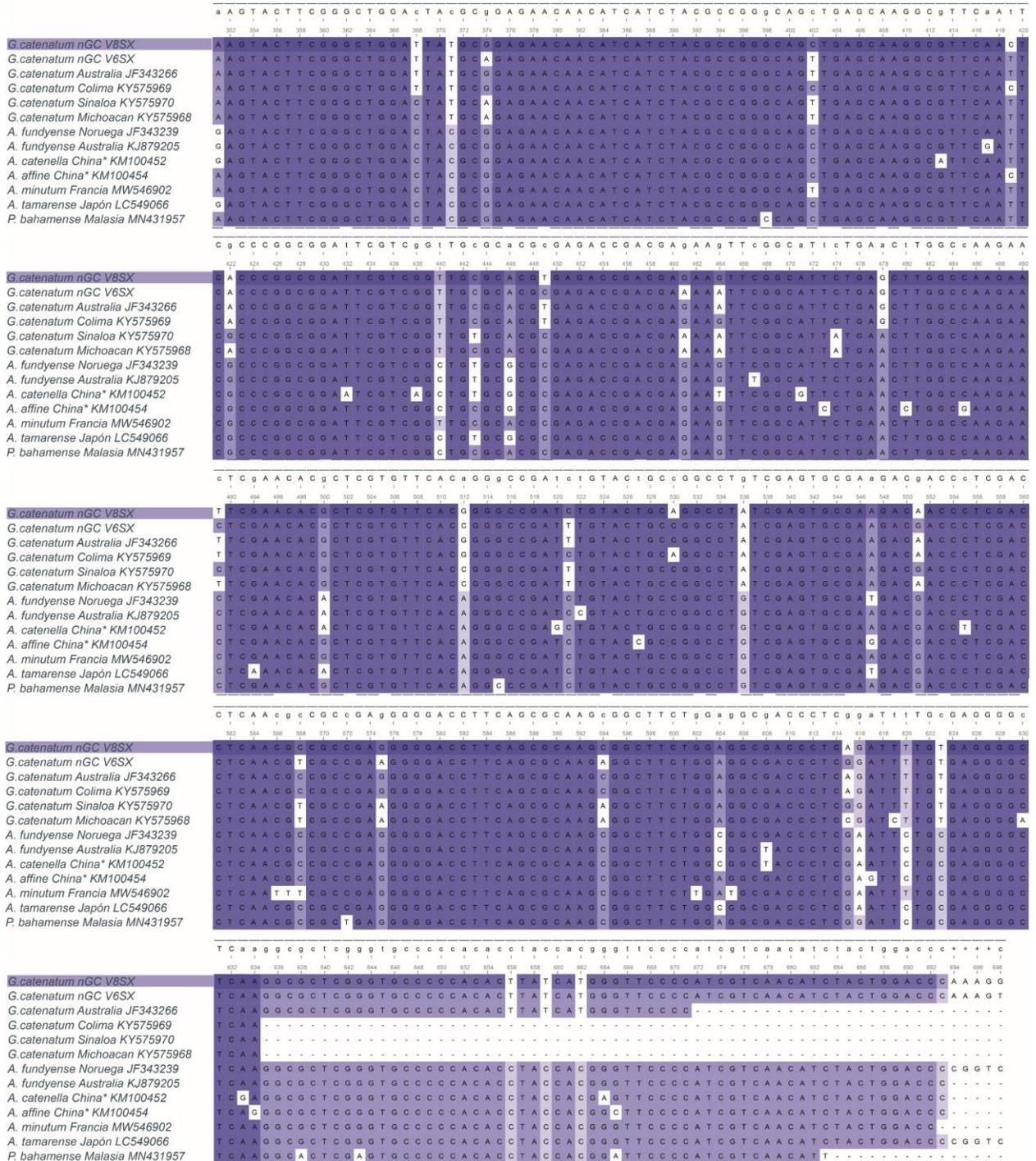
**Tabla 10.** Resultados de los análisis del dominio *sxtA4* en *Gymnodinium*, *Alexandrium*, y *Pyrodinium* mostrando tamaño, posición, identidad, *Mismatches*, *Gap*.

<i>sxtA4</i> <sup>1</sup> <i>Gymnodinium/Alexandrium /Pyrodinium</i>	Tamaño secuencia	Posición en gen <i>sxtA</i>	Identidad %	Mismatches	Gap
<i>G. cat</i> norte del GC (V8SX)	698 pb	3200..3888	91.3	60	0
<i>G. cat</i> norte del GC (V6SX)	692 pb	3201..3888	90.1	68	0
<i>G. cat</i> Australia (JF343266)	671 pb	3200..3866	90.3	65	0
<i>G. cat</i> Colima (KY575969)	579 pb	3253..3829	91.5	49	0
<i>G. cat</i> Sinaloa (KY575970)	579 pb	3253..3829	91.2	51	0
<i>G. cat</i> Michoacan (KY575968)	579 pb	3253..3829	89.9	58	0
<i>A. fundyense</i> Australia (KJ879205)	688 pb	3177..3888	98.9	8	0
<i>A. catenella</i> China? (KM100452)	693 pb	3196..3888	96.5	24	0
<i>A. affine</i> China? (KM100454)	693 pb	3196..3888	96.0	28	0
<i>A. minutum</i> Francia (MW546902)	682 pb	3206..3887	94.9	35	0
<i>A. tamarense</i> Japón (LC549066)	698 pb	3196..3893	99.7	2	0
<i>P. bahamense</i> var. <i>compressum</i> Malasia (MN431957)	630 pb	3247..3877	95.4	29	0

<sup>1</sup>Gen referencia *Alexandrium fundyense* Noruega (JF343239).

El alineamiento del dominio *sxtA4* realizado entre las secuencias de los taxones analizados de *G. catenatum* V8SX y V6SX del nGC y *G. catenatum* de Mazatlán (KY575970), *G. catenatum* de Manzanillo, *G. catenatum* de Lázaro Cárdenas (KY575968) y la secuencia de *G. catenatum* de Australia (JF343266), junto a las secuencias de *A. fundyense* de Australia (KJ879205), *A. catenella* (sin dato de origen) (KM100452), *A. affine* (sin dato de origen) (KM100454), *A. minutum* de Francia (MW546902), *A. tamarense* de Japón (LC549066), y *P. bahamense* var. *compressum* de Malaysia (MN431957) (Tabla 10), se observaron varias mutaciones en los tres géneros aquí analizados (*Gymnodinium*, *Alexandrium* y *Pyrodinium*). Estos cambios pueden observarse en el alineamiento presentado en las figuras 15 y 16 donde se aprecia claramente las diferentes mutaciones, con respecto a la secuencia consenso. Estas mutaciones se localizan tanto de manera intraespecífica, como interespecífica.

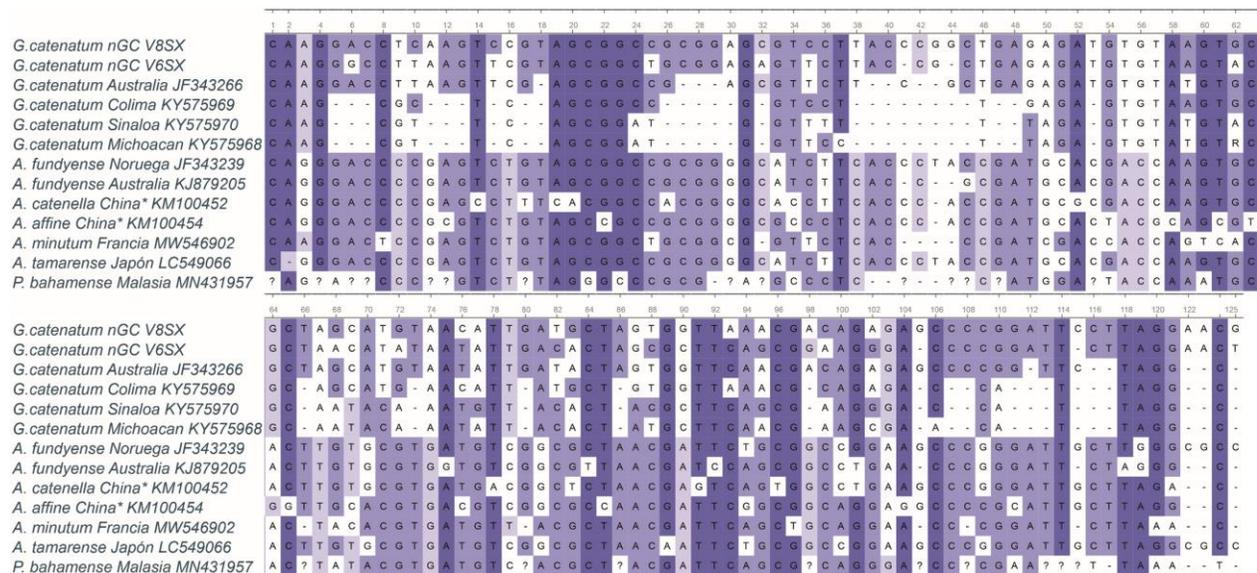




**Figura 21.** Alineación de secuencias del dominio *sxtA4* de *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium*, y *Pyrodinium* de varios países, son enfatizados los sitios donde se presentan las diferentes mutaciones.

Finalmente, el análisis de la Figura 17 muestra en resumen un patrón de 125 cambios en las secuencias alineadas del dominio *sxtA4*. El cálculo incluyó las secuencias de *G. catenatum* V8SX y V6SX del presente estudio (nGC), la secuencia de *G. catenatum* de Mazatlán, Sinaloa (KY575970), de *G. catenatum* de Manzanillo, Colima, de *G. catenatum* de Lázaro Cárdenas, Michoacán (KY575968) y la secuencia de *G.*

*catenatum* de Australia (JF343266), así como las secuencias de *A. fundyense* de Australia (KJ879205), *A. catenella* (sin dato de origen) (KM100452), *A. affine* (sin dato de origen) (KM100454), *A. minutum* de Francia (MW546902), *A. tamarense* de Japón (LC549066), y *P. bahamense* var. *compressum*, de Malasia (MN431957).



**Figura 22.** Resumen del patrón de cambios en el alineamiento de secuencias del dominio *sxtA4* de *Gymnodinium catenatum*, *Alexandrium*, y *Pyrodinium* que presentan diferentes mutaciones.

## Capítulo 4. Discusión

---

### 4.1 Ensamblajes de quistes de reposo de dinoflagelados en el norte del Golfo de California

#### 4.1.1 Ensamblaje de quistes de dinoflagelados y su afinidad ambiental

Las especies en los ensamblajes de quistes de dinoflagelados en el nGC son comunes en áreas tropicales y subtropicales altamente productivas. Las especies *G. catenatum*, *S. ramosus*, *S. bentorii*, *S. delicatus*, *S. membranaceus*, *Q. concreta*, *S. nephroides* y *P. americanum* representan el 71.21% de la variación entre ambos conjuntos de datos.

En general, las muestras de sedimentos del GC contienen ensamblajes de palinomorfos marinos dominados por los quistes de dinoflagelados *Brigantedinium* spp., *Bitectatodinium spongium*, *Spiniferites* spp. y *G. catenatum*, junto con una gran abundancia de huevos de copépodos. La distribución local de quistes a lo largo del GC se ha relacionado con la granulometría de sedimentos (Martínez-Hernández y Hernández-Campos, 1991), encontrándose concentraciones más altas en sedimentos limosos-arcillosos y concentraciones más bajas recuperadas de sedimentos arenosos. La distribución también se ha relacionado con la productividad primaria anual en cuenca Delfín (CDL; Fig. 1; Pospelova et al., 2008), cuenca Pescadero (CPS, Fig. 1; Flores-Trujillo et al., 2009; Duque-Herrera et al., 2020) y en la costa de Mazatlán (CMZ, Fig. 1; Kiehl, 2006), y en Bahía de La Paz (BLP, Fig. 1; Kiehl, 2006). En el nGC, la distribución refleja la influencia combinada de los factores sedimentarios y la productividad anual integrados con la salinidad y la temperatura.

En el nGC, *G. catenatum* fue la especie más abundante en ambos ensamblajes de muestras. Este predominio de *G. catenatum* parece reflejar los FAN ocurridos en los inviernos de 2015 y 2017 en el lado occidental del nGC, cerca de San Felipe (Medina-Elizalde et al., 2018; Medina-Elizalde, 2021). Las proliferaciones de *G. catenatum* aparecen solo cuando la temperatura oscila entre 12 y 16 °C, no se han registrado durante el verano y otoño cuando la temperatura oscila entre los 19 y 34 °C (Ramírez Castillo, 2020).

La mayor concentración de especies autótrofas en julio de 2016 en comparación con febrero de 2017 refleja un aumento en la temperatura y la salinidad, particularmente ventajoso para *S. mirabilis*, *P. dalei*, *P. zoharyi* y *P. reticulata*, cuyas abundancias superiores ocurren en temperaturas que alcanzan hasta los 29.8 °C y salinidades de hasta 39.4 (Zonneveld et al., 2013). Las especies potencialmente generadoras de

yesotoxina *S. elongatus*, *S. ramosus*, *S. bulloideus*, *S. mebranaceus*, *N. labyrinthus*, *O. centrocarpum* y *B. tepikiense* también comparten amplios rangos de temperatura (-2.0 - 29.8 °C) y salinidad (17.4 – 39.4; Zonneveld et al., 2013).

En el nGC, los valores medidos de temperatura y salinidad en verano oscilan entre los 19.7 – 25.6 °C, y los 35.5 – 37.1, y en invierno varían entre los 15.8 - 19 °C y los 35.5 – 36.6 (Rodríguez-Pérez, 2013), lo que facilita la proliferación de algunas especies. Los cambios de concentración y ubicación en el gradiente de salinidad podrían explicar la proliferación de especies en verano, como quistes del complejo *Gonyaulax spinifera* (*S. ramosus* y *N. labyrinthus*), que se han reportado en salinidades de 25 a 30 (Rochon et al., 2009). Los datos moleculares de los quistes *Impagidinium caspiense* y *Gonyaulax baltica* indican que la salinidad es el factor principal para la proliferación de estos dos tipos de géneros, "spinifera" e "impagidinioid" (Mertens et al., 2017), como lo indica el aumento de estos taxones en salinidades superiores a 30 (Dale, 1996; Ellegaard, 2000).

En el Mar Báltico, las áreas con mayor salinidad (30.57) tienen bajas concentraciones de las especies heterotróficas *Brigantedinium* spp. y *Dubridinium caperatum* (Sildever et al., 2015). Por el contrario, a medida que la salinidad disminuyó (4.73), las concentraciones de estos taxones heterótrofos aumentaron (Sildever et al., 2015). En nuestro estudio, encontramos un efecto similar, con las bajas concentraciones de taxones heterótrofos probablemente causadas por los altos niveles de salinidad reportados para el nGC (35.5-37.0, Tabla 16, Anexo), que pueden llegar hasta 39 en las partes someras del aGC (Álvarez-Borrego et al., 1975; Lavín et al., 1998).

La distribución de quistes en el área de estudio mostró cambios sustanciales en cada período. En julio de 2016, las mayores concentraciones de quistes se encontraron en el lado oeste, cerca de San Felipe. Por el contrario, en febrero de 2017, las zonas de acumulación de quistes se extendieron más hacia el este, frente a Bahía Adair. Este cambio en la distribución y la baja concentración de quistes en los sedimentos en comparación con los otros estudios en el GC sugiere que muchos quistes permanecen flotando o que la presencia de quistes en el sedimento representa una fracción de los que se están produciendo en el ciclo de vida de cada especie y finalmente son alterados por factores sedimentarios. Las condiciones ambientales dinámicas al nGC están marcadas por fuertes corrientes de marea y representan un entorno de depósito desafiante para partículas más pequeñas que el limo. Entonces, incluso cuando el área presenta alta productividad, la concentración de quistes en el sedimento es baja. La granulometría de los sitios muestreados (Tabla 15, Anexo) indica el predominio de granos de tamaño medio limo a arena (81.2% en julio de 2016 y 67.1% en febrero de 2017), con un contenido muy bajo de arcillas (16.6% en julio de

2016 y 25.2% en febrero de 2017). La flotación de los quistes puede estar relacionada con los efectos de las fuertes corrientes de marea y vientos que sustentan un energético ambiente sedimentario, como lo demuestra el intenso retrabajo y dispersión de sedimentos registrados en las zonas someras (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Bray y Robles, 1991). Estos ambientes sedimentarios activos explican condiciones importantes en el ecosistema del aGC (Brusca et al., 2017), e interpretamos los factores sedimentarios dinámicos como la principal causa de la baja concentración de quistes en el área.

Además, la dominancia autótrofa difiere de otras áreas altamente productivas en el GC, donde los taxones heterótrofos, particularmente *Brigantedinium* spp., dominan los ensamblajes. Esta dominancia autótrofa podría estar relacionada con las condiciones sedimentarias dinámicas en el nGC y las características de las masas de agua. Particularmente porque los quistes de *Brigantedinium* spp., tienen formas esféricas y tamaños pequeños (29-53  $\mu\text{m}$ ) que facilitan su transporte a sitios más profundos, como cuenca Delfín adyacente al sur (Pospelova et al., 2008).

Con respecto a la distribución local de huevos de copépodos, las muestras de julio de 2016 al este de San Felipe y el sur de Puertecitos contenían las concentraciones más altas. En comparación, las muestras de febrero de 2017 mostraron las concentraciones más altas cerca de Bahía Adair y al sur de San Felipe, con concentraciones más altas en estaciones de muestreo más profundas. Este último denota la capacidad de desplazamiento y la autonomía de nado de los copépodos, en contraste con la dependencia del fitoplancton de las corrientes.

La concentración de copépodos fue ligeramente mayor en 2016 (7137 huevos/g) que en 2017 (6555 huevos/g). Estudios del GC reportan una correlación directa de la abundancia de quistes dinoflagelados con huevos de copépodos (Flores-Trujillo, 2009; López-Velázquez et al., 2019). Los copépodos suelen estar presentes en áreas con alta biomasa de fitoplancton (Conover, 1988; Atkinson, 1998; Kobari e Ikeda, 2001). Los copépodos grandes se benefician de las proliferaciones de fitoplancton en las costas del Pacífico de América del Norte, América del Sur y el Golfo de México (Suárez-Morales, 1997; Hernández-Trujillo, 1999; Jiménez-Pérez y Lavaniegos 2004; Giraldo et al., 2009). En particular, se ha documentado que los copépodos calanoides alteraron significativamente una proliferación moderada frente a Punta San Hipólito, Baja California Sur, en 1972 (Blasco, 1977). Durante este evento, el dinoflagelado autótrofo *Gonyaulax polyedra* alcanzó las  $17 \times 10^4$  células  $\text{L}^{-1}$ , lo que representó el  $\sim 90\%$  del total de dinoflagelados y  $\sim 31\%$  del total de células de fitoplancton. Con base en la proporción de copépodos por células de *G. polyedra*, estimaron una tasa de ingestión media de  $\sim 90$  células cada hora por copépodo, que probablemente controló la proliferación del fitoplancton en ese evento (Blasco, 1977). Se calculó una tasa

similar de 92 células cada hora por organismo durante el desarrollo del copépodo *Calanus helgolandicus*, que se alimentaba del dinoflagelado autótrofo *Gymnodinium splendens*, con un rango de tamaño similar al de *G. polyedra* (Paffenhöfer, 1971).

En las partes central y norte del GC, los copépodos calanoides representan hasta el 85% de los conjuntos de copépodos (Palomares-García et al., 2013). Además, como se mencionó anteriormente, Martínez-Hernández y Hernández-Campos (1991) informaron que los huevos de copépodos son los palinomorfos más abundantes en los sedimentos superficiales en la mayor parte del GC. Creemos que los huevos de copépodos juegan un papel importante en la estructura trófica. Por lo tanto, la importancia de la ligera disminución de huevos de copépodos en las muestras de 2017 en comparación con las de 2016 es incierta, pero podría estar relacionada con la toxina paralizante (PST) generada por *G. catenatum* durante el FAN del invierno de 2017. Se ha informado que las PST afectan el metabolismo, la fisiología, el rendimiento y la supervivencia de los copépodos (Calbet et al., 2002; Colin y Dam, 2002; Barreiro et al., 2006). La dilución de toxinas (PSTs como las de *G. catenatum*) redujo la producción de huevos en el copépodo *Acartia clausi* cuando se alimentó con cadenas de *Alexandrium minutum* (Barreiro et al., 2006). También se informó una reducción en la fertilización de huevos de copépodos en la especie *Temora stylifera* después de 6 a 12 días de alimentación con una dieta de *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium sanguinium* y *Gonyaulax polyedra* (Iánora et al., 1999).

Finalmente, la diversidad en los ensamblajes de quistes en el nGC es la más alta (5.14) entre las localidades comparadas dentro del GC. El número de especies encontradas en este estudio es alto (47), lo que expresa la alta productividad casi continua en la zona, donde se ha reportado un máximo de  $363.90 \text{ mg m}^{-3}$  (Mercado-Santana et al., 2017). Los altos valores de IDM ( $> 3.39$ ) en las cuencas Pescadero y Delfín ilustran los valores altos de productividad mostrados en el GC (Mercado-Santana et al., 2017), particularmente en invierno-primavera, cuando el nGC y el lado este del GC presentan altos valores de Clorofila-*a* ( $3\text{-}4 \text{ mg m}^{-3}$ ). En contraste, las bases de datos de Bahía de La Paz y Bahía Concepción presentan valores del IDM menores que reflejan la menor productividad ( $0.4 - 3 \text{ mg m}^{-3}$ ) en estas áreas (Mercado-Santana et al., 2017).

## 4.2 Quistes de reposo de *Gymnodinium catenatum* y su relación con los florecimientos algales nocivos al norte del golfo de California

Los quistes de *G. catenatum* estaban presentes en sedimentos recientes de la parte nGC. Los quistes se distribuyeron heterogéneamente y se detectaron en áreas de alta acumulación. Los semilleros fueron dinámicos ya que la variación en la abundancia de quistes y la distribución geográfica fue evidente durante las diferentes estaciones. Los quistes de *G. catenatum* estaban altamente representados en los sedimentos (hasta un 27% del total de quistes) y presentaban amplia distribución geográfica.

La representación de *G. catenatum* parece inusualmente alta ya que en Pospelova et al. (2008), reportaron una abundancia relativa de 0.3% de este género en sedimentos recolectados cerca del nGC. Además, el porcentaje encontrado en el nGC parece atípico en comparación con otras regiones (Tabla 21, Anexo). En Bahía Concepción *G. catenatum* representó el 3.1% del conjunto de quistes (Morquecho y Lechuga-Devéze, 2003), y el 5.6% en cuenca Pescadero (Duque-Herrera et al., 2020) ambos dentro del GC. La representación de quistes en el nGC es mucho mayor que en las costas de Corea (0.3% a 3%; Pospelova y Kim, 2010; Shin et al., 2011), costas de China (0.3% a 2.6%; Liu et al., 2012; Hwang et al., 2011; Wang et al., 2004), en los fiordos suecos (0.3%; Harland et al., 2004), el Mar Báltico (0.6%; Nehring, 1994), en Tasmania (3.4%; Bolch y Hallegraeff, 1990) y la bahía de Lisboa (5%, Ribeiro y Amorim, 2008). Sin embargo, el porcentaje de quistes de *G. catenatum* en el nGC es similar o menor que en otras regiones donde ocurren FAN recurrentes. Los quistes de *G. catenatum* a lo largo de la costa portuguesa podrían representar aproximadamente el 24% de los quistes encontrados en los sedimentos y pueden alcanzar una representación tan alta como el 71% (Amorim y Dale, 1998; Amorim et al., 2001). Se han registrado altas concentraciones luego de eventos FAN recurrentes en diferentes puntos de la costa portuguesa, siendo depositados de noviembre a enero y a mediados de julio (Amorim et al., 2001). En la costa de Galicia, concretamente en la Ría de Arousa también se han reportado altas concentraciones de quistes de *G. catenatum* (Blanco, 1995) (Tabla 21, Anexo). La alta variabilidad en las concentraciones relativas de quistes probablemente esté relacionada con el tipo de muestreo, los enfoques metodológicos, pero lo más importante es la distribución heterogénea y la presencia de áreas de alta acumulación de quistes de *G. catenatum*.

Los semilleros detectados en febrero de 2017 estaban relacionados con el FAN de *G. catenatum* que se produjo durante el invierno en el nGC. La presencia de quistes de *G. catenatum* relacionados con FAN recurrentes se ha documentado en otras regiones del mundo, pero no existe un patrón claro entre la concentración de quistes encontrada en el sedimento y la abundancia de células vegetativas en la columna

de agua (Tabla 22, Anexo). Por ejemplo, la mayor abundancia de quistes se ha reportado en la costa oeste de la Isla Norte de Nueva Zelanda después de los FAN de 2000 y 2001 (MacKenzie, 2014). La concentración máxima de quistes fue de 10,200 quistes  $\text{cm}^2$  que se relacionó con una abundancia celular máxima de  $27 \times 10^3$  células  $\text{L}^{-1}$  detectadas en la zona de marea (MacKenzie, 2014). En contraste, solo se reportaron 40 quistes/g en sedimentos del estrecho de Taiwán cuando estaban presentes  $1,200 \times 10^3$  células  $\text{L}^{-1}$  en la columna de agua (Liu et al., 2020). Una correlación similar a la encontrada en nGC entre las concentraciones de quistes y abundancia de células vegetativas, es la documentada en las Rías de Galicia, con una concentración máxima de 263 quistes/ $\text{cm}^3$  de sedimentos peso húmedo se relacionó con un FAN que ocurrió en 2005 con abundancias de células que alcanzaron los  $634 \times 10^3$  células  $\text{L}^{-1}$  (Figuroa et al., 2008).

La relación entre la abundancia de quistes y las células vegetativas depende de las condiciones ambientales, la fisiología de la cepa local, la circulación y los procesos hidrodinámicos que afectan la dinámica de los sedimentos. El análisis del desarrollo y evolución de la proliferación de 2017 y la dinámica de los quistes entre un año sin FAN y un FAN posterior nos permite identificar probables condiciones críticas para la aparición de proliferaciones en la región. En 2017, las abundancias máximas de células se registraron en enero y disminuyeron gradualmente hasta finales de febrero. Los FAN en el nGC tienen una clara estacionalidad de aparición, *G. catenatum* se detecta a partir de noviembre/diciembre y desaparece en abril/mayo (Ramírez Castillo, 2020). Se han detectado abundancias relativamente bajas (inferiores a  $20 \times 10^3$  células  $\text{L}^{-1}$ ) antes del año 2015. A partir de esta fecha, se han registrado FAN todos los años excepto en 2016 (Medina-Elizalde, 2021).

Las temperaturas favorables para el crecimiento celular vegetativo parecen esenciales para el desarrollo de los FAN en el nGC. *Gymnodinium catenatum* del golfo de California se considera un ecotipo cálido (Band-Schmidt et al., 2004). Las cepas aisladas en localidades del sur (Bahía Concepción, Bahía de La Paz, costas de Mazatlán) crecen en un amplio intervalo de temperatura de 15 a 29 °C, pero presentan tasas máximas de crecimiento entre los 21 a 29 °C (Band-Schmidt et al., 2004). Además, se han presentado en la costa noreste del GC y en la costa del Pacífico tropical de México en verano, después de eventos de surgencia (Morquecho y Lechuga, 2004; Gárate-Lizárraga et al., 2007; Band-Schmidt et al., 2004; 2010). Las proliferaciones de *G. catenatum* en el nGC ocurren en invierno cuando la temperatura desciende por debajo de 18-17 °C y no se registran en los meses más cálidos (Medina-Elizalde et al., 2018; Ramírez Castillo, 2020; Medina-Elizalde, 2021). Esta especie proliferó a temperaturas tan bajas como 13 a 14 °C (Ramírez Castillo, 2020). Por lo tanto, *G. catenatum* de esta región se puede caracterizar como un ecotipo

frío ya que presenta preferencias de temperatura similares a las reportadas en Tasmania (Hallegraeff et al., 1995; Blackburn et al., 1989).

La proliferación de esta especie probablemente no depende de un aporte pulsado de nutrientes asociado con surgencias. En este trabajo no se determinaron las concentraciones de nutrientes, pero como se mencionó en el apartado anterior, se ha documentado que las concentraciones de nutrientes son altas en el nGC (Tabla 16, Anexo), producto de la fuerte mezcla por corrientes de marea y vientos, resuspensión de sedimentos, y remineralización en los humedales del Delta del Río Colorado que mantienen una alta concentración constante de macronutrientes en esta región (Millán-Núñez et al., 1999; Orozco et al., 2015; Ramírez-León et al., 2015).

Otra observación clave de que los FAN no dependen de las entradas pulsadas de nutrientes, es que la alta acumulación de biomasa de fitoplancton se inició en la costa este y se dispersa hacia el oeste y el norte cubriendo casi toda la región, aproximadamente un mes después de su inicio. Este patrón de evolución parece consistente todos los años ya que al momento de implementación de las prohibiciones sanitarias (cierre de áreas de extracción de bivalvos) sigue el mismo patrón (Medina-Elizalde, 2021). Por lo general, las áreas de extracción de *P. globosa* al sur de San Felipe son las primeras en cerrarse durante el invierno (Medina-Elizalde, 2021) y no existen fuentes puntuales de materia orgánica y nutrientes terrígenos (no hay descargas de ríos) en esta área. La surgencia ocurre del lado continental del golfo de California cuando los vientos tienen dirección hacia el sur (Brusca et al., 2017).

Por lo tanto, se plantea que la resuspensión de quistes, particularmente en la costa oeste, debe ser otro proceso crítico para el desarrollo de los FAN en el nGC. Suponiendo que la deposición de semilleros en 2015 fue similar a la de febrero de 2017, la localización de semilleros en julio de 2016 representa el resultado de procesos hidrodinámicos a largo plazo que mantienen los quistes en el nGC durante un período de al menos dos años. Los quistes parecen ser transportados hacia el este después de la deposición y acumulados en un área extensa al norte de San Felipe que probablemente sea el semillero responsable del inicio de los FAN en la región.

La distribución de quistes en el nGC parece ser una combinación de advección vertical y horizontal que también afecta el transporte de sedimentos. El efecto de las fuertes corrientes de marea semidiurnas provoca una resuspensión que está presente continuamente en la región, las velocidades medias mensuales y su diferencia entre la superficie y cerca del fondo probablemente sean responsables de la redistribución del quiste. La localización de los semilleros durante febrero de 2017 refleja los procesos a

corto plazo entre la deposición y la redistribución del quiste en los sedimentos. La deposición de quistes se relacionó con la evolución del FAN después de su inicio en la costa oeste del área de acumulación y las condiciones de corriente leve provocan la deposición de los quistes producidos durante el FAN. Esto fue confirmado por el análisis de advección de partículas, donde la circulación predominante asociada al giro anticiclónico parece dispersar las células vegetativas desde el oeste hacia la costa este del nGC, coincidiendo con áreas con predominio de arenas finas. Los quistes presentes frente a San Felipe (costa oeste) se originaron cerca del centro del aGC y el semillero detectado en Bahía Adair es probablemente el resultado del transporte de células y la deposición de quistes relacionada con la convergencia de corrientes superficiales presentes durante el invierno en la zona. Después de la deposición, la circulación y los procesos de marea podrían reducir la concentración de quistes en las áreas de deposición originales y podrían reubicarse en otras zonas.

Un origen autóctono de los FAN parece ser el escenario que prevalece al nGC. Se demostró que el nGC es un área de retención de quistes (y sedimentos) que permiten la formación de semilleros que podrían ser importantes para el desarrollo de FAN de *G. catenatum*. Particularmente, el aGC es un área de alta retención de partículas y baja recepción de partículas de otras áreas (Marinone, 2012) y se ha calculado que las partículas pueden viajar unos 400 km antes de abandonar el área después de 30 días (Marinone et al., 2011).

El origen autóctono de los FAN se comparte con Tasmania (Hallegraeff et al., 2012) y Bahía Concepción, Baja California Sur (Morquecho y Lechuga-Devéze, 2003; 2004). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, la concentración de quistes no se puede relacionar con la magnitud de los FAN de *G. catenatum*, incluso en estas condiciones. Por el contrario, se ha reconocido que la concentración de quistes de *A. catenella* en los semilleros parece determinar la intensidad de las proliferaciones en el Golfo de Maine (Anderson et al., 2014). La distribución de quistes, el transporte de sedimentos y la dinámica de proliferación de *A. catenella* se han estudiado ampliamente y se reconoce que la resuspensión es la principal causa de la redistribución de quistes en el Golfo de Maine. Aproximadamente 1 mm de sedimento se resuspende y podría ser transportado lateralmente, modificando la distribución espacial de los quistes, manteniendo mejor acceso a la luz, lo que favorece su germinación y el crecimiento vegetativo (Anderson et al., 2014; Butman et al., 2014; Aretxabaleta et al., 2014). Esto debe ocurrir cerca de la costa donde se intensifican las mareas semidiurnas y las corrientes costeras (Butman et al., 2014). El mismo proceso puede estar presente en el nGC donde los quistes suspendidos forman conglomerados biogénicos en la columna de agua junto con partículas terrígenas del mismo rango de tamaño que se transportan a áreas relativamente poco profundas. Allí, los quistes permanecen hasta que son resuspendidos por cambios en

la dirección e intensidad de las corrientes. Esto ocurre durante la transición de las corrientes durante otoño-invierno (Montes et al., 2016).

Sin embargo, deben tenerse en cuenta las diferencias fisiológicas al comparar el proceso de desarrollo de FAN entre *G. catenatum* y *A. catenella*. La tasa de producción de quistes de reposo de *G. catenatum* está entre el 10-40% del total de células vegetativas, y los quistes tienen un período de latencia de 1-2 semanas (Blackburn et al., 1989). En contraste, la generación de quistes para *A. catenella* podría llegar al 100% de las células vegetativas y presentan un período de latencia de 1 a 6 meses (Figueroa et al., 2005). Por lo tanto, las concentraciones de quistes de *A. catenella* en el sedimento son mucho más altas que las reportadas para *G. catenatum*. Los FAN de *A. catenella* probablemente dependen de un gran inóculo de células vegetativas asociadas con la germinación del quiste, mientras que la proliferación de *G. catenatum* probablemente dependa más del crecimiento vegetativo después de la germinación del quiste.

El papel de los semilleros en los FAN de *G. catenatum* y su importancia en el desarrollo y evolución de las proliferaciones todavía es un campo de investigación abierto. La mayoría de los estudios informan concentraciones de puntos de muestreo limitados. Este es el único trabajo que describe la presencia de extensas áreas definidas de alta acumulación de quistes de esta especie. Tener la oportunidad de comparar la concentración y distribución espacial de los quistes entre un año sin FAN y un año con FAN nos permitió investigar la naturaleza, dinámica de los semilleros y el comportamiento de los quistes como partículas sedimentarias en el nGC. La redistribución y retención de estas partículas en la zona debe ser crucial para la formación de FAN en el nGC.

### **4.3 Identificación molecular de quistes y células vegetativas de *Gymnodinium catenatum* en el norte del golfo de California**

La identificación molecular de *G. catenatum* en México ya se había realizado previamente con cepas de la bahía de Mazatlán (Sinaloa) y Bahía Concepción (Baja California Sur) (Band-Schmidt et al., 2008; Herrera-Sepúlveda et al., 2013) utilizando la región del rDNA ITS1-5.8S-ITS2-LSU. Las secuencias de los dominios D1–D2 del LSU-rDNA del nGC no presentaron diferencias con las secuencias depositadas en el GenBank. Un resultado similar también se reportó en estrecho de Taiwán, mar de China Oriental (Liu et al., 2020). La mutación Citosina/Timina previamente reportada en cepas europeas en el 5.8S (Silva et al., 2015) y que presenta la variante Timina en cepas de Australia (Bolch y de Salas, 2007; Hallegraef et al., 2012), también

fue detectada en los aislados del nGC, presentando la variante Citosina. Sin embargo, esta variación no representa información suficiente para evaluar la diferencia entre poblaciones, mucho menos detectar diferencias en las poblaciones globales de *G. catenatum* de zonas templadas o tropicales, sin embargo, sí concuerda con la teoría de una reciente dispersión global de la especie (Hallegraeff et al., 2012).

El dominio *sxtA4* secuenciado previamente en cepas de Mazatlán (Sinaloa), Manzanillo (Colima), y Lázaro Cárdenas (Michoacán) (Mendoza-Flores et al., 2018), así como en cepas de Australia (Stüken et al., 2013), mostraban un mayor número de cambios en el dominio *sxtA4* en comparación con el dominio *sxtA1* analizado en esas cepas (Mendoza-Flores et al., 2018). Al comparar estos resultados con las secuencias del nGC, se pudo confirmar esto último, ya que existe una mayor diferencia entre las secuencias V8SX y V6SX del nGC, presentando 23 cambios, en comparación con la secuencia de Australia (JF343266) con apenas 9 cambios, o con la secuencia de Manzanillo, Colima (KY575969), donde no se presentó ningún cambio. Así mismo, la secuencia V6SX del nGC se encuentra más cercana a la secuencia de Mazatlán, (8 cambios y 98.6 % de identidad) y difiere en mayor grado con la propia secuencia V8SX del nGC. Estos cambios se encuentran presentes en los mismos sitios de los taxa *Alexandrium* y *P. bahamense* var. *compressum* analizados aquí. Estas diferencias presentes en las secuencias se habían reportado para el género *Alexandrium* spp., donde incluso se encontraron en clones de la misma cepa, y pueden ser producto de la presencia de múltiples copias del mismo gen (Stüken et al., 2011; Wiese et al., 2014; Murray et al., 2015). Así mismo, las diferencias en el dominio *sxtA4* en las secuencias mexicanas de *G. catenatum*, son atribuidas a las múltiples copias en el genoma y, por lo tanto, los cambios no pueden ser atribuidos a su origen geográfico (Mendoza-Flores et al., 2018).

Debido a esto último, y pese a que las mutaciones en el dominio *sxtA4* coinciden en los sitios de aparición (Fig. 19) en la mayoría de las secuencias comparadas, estos cambios no podrían considerarse para delimitar geográficamente las secuencias de *G. catenatum*. Lo que sí representa un hallazgo y fue confirmado cuando se realizó un análisis incluyendo el resto de los dinoflagelados relacionados con la generación de PSTs, es que estos cambios son compartidos por diferentes géneros de dinoflagelados y es posible detectar la presencia de mutaciones de uno, dos e incluso tres nucleótidos (Fig. 20 y 21). Estos cambios podrían repercutir directamente en la traducción de los tripletes, y se ha informado de la presencia de múltiples copias genómicas de *sxtA4* con diferencias suficientes capaces de proveer plasticidad en las cepas, y que dan pie a la adaptación y diversidad fenotípica de los perfiles de saxitoxina (Murray et al., 2015).

Recientemente se ha obtenido evidencia de la existencia de varias isoformas del gen *sxtA4* y de cómo el número de copias es determinante para la generación de cepas tóxicas de *Alexandrium pacificum* y *A. minutum*, así como, los mecanismos transcripcionales intervienen en la variabilidad de producción de toxicidad en *A. minutum* (Geffroy et al., 2021). Sin embargo, no ha sido posible la identificación funcional completa del grupo de genes que intervienen en la biosíntesis de saxitoxina en dinoflagelados, de igual manera no se ha sido posible explicar la presencia del dominio *sxtA4* en cepas no tóxicas, por lo que es imprescindible un trabajo sistemático y de mayor cobertura de secuenciación para indagar en este tipo de temas (Akbar et al., 2020). Resulta indispensable la secuenciación del gen *sxtA* completo para realizar análisis más rigurosos y específicos para *G. catenatum*, puesto que las secuencias de referencia actualmente disponibles corresponden al género *Alexandrium* spp. Por lo que los resultados presentados aquí, representan una aproximación a la evaluación del gen *sxtA4* en *G. catenatum*.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

La diversidad en el ensamblaje de quistes de dinoflagelados refleja una alta productividad en el área con 47 especies y un IDM = 5.14. Por el contrario, las concentraciones de quistes oscilaron entre 3481 quistes/g en julio de 2016 y 4223 quistes/g en febrero de 2017. La parte alta del Golfo de California es menos profunda que otras áreas dentro del Golfo de California y refleja los factores sedimentarios dinámicos locales como la principal causa de la baja concentración de quistes en nuestras muestras.

Los taxones de quistes autótrofos (~ 59%) son más abundantes que los heterótrofos (~ 41%) en ambos ensamblajes de muestras, debido a que las condiciones como la temperatura y la salinidad benefician a los taxones autótrofos. El predominio de *G. catenatum* y *S. ramosus* probablemente esté relacionado con la temperatura superficial del mar y salinidades en el área. Al parecer la demarcada estacionalidad climática en el aGC beneficia diferentes especies en distintas épocas del año. La temperatura invernal (14.5 - 19 °C) promueve la proliferación de *G. catenatum*, mientras que las condiciones de verano benefician a *S. ramosus*. Hay diez especies de quistes potencialmente generadoras de toxinas, incluidos en los taxones más abundantes.

La concentración de copépodos es más alta que la de los quistes dinoflagelados totales en ambos conjuntos de muestras, lo que refleja la gran cantidad de huevos producidos por los copépodos calanoides y la alta concentración de biomasa fototrófica que proporciona alimento para los copépodos. La ligera disminución de los huevos de copépodos en febrero de 2017 probablemente se deba al incremento de las PST originadas por *G. catenatum*.

La representación de *G. catenatum* parece inusualmente alta (27%) con respecto a su proporción en los ensamblajes de quistes al nGC. Un origen autóctono de los FAN parece ser el escenario que prevalece en las costas en el nGC. Se demostró que el nGC es un área de retención de quistes (y sedimentos) que permiten la formación de semilleros que podrían ser importantes para el desarrollo de FAN de *G. catenatum*.

El proceso de resuspensión de quistes es crítico para el desarrollo de los FAN en el nGC. Ya que la localización de semilleros en julio de 2016 representa el resultado de procesos hidrodinámicos a largo plazo que mantienen los quistes en el nGC. Los quistes junto a sedimentos aparentemente son transportados hacia el este después de la deposición, y acumulados en un área extensa al norte de San Felipe que probablemente sea el semillero responsable del inicio de los FAN en la región.

Fueron localizados semilleros que reflejan los procesos a corto plazo entre la deposición y la redistribución del quiste en los sedimentos. La deposición de quistes se relacionó con la evolución del FAN después de su inicio en la costa oeste del área de acumulación y las condiciones de corriente leve provocan la deposición de los quistes producidos durante el FAN de 2017.

Las secuencias de la región del rDNA ITS1-5.8S-ITS2-LSU del nGC no presentaron diferencias con las secuencias reportadas en el GenBank. Únicamente la mutación Citosina/Timina del 5.8S fue detectada en los aislados del nGC, presentando la variante Citosina. Sin embargo, esta única variación no representa información suficiente para evaluar diferencias entre poblaciones, o revelar diferencias en las poblaciones globales de *G. catenatum* de zonas templadas o tropicales. Sin embargo, sí concuerda con la teoría de una reciente dispersión global de la especie.

Las mutaciones en el dominio *sxtA4* coinciden en los sitios de aparición en la mayoría de las secuencias comparadas, estos cambios no podrían considerarse para delimitar geográficamente las secuencias de *G. catenatum*. Pero estos cambios son compartidos por diferentes géneros de dinoflagelados productores de PSTs y es posible detectar la presencia de mutaciones de uno, dos e incluso tres nucleótidos.

## Literatura citada

---

- Adachi, M., Sako, Y., & Ishida, Y. (1997). Analysis of *Gymnodinium catenatum* Dinophyceae using sequences of the 5.8 S rDNA-ITS regions and random amplified polymorphic DNA. *Fisheries science*, 63(5), 701-707.
- Akbar, M. A., Mohd Yusof, N. Y., Tahir, N. I., Ahmad, A., Usup, G., Sahrani, F. K., & Bunawan, H. (2020). Biosynthesis of saxitoxin in marine dinoflagellates: An omics perspective. *Marine drugs*, 18(2), 103. <https://doi.org/10.3390/md18020103>
- Akbar, M., Ahmad, A., Usup, G., and Bunawan, H. (2018). RNA-Seq as an emerging tool for marine dinoflagellate transcriptome analysis: process and challenges. *Processes*, 6(1), 5. <https://doi.org/10.3390/pr6010005>
- Álvarez-Borrego, S., and Lara-Lara, J.R., (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin, J.P., Simoneit, B. (Eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 47. Tulsa, Oklahoma, pp. 555–567.
- Álvarez-Borrego, S., Rivera, J.A., Gaxiola-Castro, G., Acosta-Ruíz, M.J., Schwartzlose, R.A., (1978). Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 5(2), 53–71.
- Álvarez-Borrego, S.; Flores-Baéz, B.P., and Galindo-Bect, L.A., (1975). Hidrología del Alto Golfo de California II. Condiciones durante invierno, primavera y verano. *Ciencias Marinas*, 2(1), 21–36. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v2i1.275>
- Amorim, A. & Dale, B. 1998. Distribution of cysts from toxic or potentially toxic dinoflagellates along the Portuguese coast. In Reguera, B., Blanco, J., Fernandez, M. & T. Wyatt, eds. 1997. *Harmful Algae, Proceedings of the VIII International Conference on Harmful Algae* (June 1997, Vigo, Spain), pp. 64-65. Xunta de Galicia and IOC of UNESCO.
- Amorim, A., Dale, B., Godinho, R., & Brotas, V. (2001). *Gymnodinium catenatum*-like cysts (Dinophyceae) in recent sediments from the coast of Portugal. *Phycologia*, 40(6), 572-582. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-6-572.1>
- Anderson, D. M., & Wall, D. (1978). Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *Journal of phycology*, 14(2), 224-234.
- Anderson, D. M., Alpermann, T. J., Cembella, A. D., Collos, Y., Masseret, E., & Montresor, M. (2012). The globally distributed genus *Alexandrium*: multifaceted roles in marine ecosystems and impacts on human health. *Harmful algae*, 14, 10-35. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.012>
- Anderson, D. M., Jacobson, D. M., Bravo, I., & Wrenn, J. H. (1988). The unique, microreticulate cyst of the naked dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Journal of Phycology*, 24(2), 255-262. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1988.tb04241.x>
- Anderson, D. M., Keafer, B. A., Kleindinst, J. L., McGillicuddy, D. J., Jr, Martin, J. L., Norton, K., Pilskaln, C. H., Smith, J. L., Sherwood, C. R., & Butman, B. (2014). *Alexandrium fundyense* cysts in the Gulf of Maine: long-term time series of abundance and distribution, and linkages to past and future

blooms. *Deep-sea research. Part II, Topical studies in oceanography*, 103, 6–26. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.10.002>

- Anderson, D. M., Stock, C. A., Keafer, B. A., Nelson, A. B., Thompson, B., McGillicuddy Jr, D. J., Keller, M., Matrai, P. A. & Martin, J. (2005). *Alexandrium fundyense* cyst dynamics in the Gulf of Maine. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(19-21), 2522-2542. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.06.014>
- Anderson, D.M., (1984). Shellfish toxicity and dormant cysts in toxic dinoflagellate blooms. In: Ragelis, E.P. (Ed.), *Seafood Toxins*, vol. 262. ACS Publications, pp. 125–138.
- Anderson, D.M., (1989). Cysts as factors in *Pyrodinium bahamense* ecology. In: Hallegraeff, G.M., Maclean, J.L. (Eds.), *Biology, Epidemiology and Management of Pyrodinium Red Tides*. ICLARM Conference Proceedings 21. Fisheries Department, Ministry of Development, Brunei Darussalam, and International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, pp. 81–88.
- Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Aretxabaleta, A. L., Butman, B., Signell, R. P., Dalyander, P. S., Sherwood, C. R., Sheremet, V. A., & McGillicuddy Jr, D. J. (2014). Near-bottom circulation and dispersion of sediment containing *Alexandrium fundyense* cysts in the Gulf of Maine during 2010–2011. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 103, 96-111. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.11.003>
- Argote, M.L.; Amador, A.; Lavín, M.F., & Hunter, J.R. (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978–2012), 100(C8), 16103–16118. <http://dx.doi.org/10.1029/95JC01500>
- Atkinson, A. (1998). Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 15(1-4), 289-311. [http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963\(97\)00081-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0924-7963(97)00081-X)
- Balkis, N., Balci, M., Giannakourou, A., Venetsanopoulou, A., & Mudie, P. (2016). Dinoflagellate resting cysts in recent marine sediments from the Gulf of Gemlik (Marmara Sea, Turkey) and seasonal harmful algal blooms. *Phycologia*, 55(2), 187–209. <http://dx.doi:10.2216/15-93.1>
- Band-Schmidt, C. J., Bustillos-Guzmán, J. J., López-Cortés, D. J., Gárate-Lizárraga, I., Núñez-Vázquez, E. J., & Hernández-Sandoval, F. E. (2010). Ecological and physiological studies of *Gymnodinium catenatum* in the Mexican Pacific: A review. *Marine drugs*, 8(6), 1935-1961. <https://doi.org/10.3390/md8061935>
- Band-Schmidt, C. J., Bustillos-Guzmán, J., Gárate-Lizárraga, I., Lechuga-Devéze, C. H., Reinhardt, K., & Luckas, B. (2005). Paralytic shellfish toxin profile in strains of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham and the scallop *Argopecten ventricosus* GB Sowerby II from Bahía Concepción, Gulf of California, Mexico. *Harmful Algae*, 4(1), 21-31. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2003.10.004>
- Band-Schmidt, C. J., Durán-Riveroll, L. M., Bustillos-Guzmán, J. J., Leyva-Valencia, I., López-Cortés, D. J., Núñez-Vázquez, E. J., Hernández-Sandoval F. E. & Ramírez-Rodríguez, D. V. (2019). Paralytic toxin producing dinoflagellates in Latin America: Ecology and Physiology (a review). *Frontiers in Marine Science*, 6, 42. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00042>

- Band-Schmidt, C. J., Morquecho, L., Lechuga-Devéze, C. H., and Anderson, D. M. (2004). Effects of growth medium, temperature, salinity and seawater source on the growth of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) from Bahía Concepción, Gulf of California, Mexico. *Journal of Plankton Research*, 26(12), 1459-1470. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh133>
- Band-Schmidt, C. J., Rojas-Posadas, D. I., Morquecho, L., and Hernández-Saavedra, N. Y. (2008). Heterogeneity of LSU rDNA sequences and morphology of *Gymnodinium catenatum* dinoflagellate strains in Bahía Concepción, Gulf of California, Mexico. *Journal of plankton research*, 30(7), 755-763. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn035>
- Barreiro, A., Guisande, C., Frangópulos, M., González-Fernández, A., Muñoz, S., Pérez, D., Magadán, S., Meneiro, I., Riveiro, I., & Iglesias, P. (2006). Feeding strategies of the copepod *Acartia clausi* on single and mixed diets of toxic and non-toxic strains of the dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *Marine Ecology Progress Series*, 316, 115-125. <http://dx.doi.org/10.3354/meps316115>
- Beier, E., & Ripa, P. (1999). Seasonal gyres in the northern Gulf of California. *Journal of physical oceanography*, 29(2), 305-311. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1999\)029<0305:SGITNG>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1999)029<0305:SGITNG>2.0.CO;2)
- Benninghoff, W. S. (1962). Calculations of pollen and spore density in sediments by addition of exotic pollen in known quantities. *Pollen Spores*, 4, 332.
- Blackburn, S. I., Hallegraeff, G. M., & Bolch, C. J. (1989). Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania, Australia 1. *Journal of Phycology*, 25(3), 577-590. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1989.tb00264.x>
- Blanco, Juan (1995). The distribution of dinoflagellate cysts along the Galician (NW Spain) coast. *Journal of Plankton Research*, 17(2), 283–302. doi:10.1093/plankt/17.2.283
- Blasco, D. (1977). Red tide in the upwelling region of Baja California. *Limnology and Oceanography*, 22(2), 255-263. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.2.0255>
- Blott, S. & Pye, K. (2001). Gradistat: a grain size distribution and statistic package for the analysis of unconsolidate sediments. *Earth Surface Processes and Landforms*. (26) 1237-1248 pp.
- Bolch, C. J. (2001). PCR protocols for genetic identification of dinoflagellates directly from single cysts and plankton cells. *Phycologia*, 40(2), 162-167. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-2-162.1>
- Bolch, C. J., & de Salas, M. F. (2007). A review of the molecular evidence for ballast water introduction of the toxic dinoflagellates *Gymnodinium catenatum* and the *Alexandrium* “tamarensis complex” to Australasia. *Harmful Algae*, 6(4), 465-485.
- Bolch, C. J., & Hallegraeff, G. M. (1990). Dinoflagellate Cysts in Recent Marine Sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina*. 33, 173-192. <https://doi.org/10.1515/botm.1990.33.2.173>
- Bolch, C. J., Blackburn, S. I., Hallegraeff, G. M., & Vaillancourt, R. E. (1999). Genetic variation among strains of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 35(2), 356-367.
- Bolch, C. J., Negri, A. P., & Hallegraeff, G. M. (1999). *Gymnodinium microreticulatum* sp. nov. (Dinophyceae): a naked, microreticulate cyst-producing dinoflagellate, distinct from *Gymnodinium*

- catenatum* and *Gymnodinium nolleri*. *Phycologia*, 38(4), 301-313. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-4-301.1>
- Bolch, C.J.S. and de Salas, M.F. (2007). A review of the molecular evidence for ballast water introduction of the toxic dinoflagellates *Gymnodinium catenatum* and the *Alexandrium tamarensis* complex to Australasia. *Harmful Algae*, 6, 465–485. doi: [10.1016/j.hal.2006.12.008](https://doi.org/10.1016/j.hal.2006.12.008).
- Bradford, M. R. (1975). New dinoflagellate cyst genera from the recent sediments of the Persian Gulf. *Canadian Journal of Botany*, 53(24), 3064-3074. <http://dx.doi.org/10.1139/b75-335>
- Bravo, I., & Figueroa, R. I. (2014). Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions. *Microorganisms*, 2(1), 11-32. <http://dx.doi.org/10.3390/microorganisms2010011>
- Bray, N. A. & Robles, J. M. (1991). Physical Oceanography of the Gulf of California: Chapter 25: Part V. Physical Oceanography, Primary Productivity, Sedimentology. In *The Gulf and Peninsular Province of the Californias, Memoir of the American association of Petroleum Geologists*, 47, 511-553.
- Brusca, R. C., Álvarez-Borrego, S., Hastings, P. A., & Findley, L. T. (2017). Colorado River flow and biological productivity in the Northern Gulf of California, México. *Earth-Science Reviews*, 164, 1-30. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.10.012>
- Butman, B., Aretxabaleta, A. L., Dickhudt, P. J., Dalyander, P. S., Sherwood, C. R., Anderson, D. M., Keafer, B. A., & Signell, R. P. (2014). Investigating the importance of sediment resuspension in *Alexandrium fundyense* cyst population dynamics in the Gulf of Maine. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 103, 79-95. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.10.011>
- Calbet, A., Broglio, E., Saiz, E., & Alcaraz, M. (2002). Low grazing impact of mesozooplankton on the microbial communities of the Alboran Sea: a possible case of inhibitory effects by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Aquatic Microbial Ecology*, 26(3), 235-246. doi:10.3354/ame026235
- Carriguiry, J. D., Sánchez, A., & Camacho-Ibar, V. F. (2001). Sedimentation in the northern Gulf of California after cessation of the Colorado River discharge. *Sedimentary Geology*, 144(1-2), 37-62. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(01\)00134-8](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(01)00134-8)
- Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Cochran, W.G., (1963). *Sampling Techniques*, 2nd Ed. New York: John Wiley and Sons, Inc. 413 pg.
- COFEPRIS. (2015). Comisión Federal para la Protección contra Riesgos Sanitarios. Presencia de marea roja en México durante 2015. Secretaría de Salud. Available <http://www.cofepris.gob.mx/> [accessed January 29, 2021].
- Colin, S. P., & Dam, H. G. (2002). Testing for toxic effects of prey on zooplankton using sole versus mixed diets. *Limnology and oceanography*, 47(5), 1430-1437. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2002.47.5.1430>
- Conover, R. J., Bedo, A. W., Herman, A. W., Head, E. J. H., Harris, L. R., & Horne, E. P. W. (1988). Never trust a copepod-some observations on their behavior in the Canadian Arctic. *Bulletin of marine science*, 43(3), 650-662.

- Cruz-Rico, J., & Rivas, D. (2018). Physical and biogeochemical variability in Todos Santos Bay, northwestern Baja California, derived from a numerical NPZD model. *Journal of Marine Systems*, 183, 63-75. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2018.04.001>.
- Cusick, K. D., & Sayler, G. S. (2013). An overview on the marine neurotoxin, saxitoxin: genetics, molecular targets, methods of detection and ecological functions. *Marine drugs*, 11(4), 991-1018. <https://doi.org/10.3390/md11040991>
- Dale, B. (1983). Dinoflagellate resting cysts: benthic plankton. In: Fryxell, G.A. (Ed.), *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 69–136.
- Dale, B., (1996). Dinoflagellate cyst ecology: modelling and geological applications. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), *Palynology: Principles and Applications*, vol. 3. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Salt Lake City, pp. 1249-1257.
- Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J., & Moestrup, Ø. (2000). Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, 39(4), 302-317. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-39-4-302.1>
- Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J., & Moestrup, Ø. (2000). Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, 39(4), 302-317.
- de Vernal, A., Radi, T., Zaragosi, S., Van Nieuwenhove, N., Rochon, A., Allan, E., De Schepper, S., Eynaud, F., Head, J. M., Limoges, A., Londeix, L., Marret, F., Matthiessen, J., Penaud, A., Pospelova, V., Price, A. & Richerol, T. (2020). Distribution of common modern dinoflagellate cyst taxa in surface sediments of the Northern Hemisphere in relation to environmental parameters: The new n= 1968 database. *Marine Micropaleontology*, 159, 101796. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2019.101796>
- Douglas, R., Gonzalez-Yajimovich, O., Ledesma-Vazquez, J., Staines-Urias, F., (2007). Climate forcing, primary production and the distribution of Holocene biogenic sediments in the Gulf of California. *Quaternary Science Reviews*. 26, 115–129. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.05.003>
- Duque-Herrera, A. F., Helenes, J., Flores-Trujillo, J. G., Ruiz-Fernández, A. C., & Sánchez-Cabeza, J. A. (2020). Dinoflagellate cysts and ENSO-PDO climate forcing in the southern Gulf of California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560, 110055. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2020.110055>
- Ellegaard, M. (2000). Variations in dinoflagellate cyst morphology under conditions of changing salinity during the last 2000 years in the Limfjord, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 109(1), 65-81. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(99\)00045-7](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(99)00045-7)
- Erdner, D. L., Percy, L., Keafer, B., Lewis, J., & Anderson, D. M. (2010). A quantitative real-time PCR assay for the identification and enumeration of *Alexandrium* cysts in marine sediments. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(3-4), 279-287. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.09.006>
- Espinosa-Carreón, T. L., & Valdez-Holguín, E. (2007). Variabilidad interanual de clorofila en el Golfo de California. *Ecología aplicada*, 6(1-2), 83-92.

- Evitt, W. R. (1985). Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. Amer Assn of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, p. i-xv + 1-333.
- Fairall, C.W., Bradley, E.F., Rogers, D.P Edson, J.B., Young, G.S. (1996). Bulk parameterization of air-sea fluxes for tropical ocean global atmosphere Coupled-Ocean Atmosphere Response Experiment. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 101(C2), 3747-3764. <https://doi.org/10.1029/95JC03205>.
- Fensome, R. A., MacRae, R. A., Moldowan, J. M., Taylor, F. J. R., & Williams, G. L. (1996). The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology*, 329-338. <http://dx.doi.org/10.1017/S0094837300016316>
- Fensome, R. A., Williams, G. L., MacRae, R. A., (2019). The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates, 2019 edition. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series* no. 50, 2019, 1173 pg. <http://dinoflaj.smu.ca/dinoflaj4>.
- Figueroa, R. I., Bravo, I., & Garcés, E. (2005). Effects of nutritional factors and different parental crosses on the encystment and excystment of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in culture. *Phycologia*, 44(6), 658-670. [10.2216/0031-8884\(2005\)44\[658:EONFAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2216/0031-8884(2005)44[658:EONFAD]2.0.CO;2)
- Figueroa, R. I., Bravo, I., Ramilo, I., Pazos, Y., & Moroño, A. (2008). New life-cycle stages of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae): laboratory and field observations. *Aquatic Microbial Ecology*, 52(1), 13-23. <https://doi.org/10.3354/ame01206>
- Figueroa, R.I. & Bravo, I. (2005). Sexual reproduction and two different encystment strategies of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) in culture. *Journal of Phycology*, 41: 370–379. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04150.x>
- Flores Trujillo, J. G. (2009). Registro palinológico en sedimentos laminados de la parte sur del Golfo de California y su relación con cambios paleoceanográficos y paleoclimáticos. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 105 pp. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/1495>
- Flores-Trujillo, J. G., Helenes, J., Herguera, J. C., & Orellana-Cepeda, E. (2009). Palynological record (1483–1994) of *Gymnodinium catenatum* in Pescadero Basin, southern Gulf of California, Mexico. *Marine Micropaleontology*, 73(1-2), 80-89. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2009.06.009>
- Gamito, S. (2010). Caution is needed when applying Margalef diversity index. *Ecological Indicators*, 10(2), 550-551. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.07.006>
- Gárate-Lizárraga, I., Band-Schmidt, C. J., López-Cortés, D. J., Bustillos-Guzmán, J. J., & Erler, K. (2007). Bloom of *Pseudo-nitzschia fraudulenta* in Bahía de La Paz, Gulf of California (june-july 2006). *Harmful Algae News*, 33, 6-7.
- Geffroy, S., Lechat, M. M., Le Gac, M., Rovillon, G. A., Marie, D., Bigeard, E., ... & Caruana, A. (2021). From the sxtA4 Gene to Saxitoxin Production: What Controls the Variability Among *Alexandrium minutum* and *Alexandrium pacificum* Strains?. *Frontiers in microbiology*, 12, 341. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.613199>

- Giraldo, A., Escribano, R., Marín, V., & Hidalgo, P. (2009). Coastal upwelling circulation and its influence on the population dynamics of *Calanus chilensis* (Brodski, 1959) off northern Chile (23°S). *Marine Biology Research*, 5(3), 244-256. <https://doi.org/10.1080/17451000802425635>
- Gómez, F. (2012a). A checklist and classification of living dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). *CICIMAR Oceanides*, 27(1), 65-140. <http://dx.doi.org/10.37543/oceanides.v27i1.111>
- Gómez, F., (2012b). A quantitative review of the lifestyle, habitat and trophic diversity of dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). *Systematics and Biodiversity* 10, 267–275. <https://doi.org/10.1080/14772000.2012.721021>
- Graham, H. W. (1943). *Gymnodinium catenatum*, a new dinoflagellate from the Gulf of California. *Transactions of the American Microscopical Society*, 62(3), 259-261. <https://doi.org/10.2307/3223028>
- Gu, H., Huo, K., Krock, B., Bilien, G., Pospelova, V., Li, Z., ... & Mertens, K. N. (2021). Cyst-theca relationships of *Spiniferites bentorii*, *S. hyperacanthus*, *S. ramosus*, *S. scabratus* and molecular phylogenetics of *Spiniferites* and *Tectatodinium* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Phycologia*, 60(4), 332-353. <https://doi.org/10.1080/00318884.2021.1930796>
- Guerrini, F., Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Tartaglione, L., Fattorusso, E., Boni, L., & Pistocchi, R. (2007). Influence of temperature, salinity and nutrient limitation on yessotoxin production and release by the dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* in batch-cultures. *Harmful Algae*, 6(5), 707-717. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2007.02.006>
- Gurdebeke, P. R., Mertens, K. N., Takano, Y., Yamaguchi, A., Bogus, K., Dunthorn, M., Matsuoka, K., Vrielinck, H., & Louwye, S. (2018). The affiliation of *Hexasterias problematica* and *Halodinium verrucatum* sp. nov. to ciliate cysts based on molecular phylogeny and cyst wall composition. *European journal of protistology*, 66, 115-135. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2018.09.002>
- Gurdebeke, P.R., Mertens, K.N., Pospelova, V., Van Nieuwenhove, N., y Louwye, S. (2020). *Islandinium pacificum* sp. nov., a new dinoflagellate cyst from the upper Quaternary of the northeast Pacific. *Palynology*, 44(1), 80-93. <https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1549118>
- Hackett, J. D., Wisecaver, J. H., Brosnahan, M. L., Kulis, D. M., Anderson, D. M., Bhattacharya, D., et al. (2013). Evolution of saxitoxin synthesis in cyanobacteria and dinoflagellates. *Molecular biology and evolution*, 30(1), 70-78. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss142>
- Hallegraeff, G. M., Blackburn, S. I., Doblin, M. A., & Bolch, C. J. S. (2012). Global toxicology, ecophysiology and population relationships of the chainforming PST dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Harmful Algae*, 14, 130-143. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.018>
- Hallegraeff, G. M., McCausland, M. A., & Brown, R. K. (1995). Early warning of toxic dinoflagellate blooms of *Gymnodinium catenatum* in southern Tasmanian waters. *Journal of plankton research*, 17(6), 1163-1176. <https://doi.org/10.1093/plankt/17.6.1163>
- Hallegraeff, G.M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32(2), 79-99. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-32-2-79.1>

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9pp. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Harland, R., Nordberg, K., & Filipsson, H. (2004). The seasonal occurrence of dinoflagellate cysts in surface sediments from Koljö Fjord, west coast of Sweden – a note. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 128, 107-117. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(03\)00115-5](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(03)00115-5)
- He, R., and McGillicuddy, D. J. (2008). Historic 2005 toxic bloom of *Alexandrium fundyense* in the west Gulf of Maine: 1. In situ observations of coastal hydrography and circulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113(C7). <https://doi.org/10.1029/2007JC004602>
- Head, M. J., Harland, R., & Matthiessen, J. (2001). Cold marine indicators of the late Quaternary: the new dinoflagellate cyst genus *Islandinium* and related morphotypes. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 16(7), 621-636.
- Head, M.J., (1996). Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), *Palynology: Principles and Applications*. vol. 3. AASP foundation, pp. 1197–1248.
- Heaney, S. I., Chapman, D. V., & Morison, H. R. (1983). The role of the cyst stage in the seasonal growth of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella* within a small productive lake. *British Phycological Journal*, 18(1), 47-59. <https://doi.org/10.1080/00071618300650061>
- Hernández-Trujillo, S. (1999). Key species in the pelagic copepod community structure on the west coast of Baja California, Mexico. CALIFORNIA COOPERATIVE OCEANIC FISHERIES INVESTIGATIONS REPORT, 154-164.
- Herrera-Sepúlveda, A., Hernandez-Saavedra, N. Y., Medlin, L. K., & West, N. (2013). Capillary electrophoresis finger print technique (CE-SSCP): an alternative tool for the monitoring activities of HAB species in Baja California Sur Coastal. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(10), 6863-6871. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1033-7>
- Hill G.T., Mitkowski N.A., Aldrich-Wolfe L., Emele L.R., Jurkonie D.D., Ficke A., Maldonado-Ramírez S., Lynch S.T. y Nelson E.B. (2000). Methods for assessing the composition and diversity of soil microbial communities. *Applied soil ecology*, 15(1), 25-36. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00069-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00069-X)
- Hoppenrath, M., Bachvaroff, T. R., Handy, S. M., Delwiche, C. F., & Leander, B. S. (2009). Molecular phylogeny of ocelloid-bearing dinoflagellates (Warnowiaceae) as inferred from SSU and LSU rDNA sequences. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 116. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-116>
- Horner, R.A., Greengrove, C.L., Davies-Vollum, K.S., Gawel, J.E., Postel, J.R., Cox, A.M. (2011). Spatial distribution of benthic cysts of *Alexandrium catenella* in surface sediments of Puget Sound, Washington, USA. *Harmful Algae* 11, 96–105. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.08.004>
- Hwang, C. H., Kim, K. Y., Lee, Y., & Kim, C. H. (2011). Spatial distribution of dinoflagellate resting cysts in Yellow Sea surface sediments. *Algae*, 26(1), 41-50. <https://doi.org/10.4490/algae.2011.26.1.041>
- Ianora, A., Miralto, A., Buttino, I., Romano, G., & Poulet, S. A. (1999). First evidence of some dinoflagellates reducing male copepod fertilization capacity. *Limnology and oceanography*, 44(1), 147-153. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.1.0147>

- Jeong, H. J., Du Yoo, Y., Park, J. Y., Song, J. Y., Kim, S. T., Lee, S. H., Kim, K. Y., & Yih, W. H. (2005a). Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquatic microbial ecology*, 40(2), 133-150. <http://dx.doi:10.3354/ame040133>
- Jeong, H. J., Park, J. Y., Nho, J. H., Park, M. O., Ha, J. H., Seong, K. A., Jeng, C., Seong, C. N., Lee, K. Y., & Yih, W. H. (2005b). Feeding by red-tide dinoflagellates on the cyanobacterium *Synechococcus*. *Aquatic Microbial Ecology*, 41(2), 131-143. <http://dx.doi:10.3354/ame041131>
- Jiménez-Pérez, L. C., & Lavaniegos, B. E. (2004). Changes in dominance of copepods off Baja California during the 1997-1999 El Niño and La Niña. *Marine Ecology Progress Series*, 277, 147-165. <http://dx.doi.org/10.3354/meps277147>
- Johansson, K. S., Lührig, K., Klaminder, J., and Rengefors, K. (2016). Development of a quantitative PCR method to explore the historical occurrence of a nuisance microalga under expansion. *Harmful Algae*, 56, 67-76. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.04.012>
- Jones, S. E., & Lennon, J. T. (2010). Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(13), 5881-5886. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912765107>
- Kellmann, R., Michali, T. K., & Neilan, B. A. (2008). Identification of a Saxitoxin Biosynthesis Gene with a History of Frequent Horizontal Gene Transfers. *Journal of Molecular Evolution*, 67(5), 526-538. <https://doi.org/10.1007/s00239-008-9169-2>
- Kielt, J. F. (2006). Distribution des assemblages palynologiques et microfaunistiques le long des côtes Ouest mexicaines. Mémoire Maîtrise en Sciences. Université du Québec à Montréal, Canada. Pg. 83.
- Kim, J. H., Kim, J. H., Wang, P., Park, B. S., & Han, M. S. (2016). An improved quantitative real-time PCR assay for the enumeration of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) cysts using a DNA debris removal method and a cyst-based standard curve. *PloS one*, 11(1), e0145712. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145712>
- Kobari, T., & Ikeda, T. (2001). Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on regional variations in body sizes. *Journal of Plankton Research*, 23(3), 287-302. <https://doi.org/10.1093/plankt/23.3.287>
- Kremp, A., Hinners, J., Klais, R., Leppänen, A. P., & Kallio, A. (2018). Patterns of vertical cyst distribution and survival in 100-year-old sediment archives of three spring dinoflagellate species from the Northern Baltic Sea. *European journal of phycology*, 53(2), 135-145. <https://doi.org/10.1080/09670262.2017.1386330>
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., ... & Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23(21), 2947-2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>
- Lavín M.F., and Marinone S.G. (2003) An Overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. In: Velasco Fuentes O.U., Sheinbaum J., Ochoa J. (eds) Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics. Springer, Dordrecht. Springer, Dordrecht. pp. 173-204. [https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11)

- Lavín, M. F., Durazo, R., Palacios, E., Argote, M. L., & Carrillo, L. (1997). Lagrangian observations of the circulation in the northern Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*, 27(10), 2298-2305. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1997\)027<2298:LOOTCI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1997)027<2298:LOOTCI>2.0.CO;2)
- Lavín, M. F., Godínez, V. M., y Alvarez, L. G. (1998). Inverse-estuarine Features of the Upper Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47(6): 769–795. <https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0387>
- Lee, R., Lai, H., Malik, S. B., Saldarriaga, J. F., Keeling, P. J., & Slamovits, C. H. (2014). Analysis of EST data of the marine protist *Oxyrrhis marina*, an emerging model for alveolate biology and evolution. *BMC genomics*, 15(1), 1-17. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-122>
- Lercari, D., Arreguín-Sánchez, F., & Le Quesne, W. (2007). An ecosystem simulation model of the northern Gulf of California. INCOFISH ecosystem models: transiting from Ecopath to Ecospace. *Fisheries Centre Research Reports*, 15(6), 100-113.
- Limoges, A., Kieft, J. F., Radi, T., Ruíz-Fernandez, A. C., & de Vernal, A. (2010). Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments along the southwestern Mexican coast (14.76 N to 24.75 N). *Marine Micropaleontology*, 76(3-4), 104-123. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2010.06.003>
- Limoges, A., Londeix, L., Mertens, K.N., Rochon, A., Pospelova, V., Cuéllar, T., y de Vernal, A. (2018). Identification key for Pliocene and Quaternary *Spiniferites* taxa bearing intergonal processes based on observations from estuarine and coastal environments. *Palynology*, 42, 72-88. <https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1465733>
- Liu, D., Shi, Y., Di, B., Sun, Q., Wang, Y., Dong, Z., & Shao, H. (2012). The impact of different pollution sources on modern dinoflagellate cysts in Sishili Bay, Yellow Sea, China. *Marine Micropaleontology*, 84, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2011.11.001>
- Liu, M., Gu, H., Krock, B., Luo, Z., & Zhang, Y. (2020). Toxic dinoflagellate blooms of *Gymnodinium catenatum* and their cysts in Taiwan Strait and their relationship to global populations. *Harmful Algae*, 97, 101868. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101868>
- López-Cortés, D. J., Hernández-Sandoval, F. E., Band-Schmidt, C. J., Bustillos-Guzmán, J. J., & Núñez-Vázquez, E. J. (2016). Condiciones ambientales asociadas a florecimientos algales nocivos en el Golfo de California. En: García-Mendoza, E., Quijano-Scheggia, S. I., Olivos-Ortiz, A. y Nuñez-Vázquez, E. J. (eds.). Florecimientos Algales Nocivos en México. Ensenada, México. CICESE. 438 p.
- López-Velázquez, L. C., Helenes, J., Flores-Trujillo, J. G., Ruiz-Fernández, A. C., & Sanchez-Cabeza, J. A. (2019). Paleooceanographic and paleoclimatic reconstruction based on marine palynomorphs in the period 1811–1907 CE in the Magdalena Basin, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas*, 45(3), 121-136. <https://doi.org/10.7773/cm.v45i3.3003>
- Lundholm, N., Ribeiro, S., Andersen, T. J., Koch, T., Godhe, A., Ekelund, F., & Ellegaard, M. (2011). Buried alive—germination of up to a century-old marine protist resting stages. *Phycologia*, 50(6), 629-640. <https://doi.org/10.2216/11-16.1>
- MacKenzie, A. L. (2014). The risk to New Zealand shellfish aquaculture from paralytic shellfish poisoning (PSP) toxins. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 48(3), 430-465.

- Maddison, W. P., and Maddison, D.R. 2021. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70 <http://www.mesquiteproject.org>
- Maher, L. J. Jr. (1981). Statistics for microfossil concentration measurements employing samples spiked with marker grains. *Review Palaeobotany and Palynology*, 32(2):153-191. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(81\)90002-6](https://doi.org/10.1016/0034-6667(81)90002-6)
- Margalef, R., (1958). Information theory in ecology. *General Systems* 3, 36–71.
- Marinone, S. G. (2012). Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 100, 133-141.
- Marinone, S. G., Lavín, M. F., & Parés-Sierra, A. (2011). A quantitative characterization of the seasonal Lagrangian circulation of the Gulf of California from a three-dimensional numerical model. *Continental Shelf Research*, 31(14), 1420-1426.
- Martínez-Hernández, E. and Hernández-Campos, H. E. (1991). Distribución de quistes de dinoflagelados y acritarcas en sedimentos Holocénicos del Golfo de California. *Paleontología Mexicana*, (57). <http://www.ojs-igl.unam.mx/index.php/Paleontologia/index>
- Matsuoka, K., & Fukuyo, Y. (1994). Geographical distribution of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham in Japanese coastal waters. *Botanica Marina*, 37 (6), 495–504. <https://doi.org/10.1515/botm.1994.37.6.495>
- Matsuoka, K., Kawami, H., Nagai, S., Iwataki, M., y Takayama, H. (2009). Re-examination of cyst–motile relationships of *Polykrikos kofoidii* Chatton and *Polykrikos schwartzii* Bütschli (Gymnodiniales, Dinophyceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 154(1-4), 79-90. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.013>
- McGillicuddy Jr., D.J., Signell, R.P., Stock, C.A., Keafer, B.A., Keller, M.D., Hetland, R.D., Anderson, D.M., (2003). A mechanism for offshore initiation of harmful algal blooms in the coastal Gulf of Maine. *Journal of Plankton Research* 25 (9), 1131– 1138. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.9.1131>
- McGillicuddy, D. J., Anderson, D. M., Lynch, D. R., & Townsend, D. W. (2005). Mechanisms regulating large-scale seasonal fluctuations in *Alexandrium fundyense* populations in the Gulf of Maine: results from a physical–biological model. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(19), 2698-2714. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.06.021>
- Medina Elizalde, J. (2021). Effects of Paralytic Shellfish Toxins on marine mammals, seabirds and geoduck fisheries in the Northern Gulf of California during 2015-2019. PhD thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación de Ensenada, Baja California, México. pp 83
- Medina-Elizalde, J., García-Mendoza, E., Turner, A. D., Sánchez-Bravo, Y. A., and Murillo-Martínez, R. (2018). Transformation and depuration of paralytic shellfish toxins in the geoduck clam *Panopea globosa* from the northern Gulf of California. *Frontiers in Marine Science*. 5:335. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00335>
- Mee, L. D., Espinosa, M., & Diaz, G. (1986). Paralytic shellfish poisoning with a *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific coast of Mexico. *Marine environmental research*, 19(1), 77-92.

- Mendoza-Flores, A., Leyva-Valencia, I., Band-Schmidt, C. J., Galindo-Sánchez, C. E., & Bustillos-Guzmán, J. J. (2018). Identification of the gene *sxtA* (Domains *sxtA1* and *sxtA4*) in Mexican strains of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) and their evolution. *Frontiers in Marine Science*, *5*, 289. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00289>
- Meng, F. Q., Song, J. T., Zhou, J., & Cai, Z. H. (2019). Transcriptomic profile and sexual reproduction-relevant genes of *Alexandrium minutum* in response to nutritional deficiency. *Frontiers in microbiology*, *10*, 2629. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02629>
- Mercado-Santana, J. A., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Sánchez-Velasco, L., Gracia-Escobar, M. F., Millán-Núñez, R., & Torres-Navarrete, C. (2017). Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental development*, *22*, 18-29. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.01.003>
- Mertens, K. N., Price, A. M., and Pospelova, V. (2012). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments II: Further tests of the *Lycopodium* marker-grain method. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *184*, 74-81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.06.012>
- Mertens, K. N., Takano, Y., Gu, H., Bagheri, S., Pospelova, V., Pieńkowski, A. J., ... & Matsuoka, K. (2017). Cyst-Theca Relationship and Phylogenetic Position of *Impagidinium caspiense* Incubated from Caspian Sea Surface Sediments: Relation to *Gonyaulax baltica* and Evidence for Heterospory within Gonyaulacoid Dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *64*(6), 829-842. <https://doi.org/10.1111/jeu.12417>
- Mertens, K. N., Verhoeven, K., Verleye, T., Louwye, S., Amorim, A., Ribeiro, S., Deaf, A. S., Harding, I.C., De Schepper, S., Gonzáles, C., Kodrans-Nsiah, M., De Vernal, A., Henry, M., Radi, T., Dybkjaer, K., Poulsen, N.E., Feist-Burkhardt, S., Chitolie, J., Heilmann-Clausen, C., Londeix, L., Turon, J-L., Marret, F., Matthiesen, J., McCarthy, F.M.G., Prasad, V., Pospelova, V., Kyffin Hughes, J.E., Riding, J.B., Rochon, A., Sangiorgi, F., Welters, N., Sinclair, N., Thun, C., Soliman, A., Van Nieuwenhove, N., Vink, A., Young, M. (2009). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: The *Lycopodium* marker-grain method put to the test. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *157*(3), 238-252. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.05.004>
- Mertens, K. N., Yamaguchi, A., Takano, Y., Pospelova, V., Head, M. J., Radi, T., Pieńkowski, T. A., de Vernal, A., Kawami, H., Matsuoka, K. (2013). A new heterotrophic dinoflagellate from the North-eastern Pacific, *Protoperidinium fukuyoi*: cyst–theca relationship, phylogeny, distribution and ecology. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *60*(6), 545-563. <https://doi.org/10.1111/jeu.12058>
- Mesinger, F., DiMego, G., Kalnay, E., Mitchell, K., Shafran, P.C., Ebisuzaki, W., Jovic, D., Woollen, J., Rogers, E., Berbery, E.H., Ek, M.B., Fan, Y., Grumbine, R., Higgins, W., Li, H., Lin, Y., Manikin, G., Parrish, D., Shi, W. (2006). North American regional reanalysis. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *87*(3), 343-360. <https://doi.org/10.1175/BAMS-87-3-343>.
- Millán-Núñez, R., Santamaría-del-Ángel, E., Cajal-Medrano, R., & Barocio-León, O. A. (1999). The Colorado River Delta: a high primary productivity ecosystem. *Ciencias Marinas*, *25*(4), 509-524. <https://doi.org/10.7773/cm.v25i4.729>
- Miranda-Reyes, F., Reyes-Coca, S. y García-López, J. (1990). Climatología de la región noroeste de México. Parte I. Precipitación. Rep. Tec. EBA No. 3, CICESE, Ensenada, Baja California, México, 160 pp.

- Montes, J. M., Lavín, M. F., & Parés-Sierra, A. F. (2016). Seasonal heat and salt balance in the Upper Gulf of California. *Journal of Coastal Research*, 32(4), 853-862. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-14-00192.1>
- Morquecho, L., & Lechuga-Devéze, C. H. (2003). Dinoflagellate cysts in recent sediments from Bahía Concepción, Gulf of California. *Botanica Marina*, 46(2), 132-141. <https://doi.org/10.1515/BOT.2003.014>
- Morquecho, L., & Lechuga-Devéze, C. H. (2004). Seasonal occurrence of planktonic dinoflagellates and cyst production in relationship to environmental variables in subtropical Bahía Concepción, Gulf of California. *Botanica Marina*, 47(4), 313-322. <https://doi.org/10.1515/BOT.2004.037>
- Morquecho, L., Alonso-Rodríguez, R., Arreola-Lizárraga, J. A., & Reyes-Salinas, A. (2012). Factors associated with moderate blooms of *Pyrodinium bahamense* in shallow and restricted subtropical lagoons in the Gulf of California. *Botanica Marina*, 55(6), 611-623. <https://doi.org/10.1515/bot-2012-0171>
- Mudie, P.J., & Harland, R., (1996). Chapter 21. Aquatic Quaternary. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), *Palynology: Principles and Applications*, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, TX, 3, pp. 843-877.
- Murray, S. A., Diwan, R., Orr, R. J., Kohli, G. S., & John, U. (2015). Gene duplication, loss and selection in the evolution of saxitoxin biosynthesis in alveolates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 92, 165-180. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.06.017>
- NCBI Resource Coordinators. Database resources of the National Center for Biotechnology Information. (2018). *Nucleic Acids Research*. 46(D1): D8-D13. doi: 10.1093/nar/gkx1095. PMID: 29140470; PMCID: PMC5753372.
- Nehring, S. (1994). Spatial distribution of dinoflagellate resting cysts in recent sediments of Kiel Bight, Germany (Baltic Sea). *Ophelia*, 39(2), 137-158. <http://dx.doi.org/10.1080/00785326.1994.10429540>
- Okonechnikov, K., Golosova, O., Fursov, M., & Ugene Team. (2012). Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*, 28(8), 1166-1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
- Onda, D. F. L., Benico, G., Sulit, A. F., Gaité, P. L., Azanza, R. V., & Lluisma, A. O. (2013). Morphological and molecular characterization of some HAB-forming dinoflagellates from Philippine waters. *Philippine Science Letters*, 6(1), 97-106.
- Ondov, B. D., Bergman, N. H., & Phillippy, A. M. (2011). Interactive metagenomic visualization in a Web browser. *BMC bioinformatics*, 12(1), 385. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-385>
- Ordás, M. C., Fraga, S., Franco, J. M., Ordás, A., & Figueras, A. (2004). Toxin and molecular analysis of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) strains from Galicia (NW Spain) and Andalucía (S Spain). *Journal of Plankton Research*, 26(3), 341-349.
- Orozco-Durán, A., Daesslé, L. W., Camacho-Ibar, V. F., Ortiz-Campos, E., & Barth, J. A. C. (2015). Turnover and release of P-, N-, Si-nutrients in the Mexicali Valley (Mexico): Interactions between the lower Colorado River and adjacent ground-and surface water systems. *Science of the Total Environment*, 512, 185-193. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.01.016>

- Orr, R. J., Stüken, A., Murray, S. A., & Jakobsen, K. S. (2013). Evolution and distribution of saxitoxin biosynthesis in dinoflagellates. *Marine Drugs*, 11(8), 2814-2828. <https://doi.org/10.3390/md11082814>
- Paffenhöfer, G. A. (1971). Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Marine Biology*, 11(3), 286-298. <https://doi.org/10.1007/BF00401275>
- Palacios-Hernández, E., Beier, E., Lavín, M. F., & Ripa, P. (2002). The effect of the seasonal variation of stratification on the circulation of the northern Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*, 32(3), 705-728. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(2002\)032<0705:TEOTSV>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(2002)032<0705:TEOTSV>2.0.CO;2)
- Palomares-García, R. J., Gómez-Gutiérrez, J., & Robinson, C. J. (2013). Winter and summer vertical distribution of epipelagic copepods in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 35(5), 1009-1026. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt052>
- Patil, J. G., Gunasekera, R. M., Deagle, B. E., Bax, N. J., & Blackburn, S. I. (2005). Development and evaluation of a PCR based assay for detection of the toxic dinoflagellate, *Gymnodinium catenatum* (Graham) in ballast water and environmental samples. *Biological Invasions*, 7(6), 983-994. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-3119-8>
- Penna, A., Perini, F., Dell'Aversano, C., Capellacci, S., Tartaglione, L., Giacobbe, M. G., ... & Scardi, M. (2015). The sxt Gene and Paralytic Shellfish Poisoning Toxins as Markers for the Monitoring of Toxic *Alexandrium* Species Blooms. *Environmental science & technology*, 49(24), 14230-14238.
- Peña-Manjarrez, J. L., Gaxiola-Castro, G., Helenes-Escamilla, J., & Orellana-Cepeda, E. (2001). Cysts of *Lingulodinium polyedrum*, red tide producing organism in the Todos Santos Bay (winter-spring, 2000). *Ciencias Marinas*, 27(4), 543-558. <https://doi.org/10.7773/cm.v27i4.501>
- Peña-Manjarrez, J. L.; Flores-Trujillo, J. G.; Helenes-Escamilla, J. (2016). Quistes de dinoflagelados de pared orgánica en las costas de México. En: Garcia-Mendoza, E., Quijano-Scheggia, S. I., Olivos-Ortiz, A. y Nunez-Vazquez, E. J. (eds.). Florecimientos Algales Nocivos en México. Ensenada, México. CICESE. 438 p.
- Pospelova, V., & Kim, S. J. (2010). Dinoflagellate cysts in recent estuarine sediments from aquaculture sites of southern South Korea. *Marine Micropaleontology*, 76(1-2), 37-51. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2010.04.003>
- Pospelova, V., de Vernal, A., & Pedersen, T. F. (2008). Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments from the northeastern Pacific Ocean (43–25 N) in relation to sea-surface temperature, salinity, productivity and coastal upwelling. *Marine Micropaleontology*, 68(1-2), 21-48. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2008.01.008>
- Prauss, M. L. (2002). Recent global warming and its influence on marine palynology within the central Santa Barbara Basin, offshore Southern California, USA. *Palynology*, 26(1), 217-238. <https://doi.org/10.2113/0260217>
- Radi, T., and de Vernal, A. (2008). Dinocysts as proxy of primary productivity in mid–high latitudes of the Northern Hemisphere. *Marine Micropaleontology*, 68(1-2), 84-114. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2008.01.012>

- Radi, T., Bonnet, S., Cormier, M. A., de Vernal, A., Durantou, L., Faubert, É., Head, M. J., Henry, M., Pospelova, V., Rochon, A., Van Nieuwenhove, N. (2013). Operational taxonomy and (paleo-) autecology of round, brown, spiny dinoflagellate cysts from the Quaternary of high northern latitudes. *Marine Micropaleontology*, 98, 41-57. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2012.11.001>
- Ramírez Castillo, A. M. (2020). Comunidad fitoplanctónica y presencia de *Gymnodinium catenatum* con relación a la temperatura en la Bahía de San Felipe, Baja California, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Colima, México. 70 pg.
- Ramírez-León, M. R., Álvarez-Borrego, S., Turrent Thompson, C., Gaxiola Castro, G., & Heckel Dziendzielewski, G. (2015). Nutrient input from the Colorado River to the northern Gulf of California is not required to maintain a productive pelagic ecosystem. *Ciencias marinas*, 41(2), 169-188. <https://doi.org/10.7773/cm.v41i2.2483>
- Rangwala, S. H., Kuznetsov, A., Ananiev, V., Asztalos, A., Borodin, E., Evgeniev, V., Joukov, V., Lotov, V., Pannu, R., Rudnev, D., Shkeda, A., Weitz, E. M. & Schneider, V. A. (2021). Accessing NCBI data using the NCBI sequence viewer and genome data viewer (GDV). *Genome Research*, 31(1), 159-169. <http://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.266932.120>.
- Ravichandran, M., Behringer, D., Sivareddy, S., Girishkumar, M.S., Chacko, N., Harikumar, R. (2013). Evaluation of the Global Ocean data assimilation system at INCOIS: the tropical Indian ocean. *Ocean Model.* 69, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2013.05.003>.
- Rees, A.J.J., & Hallegraeff, G.M. (1991). Ultrastructure of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham. *Phycologia*, 30:90-105. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-30-1-90.1>
- Rengefors, K., & Anderson, D. M. (1998). Environmental and endogenous regulation of cyst germination in two freshwater dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 34(4), 568-577. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340568.x>
- Ribeiro, S., & Amorim, A. (2008). Environmental drivers of temporal succession in recent dinoflagellate cyst assemblages from a coastal site in the North-East Atlantic (Lisbon Bay, Portugal). *Marine Micropaleontology*, 68(1-2), 156-178. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2008.01.013>
- Ribeiro, S., Amorim, A., Andersen, T.J., Abrantes, F., y Ellegaard, M. (2012). Reconstructing the history of an invasion: the toxic phytoplankton species *Gymnodinium catenatum* in the Northeast Atlantic. *Biological Invasions*, 14, 969-985. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0132-6>
- Rio, M. H., Pascual, A., Poulain, P. M., Menna, M., Barceló, B., & Tintoré, J. (2014). Computation of a new mean dynamic topography for the Mediterranean Sea from model outputs, altimeter measurements and oceanographic in situ data. *Ocean Science*, 10(4), 731-744. <https://doi.org/10.5194/os-10-731-2014>.
- Rivas, D., & Samelson, R. M. (2011). A numerical modeling study of the upwelling source waters along the Oregon coast during 2005. *Journal of Physical Oceanography*, 41(1), 88-112. <https://doi.org/10.1175/2010JPO4327.1>.
- Rochon, A., Lewis, J., Ellegaard, M., & Harding, I. C. (2009). The *Gonyaulax spinifera* (Dinophyceae) "complex": Perpetuating the paradox?. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 155(1-2), 52-60. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.017>

- Rochon, A., Vernal, A. D., Turon, J. L., Matthiessen, J., & 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 Contribution Series*, 35, 1-146. hdl:10013/epic.14283
- Rodríguez Pérez, M. Y. (2013). Caracterización ambiental y estructura trófica del hábitat de la vaquita marina, *Phocoena sinus*. Doctoral dissertation, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. México, 138 pg.
- Rodríguez-Ibañez, C., Álvarez-Borrego, S., Marinone, S.G., Lara-Lara, J.R., (2013). The Gulf of California is a source of CO<sub>2</sub> to the atmosphere. *Ciencias Marinas* 39, 137–150. <https://doi.org/10.7773/cm.v39i2.2190>
- Saiz, E., and Calbet, A. (2011). Copepod feeding in the ocean: scaling patterns, composition of their diet and the bias of estimates due to microzooplankton grazing during incubations. *Hydrobiologia*, 666(1), 181-196. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0421-6>
- Sala-Peréz, M., Alpermann, T. J., Krock, B., Tillmann, U., (2016). Growth and bioactive secondary metabolites of arctic *Protoceratium reticulatum* (Dinophyceae). *Harmful Algae* 55, 85-96. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.02.004>
- Savela, H., Harju, K., Spoof, L., Lindehoff, E., Meriluoto, J., Vehniäinen, M., et al. (2016). Quantity of the dinoflagellate sxtA4 gene and cell density correlates with paralytic shellfish toxin production in *Alexandrium ostenfeldii* blooms. *Harmful Algae*. 52, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.10.018>
- Schlitzer, R. (2021). Ocean Data View, (<https://odv.awi.de>).
- Shin, H. H., Yoon, Y. H., Kim, Y. O., & Matsuoka, K. (2011). Dinoflagellate cysts in surface sediments from southern coast of Korea. *Estuaries and Coasts*, 34(4), 712-725. <https://doi.org/10.1007/s12237-011-9373-y>
- Siegel, S., & Castellan, N. J. (1988). Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences, 2nd edn McGraw-Hill Book Company. *New York*, 144-151.
- Silvever, S., Andersen, T. J., Ribeiro, S., & Ellegaard, M. (2015). Influence of surface salinity gradient on dinoflagellate cyst community structure, abundance and morphology in the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 155, 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.01.003>
- Silva, T., Caeiro, M. F., Costa, P. R., & Amorim, A. (2015). *Gymnodinium catenatum* Graham isolated from the Portuguese coast: Toxin content and genetic characterization. *Harmful Algae*, 48, 94-104. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.07.008>
- Singh, A. S., & Masuku, M. B. (2013). Fundamentals of applied research and sampling techniques. *International Journal of Medical and Applied Sciences*, 2(4), 124-132.
- Sprangers, M., Dammers, N., Brinkhuis, H., van Weering, T. C., & Lotter, A. F. (2004). Modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution offshore NW Iberia; tracing the upwelling system. Review of Palaeobotany and Palynology, 128(1-2), 97-106. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(03\)00114-3](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(03)00114-3)

- StatSoft, Inc. 2014. STATISTICA (data analysis software system), version 12. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).
- Stock, C. A., McGillicuddy, D. J., Solow, A. R., & Anderson, D. M. (2005). Evaluating hypotheses for the initiation and development of *Alexandrium fundyense* blooms in the western Gulf of Maine using a coupled physical–biological model. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 52(19), 2715-2744. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2005.06.022>
- Stock, G.G. (1976). Modeling of Tides and Tidal Dissipation in the Gulf of California. (PhD dissertation). Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, La Jolla, California (102 pp.).
- Stüken, A., Dittami, S. M., Eikrem, W., McNamee, S., Campbell, K., Jakobsen, K. S., & Edvardsen, B. (2013). Novel hydrolysis-probe based qPCR assay to detect saxitoxin transcripts of dinoflagellates in environmental samples. *Harmful algae*, 28, 108-117. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.06.003>
- Stüken, A., Orr, R. J., Kellmann, R., Murray, S. A., Neilan, B. A., & Jakobsen, K. S. (2011). Discovery of nuclear-encoded genes for the neurotoxin saxitoxin in dinoflagellates. *PLoS One*, 6(5), e20096. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020096>
- Suárez-Morales, E., & Escamilla, J. B. (1997). An undescribed monstrilloid copepod (Copepoda: Monstrilloida) from the northern Yucatan Peninsula, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 61(3), 539-547.
- Tahvanainen, P., Alpermann, T. J., Figueroa, R. I., John, U., Hakanen, P., Nagai, S., Blomster, J. & Kremp, A. (2012). Patterns of post-glacial genetic differentiation in marginal populations of a marine microalga. *PloS one*, 7(12), e53602. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053602>
- Triki, H. Z., Laabir, M., Lafabrie, C., Malouche, D., Bancon-Montigny, C., Gonzalez, C., Deidun, A., Pringault, O., & Daly-Yahia, O. K. (2017). Do the levels of industrial pollutants influence the distribution and abundance of dinoflagellate cysts in the recently-deposited sediment of a Mediterranean coastal ecosystem?. *Science of the Total Environment*, 595, 380-392. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.183>
- Ulate, K., Sánchez, C., Sánchez-Rodríguez, A., Alonso, D., Aburto-Oropeza, O., & Huato-Soberanis, L. (2016). Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Marine Biology Research*, 12(4), 389-401. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1143105>
- Usup, G., Ahmad, A., Matsuoka, K., Lim, P. T., & Leaw, C. P. (2012). Biology, ecology and bloom dynamics of the toxic marine dinoflagellate *Pyrodinium bahamense*. *Harmful Algae*, 14, 301-312. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.026>
- Vale, P., (2008). Complex profiles of hydrophobic paralytic shellfish poison compounds in *Gymnodinium catenatum* identified by liquid chromatography with fluorescence detection and mass spectrometry. *J. Chromatography A* 1195: 85–93. <https://doi.org/10.1016/j.chroma.2008.04.073>
- Vale, P., Botelho, M.J., Rodrigues, S.M., Gomes, S.S., Sampayo, M.A.M., (2008). Two decades of marine biotoxin monitoring in bivalves from Portugal (1986–2006): a review of exposure assessment. *Harmful Algae* 7, 11–25. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2007.05.002>

- Van Nieuwenhove, N., Head, M. J., Limoges, A., Pospelova, V., Mertens, K. N., Matthiessen, J., De Schepperg, S., de Vernal, A., Eynaud, F., Londeix, L., Marret, F., Penaud, A., Radi, T., & Rochon, A. (2020). An overview and brief description of common marine organic-walled dinoflagellate cyst taxa occurring in surface sediments of the Northern Hemisphere. *Marine Micropaleontology*, 159, 101814. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2019.101814>
- Vásquez-Bedoya, L. F., Radi, T., Ruiz-Fernández, A. C., De Vernal, A., Machain-Castillo, M. L., Kielt, J. F., & Hillaire-Marcel, C. (2008). Organic-walled dinoflagellate cysts and benthic foraminifera in coastal sediments of the last century from the Gulf of Tehuantepec, South Pacific Coast of Mexico. *Marine Micropaleontology*, 68(1-2), 49-65. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2008.03.002>
- Verleye, T.J., Pospelova, V., Mertens, K.N., y Louwye, S. (2011). The geographical distribution and (palaeo) ecology of *Selenopemphix undulata* sp. nov., a new late Quaternary dinoflagellate cyst from the Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology*, 78, 65-83. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2010.10.001>
- Villanoy, C.L., Corrales, R.A., Jacinto, G.S., Cuaresma Jr., N.T., Crisóstomo, R.P. (1996). Towards the development of a cyst-based model for *Pyrodinium* red tides in Manila Bay, Philippines. In: Yasumoto, T., Oshima, Y., Fukuyo, Y. (Eds.), Harmful and Toxic Algal Blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC) of UNESCO, Paris, pp. 189–192.
- Wang, H., Guo, R., Lim, W. A., Allen, A. E., and Ki, J. S. (2020). Comparative transcriptomics of toxin synthesis genes between the non toxin producing dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* and toxigenic *Alexandrium pacificum*. *Harmful Algae*. 93:101777. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101777>
- Wang, Z., Matsuoka, K., Qi, Y., & Chen, J. (2004). Dinoflagellate cysts in recent sediments from Chinese coastal waters. *Marine Ecology*, 25(4), 289-311. doi:10.1111/j.1439-0485.2004.00035.x
- Wentworth, C. K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *The journal of Geology*, 30(5), 377-392.
- Wiese, M., D'agostino, P. M., Mihali, T. K., Moffitt, M. C., & Neilan, B. A. (2010). Neurotoxic alkaloids: saxitoxin and its analogs. *Marine drugs*, 8(7), 2185-2211.
- Wiese, M., D'Agostino, P. M., Mihali, T. K., Moffitt, M. C., and Neilan, B. A. (2010). Neurotoxic alkaloids: saxitoxin and its analogs. *Marine Drugs*. 8(7), 2185–2211. <https://doi.org/10.3390/md8072185>
- Wiese, M., Murray, S. A., Alvin, A., & Neilan, B. A. (2014). Gene expression and molecular evolution of sxtA4 in a saxitoxin producing dinoflagellate *Alexandrium catenella*. *Toxicon*, 92, 102-112. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2014.09.015>
- Wood, G.D., Gabriel, A.M., Lawson, J.C. (1996). Palynological techniques-processing and microscopy. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (Eds.), Palynology: Principles and Applications. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, Dallas,1, 29–50.
- Zeitzschel, B., (1969). Primary productivity in the Gulf of California. *Marine Biology* 3, 201–207. <https://doi.org/10.1007/BF00360952>
- Zonneveld, K. A. (1997). Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments from the Arabian Sea (northwestern Indian Ocean) in relation to temperature and salinity gradients in the upper water

column. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 44(6-7), 1411-1443. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(97\)00007-6](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00007-6)

Zonneveld, K. A., & Pospelova, V. (2015). A determination key for modern dinoflagellate cysts. *Palynology*, 39(3), 387-409. <https://doi.org/10.1080/01916122.2014.990115>

Zonneveld, K.A.F., Marret, F., Versteegh, G.J.M., Bogus, K., Bonnet, S., Bouimetarhan, I., Crouch, E., de Vernal, A., Elshanawany, R., Edwards, L., Esper, O., Forke, S., Grøsfjeld, K., Henry, M., Holzwarth, U., Kielt, J.-F., Kim, S.-Y., Ladouceur, S., Ledu, D., Liang, C., Limoges, A., Londeix, L., Lu, S.-H., Mahmoud, M.S., Marino, G., Matsuoka, K., Matthiessen, J., Mildenthal, D.C., Mudie, P., Neil, L.H., Pospelova, V., Qi, Y., Radi, T., Richerol, T., Rochon, A., Sangiorgi, F., Solignac, S., Turon, J.-L., Verleye, T., Wang, Y., Wang, Z., Young, M. (2013). Atlas of modern dinoflagellate cyst distribution based on 2405 data points. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 191, 1-197. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.08.003>



**Tabla 12.** Concentración de quistes de dinoflagelados (quistes/g) y huevos de copépodos (huevos/g) en febrero de 2017.

Stations February 2017	Depth	<i>Gymnodinium catenatum</i>	<i>Gymnodinium rotiferi</i>	<i>Gymnodinium microreticulatum</i>	<i>Gymnodinium trapeziforme</i>	<i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Polykrikos kofoidii</i>	<i>Impagidinium aculeatum</i>	<i>Impagidinium paradozum</i>	<i>Impagidinium spilaericum</i>	<i>Spiniferites bentoni</i>	<i>Spiniferites ramosus</i>	<i>Spiniferites pachydermus</i>	<i>Spiniferites beherius</i>	<i>Spiniferites delicatus</i>	<i>Spiniferites bulloides</i>	<i>Spiniferites membranaceus</i>	<i>Spiniferites elongatus</i>	<i>Spiniferites sp</i>	<i>Aetaxiodinium choane</i>	<i>Operculodinium israelianum</i>	<i>Operculodinium centrocarpum</i>	<i>Operculodinium sp</i>	<i>Pyxidopsis psilata</i>	<i>Pyxidopsis reticulata</i>	<i>Pyxidopsis sp</i>	<i>Bleekeriellum spongium</i>	<i>Bleekeriellum leptokense</i>	<i>Nematospiraopsis labyrinthus</i>	<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Selenoemphix nephroides</i>	<i>Dubiridium caperatum</i>	<i>Quinquecuspis concreta</i>	<i>Voladrium calvum</i>	<i>Voladrium spinosum</i>	<i>Lejeunecysta oliva</i>	<i>Lejeunecysta sabrina</i>	<i>Lejeunecysta rotunda</i>	<i>Stellidium robustum</i>	<i>Stellidium stellatum</i>	<i>Echinidium zonneveldii</i>	<i>Echinidium aculeatum</i>	<i>Echinidium sp</i>	<i>Cyodinium meridlanum</i>	<i>Trinovaceidinium appenatum</i>	<i>Brigandinium sp</i>	Copepod eggs	<i>Halodinium venrucatum</i>	<i>Hexasterias problematica</i>
RA1	34	158	28	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51	0	11	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56	0	0		
RA2	25	50	14	0	7	0	0	7	0	7	21	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36	71	0	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	500	0	0	
RA3	30	42	8	0	0	0	0	17	0	8	76	68	34	8	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	17	25	0	8	8	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	68	0	0	0	0	0	415	0	0
RB1	16	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	27	0	18	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	9	192	0	0		
RB2	21	99	12	0	0	0	12	0	6	41	52	0	17	17	0	6	0	52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	29	6	35	0	0	0	0	0	0	0	17	0	12	0	0	0	262	35	0	
RB3	40	20	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	7	0	0	0	7	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	142	0	0		
RC1	17	13	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4	0	4	0	4	0	0	0	0	0	4	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	39	0	0			
RC2	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57	0	0	
RD2	22	50	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	5	0	5	9	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	202	0	0	
RD3	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	380	0	0		
RE1	12	42	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	4	0	21	0	0	0	0	4	0	4	0	4	0	0	0	63	0	0		
RE2	18	95	0	0	9	0	0	0	0	0	9	0	9	0	9	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	206	0	0	
RE3	26	49	12	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	234	0	0		
A1	35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	49	0	0		
A2	75	16	0	5	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	203	0	5	
A3	168	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	16	334	8	0		
A4	56	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	335	0	0		
A5	22	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	19	115	0	0		
B1	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	34	0	0		
B3	67	61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	76	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	290	0	0		
B4	25	112	0	0	0	0	76	0	2	0	7	2	0	0	0	0	0	4	0	2	0	16	4	0	0	0	0	27	9	0	38	11	0	0	11	0	0	0	0	25	0	2	0	29	157	1500	4		
C1	30	119	11	11	0	0	54	0	0	11	0	11	0	0	0	0	11	0	0	0	11	33	0	0	0	0	0	33	54	109	0	54	43	0	0	0	0	11	11	54	43	0	0	33	814	65	54		
C3	75	23	0	0	0	0	8	0	0	0	8	0	0	0	8	0	0	0	8	0	0	8	0	0	0	8	0	54	31	0	39	8	0	0	8	0	8	0	8	23	0	0	0	0	358	0	8		
D2	28	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	5	0	5	0	11	75	0	0			
D3	50	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	18	9	0	0	0	0	0	0	9	9	0	0	0	0	351	0	9			
E3	24	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	520	0	0			
F2	17	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	117	12	0				
G2	3	47	0	7	0	0	13	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	54	13	0			

**Tabla 13.** ANOSIM entre julio de 2016 y febrero de 2017 (N = 53). Las diferencias significativas se muestran en negrita.**ANOSIM**

Permutation N:	9999
R:	0.3976
p (same):	<b>0.0001</b>

**Tabla 14.** Análisis SIMPER de una vía muestra la disimilitud promedio general, la disimilitud promedio (Av. Dissim.), La contribución porcentual (Contrib.%), la contribución porcentual acumulada (Acumul.%) por taxa, y la media de julio de 2016 (Mean de julio) y febrero de 2017 (Mean de febrero). Los taxones que contribuyen con más del 5% de disimilitud se muestran en negrita.

Overall average dissimilarity: 73					
Taxa	Av. Dissim.	Contrib. %	Cumul. %	Jul Mean	Feb Mean
<b><i>Gymnodinium</i> spp.</b>	<b>18.71</b>	<b>25.63</b>	<b>25.63</b>	<b>35.2</b>	<b>46.2</b>
<b><i>Spiniferites</i> spp.</b>	<b>10.48</b>	<b>14.35</b>	<b>39.98</b>	<b>28.6</b>	<b>21.7</b>
<b><i>P. americanum</i></b>	<b>9.067</b>	<b>12.42</b>	<b>52.4</b>	<b>12.5</b>	<b>13.9</b>
<b><i>Q. concreta</i></b>	<b>7.749</b>	<b>10.61</b>	<b>63.01</b>	<b>13.8</b>	<b>14.9</b>
<b><i>S. nephroides</i></b>	<b>5.98</b>	<b>8.192</b>	<b>71.21</b>	<b>12.1</b>	<b>12.5</b>
<b><i>Brigantedinium</i> spp.</b>	<b>4.434</b>	<b>6.074</b>	<b>77.28</b>	<b>4.27</b>	<b>5.97</b>
<b><i>Echinidinium</i> spp.</b>	<b>4.232</b>	<b>5.797</b>	<b>83.08</b>	<b>7.07</b>	<b>11.2</b>
<i>Operculodinium</i> spp.	3.337	4.571	87.65	7.58	4.35
<i>Votadinium</i> spp.	1.874	2.567	90.21	3.43	3.33
<i>Polysphaeridium</i> spp.	1.607	2.202	92.42	1.67	5.96
<i>Impagidinium</i> spp.	1.605	2.199	94.61	4.55	2.81
<i>Bitectatodinium</i> spp.	0.9531	1.306	95.92	1.66	0
<i>Pyxidinoopsis</i> spp.	0.7909	1.083	97	1.52	1.07
<i>N. labyrinthus</i>	0.7441	1.019	98.02	1.7	2.31
<i>Stelladinium</i> spp.	0.6211	0.8508	98.87	0.257	1.71
<i>Lejeunecysta</i> spp.	0.4872	0.6674	99.54	0.799	1.01
<i>A. choane</i>	0.3351	0.459	100	0.6	0.464

**Tabla 15.** Abundancia relativa del tamaño de grano en muestras de sedimentos analizadas.

Grain Size	2016		2017
	µm	%	%
Very fine - Medium Sand	62.5 - 500	16.6	25.2
Silt	3.9 - 62.5	86.7	67.1
Clay	0.98-3.9	1.4	0

**Tabla 16.** Condiciones ambientales en el nGC y rangos de especies importantes. SST (Ramírez Castillo, 2020), SSS, Chl-*a*, O<sub>2</sub> (Rodríguez Pérez, 2013), y [P], [N] (Álvarez-Borrego et al., 1978). Rangos ambientales informados a nivel mundial para cada especie (Zonneveld et al., 2013).

	SST (°C)	SSS	P (μmol/L)	N (μmol/L)	Chl- <i>a</i> (μg/L)	O <sub>2</sub> (ml/L)
Conditions nGC	12-34	35.5-37.1	1.0	4.0	0.02-7.5	3.5-6.7
<i>G. catenatum</i>	3.4–29.0	31.0–36.7	0.08–0.8	0.18–6.94	<9.31	1.1–6.1
<i>S. ramosus</i>	0–29.8	17.5–39.4	0.06–1.73	0.04–24.0	0.06–20.9	0.01–8.0
<i>S. bentorii</i>	0.02–29.8	27.5–39.4	0.06–1.06	0.1–9.3	0.1–14.7	0.0–6.3
<i>S. delicatus</i>	–0.1–29.8	25.6–39.4	0.06–0.62	0.04–8.99	0.1–8.8	0.4–6.9
<i>S. membranaceus</i>	–0.9–29.8	17.5–39.1	0.06–1.06	0.1–12.0	0.05–20.0	0.05–7.3
<i>Q. concreta</i>	0.2–29.7	17.8–38.6	0.06–1.7	0.04–18.5	0.08–19.9	0–7.1
<i>S. nephroides</i>	–0.8–29.8	27.6–39.4	0.06–1.7	0.4–17.9	0.07–17.4	0–7.2
<i>P. americanum</i>	–2.9–29.4	25–38.2	0.08–1.7	0.09–18.6	0.08–20.0	0–7.9

**Tabla 17.** Concentración de quistes de *Gymnodinium catenatum* (*G. cat*), julio 2016/febrero 2017.

Station [July 2016]	Depth (m)	<i>Gcat</i> cyst (cyst g <sup>-1</sup> )	<i>Gcat</i> relative (%)	Station [February 2017]	Depth	<i>Gcat</i> cyst (cyst g <sup>-1</sup> )	<i>Gcat</i> relative (%)
RA1	37	28	64	RA1	34	158	61
RA2	30	43	18	RA2	25	50	19
RA3	32	8	100	RA3	30	42	10
RB1	20	10	40	RB1	16	46	36
RB2	19	36	25	RB2	21	99	23
RB3	32	26	38	RB3	40	20	30
RC1	17	116	13	RC1	17	13	25
RC2	20	46	15	RC2	18	0	0
RC3	38	26	17				
RD1	16	0	0				
RD2	26	124	30	RD2	22	50	58
RD3	25	25	56	RD3	26	0	0
RE1	12	68	54	RE1	12	42	44
RE2	20	0	0	RE2	18	95	58
RE3	30	95	32	RE3	26	49	40
A1	35	7	33	A1	35	0	0
				A2	75	16	18
				A3	168	8	14
				A4	56	23	100
A5	20	0	0	A5	22	10	17
B1	42	10	11	B1	41	0	0
				B3	67	61	36
				B4	25	112	30

<b>C1</b>	32	27	25	<b>C1</b>	30	119	17
				<b>C3</b>	75	23	9
<b>C4</b>	25	0	0				
<b>D2</b>	17	6	20	<b>D2</b>	28	0	0
<b>D3</b>	47	0	0	<b>D3</b>	50	18	18
<b>E3</b>	29	29	33	<b>E3</b>	24	21	40
<b>F2</b>	20	37	33	<b>F2</b>	17	23	67
<b>G2</b>	3	40	23	<b>G2</b>	3	47	54

**Tabla 18.** Porcentajes por tamaño de partícula para julio 2016 y febrero 2017.

<b>Percentage Particle Size for July 2016</b>											
<b>Station</b>	<b>SANDS</b>	<b>MUD</b>	<b>Medium sand</b>	<b>Fine sand</b>	<b>Very fine sand</b>	<b>Very coarse silt</b>	<b>Coarse silt</b>	<b>Medium silt</b>	<b>Fine silt</b>	<b>Very fine silt</b>	<b>Clay</b>
<b>RA1</b>	20.8	79.2	0	2.2	9.6	9	13	17.2	26	20.4	2.6
<b>RA2</b>	18.9	81.1	0	2.1	8.4	8.5	15	19.9	24.7	19	2.5
<b>RA3</b>	35.8	64.2	0	10.9	15.4	9.5	12.7	14.7	18.2	16.7	2
<b>RB1</b>	30.4	69.6	0	9.9	12.2	8.2	9.6	13	23.2	21.2	2.6
<b>RB2</b>	39.2	60.8	0	11.8	17	10.5	13.9	13.3	16.4	15.2	2
<b>RB3</b>	30.6	69.4	0	8.3	13.5	8.8	12.4	15.4	20.1	19.3	2.2
<b>RC1</b>	33	67	0	11	15.2	6.7	9.2	12	21.9	20.9	3
<b>RC2</b>	29.7	70.3	0	7.6	12.6	9.4	14.2	15.5	19.7	18.5	2.4
<b>RC3</b>	20.8	79.2	0	3.4	8.8	8.5	17.3	21.2	21.5	17.2	2
<b>RD1</b>	35.3	64.7	0	10.4	15.7	9.1	11.3	12.9	19.2	18.8	2.6
<b>RD2</b>	22.8	77.2	0	4.5	10	8.3	13.9	17.4	22.8	20.6	2.6
<b>RD3</b>	30.8	69.2	0	10.4	14	6.6	10.7	15.9	21	19.5	2.1
<b>RE1</b>	28.2	71.8	0	5.9	12.9	9.4	12.2	13.9	22.7	20.2	2.8
<b>RE2</b>	24.3	75.7	0	4.8	10.8	8.7	14.9	16.7	22.5	19	2.5
<b>RE3</b>	23.1	76.9	0	3.6	9.5	10	20.8	21.3	18.3	14.6	1.8
<b>A1</b>	10.8	89.2	0	1.2	9.5	22.7	23.2	23.1	18.1	2.2	0
<b>A5</b>	8.3	91.7	1.4	2	4.9	22.1	28.8	22.3	16.9	1.5	0
<b>B1</b>	10.2	89.8	0	1.3	8.9	20.3	22.6	24.5	20.1	2.4	0
<b>C1</b>	8.3	91.7	0	6	7.7	21.7	23.4	24.9	19.3	2.4	0
<b>C4</b>	6	94	1	2	5.7	29.6	29.2	18.8	15.1	1.3	0
<b>D2</b>	6.7	93.3	4	7	5.6	22	24.7	23.4	20.8	2.5	0
<b>E3</b>	9.3	90.7	1	9	8.4	23.1	24.2	22.8	18.5	2.1	0
<b>F2</b>	6.9	93.1	1	6	6.2	19.4	21.9	26.8	22	2.9	0
<b>G2</b>	5.6	94.4	1	4	5.2	20.1	21.7	26.8	22.6	3.1	0

<b>Percentage Particle Size for February 2017</b>										
<b>RA1</b>	28.4	71.6	7.5	10.8	10.1	15	17	20.3	17.2	2.1
<b>RA2</b>	29.7	70.3	10.2	9.8	9.6	15.5	17	19.2	16.7	2
<b>RA3</b>	25.2	74.8	10.5	8.4	6.3	13.5	17.9	22.5	18.6	2.3
<b>RB1</b>	20.3	79.7	4.3	8.1	7.9	13.5	17.7	25.5	20.5	2.5
<b>RB2</b>	28.3	71.7	10.3	9.5	8.5	14.4	16.1	20.5	18.4	2.3
<b>RB3</b>	24	76	8.9	8.1	7	15.4	18.5	21.1	18.8	2.2
<b>RC1</b>	29.3	70.7	12.5	8.8	8	14.8	15.9	20.4	17.3	2.2
<b>RC2</b>	23.7	76.3	6.2	8.9	8.5	13.4	15.9	23.2	21.2	2.5
<b>RD2</b>	28.5	71.5	7	12.5	9	11.8	14.4	22.3	20.5	2.5
<b>RD3</b>	26.6	73.4	15.1	6.5	5.1	13.3	17	21.1	19.5	2.4
<b>RE1</b>	21.6	78.4	7.4	6.8	7.5	14	16.8	24.9	20	2.6
<b>RE2</b>	13	87	1.3	4.8	6.9	13.9	18.6	28.2	23.3	2.9
<b>RE3</b>	31.2	68.8	15.9	8.3	7	14.9	16.5	18.7	16.7	2
<b>A1</b>	26.7	73.3	2.1	7.7	16.9	25.4	18.3	16	0	0
<b>A2</b>	30.4	69.6	2.8	8.4	19.3	25.7	18	14.3	0	0
<b>A3</b>	13.4	86.6	2.6	4.8	6.1	12.8	20.2	27.2	0	0
<b>A4</b>	27.2	72.8	4.4	8.1	14.6	23.6	21	15.2	0	0
<b>B1</b>	26.3	73.7	1.5	7.4	17.4	24.7	18.5	16.2	0	0
<b>B3</b>	19.3	80.7	3.2	6	10.1	22.8	24.5	18.4	0	0
<b>B4</b>	23.1	76.9	2.4	7.8	12.9	21.4	21	19.1	0	0
<b>C1</b>	28.1	71.9	2.2	7.8	18.1	27.6	19.6	13.5	0	0
<b>D3</b>	33.1	66.9	2.8	9.7	20.7	25.6	17.4	12.6	0	0
<b>E3</b>	30.8	69.2	5.1	10	15.7	23.8	19.4	14.3	0	0
<b>F2</b>	23	77	5.2	8.3	9.4	18.7	19.7	20.7	0	0
<b>G2</b>	21.8	78.2	7.2	7.8	6.8	12.3	16.1	24.6	0	0

**Tabla 19.** Valores de Clorofila-*a* satelital y quistes para febrero 2017.

Satellite chlorophyll-a Chl <sub>sat</sub> (mg m <sup>3</sup> )								
Station	Jan 06, 2017	Jan 18, 2017	Jan 19, 2017	Jan 30, 2017	Feb 10, 2017	Feb 21, 2017	Feb 25, 2017	Mar 01, 2017
RA1	6.3555	3.6892	8.1919	4.9308	3.8766	4.7552	3.9667	3.5578
RA2	0.8342	1.6022	3.1911	3.5578	6.7887	10.9489	3.0774	3.8254
RA3	0.8342	1.7227	3.3089	1.9916	16.2374	1.3365	1.6614	2.7602
RB1	2.3025	4.4225	4.9308	5.3016	3.8028	4.5858	4.5858	5.3016
RB2	2.3025	2.9678	5.9109	5.4974	4.2308	5.3016	5.4974	4.7552
RB3	0.8969	2.2205	2.6619	1.6022	2.9971	2.4757	2.0652	3.6892
RC1	2.3876	3.5578	10.9489	5.1128	4.0210	3.4311	4.7552	5.1128
RC2	2.1415	4.4225	5.7004	6.1292	5.9555	4.1131	4.4225	4.5858
RD2	2.3876	3.0774	3.1911	5.4974	5.2587	5.3016	4.5858	6.3555
RD3	2.8622	2.9678	4.1131	4.5858	5.2757	7.0859	2.6619	4.5858
RE1	3.1911	2.9678	3.0774	5.4974	6.9873	2.5671	5.4974	7.0859
RE2	3.1911	3.6892	2.9678	5.4974	4.6348	3.9667	5.4974	6.8335
RE3	2.6619	2.6619	3.4311	4.4225	4.0506	2.5671	4.2650	5.4974
A1	0.9300	2.0652	3.3089	1.7227	3.5792	4.9308	9.1333	3.5578
A2	0.8045	0.8650	2.5671	0.9300	8.5572	6.3555	1.5452	1.1988
A3	0.5598	0.7482	0.7216	1.1149	1.4269	1.7227	1.0752	1.4901
A4	0.8045	0.8969	1.6022	1.0752	3.3597	1.2890	1.9916	1.4371
A5	1.2890	4.7552	7.6189	3.4311	4.2342	4.1131	2.7602	2.8622
B1	2.1415	1.4371	2.3876	1.9916	4.8177	5.1128	1.4371	1.9916
B3	0.9300	1.1561	1.2430	0.8342	4.2173	1.6614	1.2890	1.3859
B4	1.6614	3.0774	3.5578	2.2205	9.6775	5.7004	2.8622	3.5578
C1	0.8969	1.9207	9.8203	2.7602	7.7876	13.1253	2.7602	3.4311
C3	0.6241	0.8045	1.6022	1.1149	5.1918	1.5452	1.1988	1.3859
D2	1.2430	3.0774	1.8523	1.9207	2.7208	3.6892	2.0652	4.2650
D3	0.9300	1.2430	1.6022	1.7227	10.1374	1.9207	1.7864	1.4371
E3	1.9207	1.9207	3.0774	2.9678	3.8570	2.3876	3.0774	4.2650
F2	2.8622	3.1911	3.5578	5.4974	4.5901	4.4225	5.4974	6.3555
G2	3.5578	5.7004	5.4974	7.9002	9.4428	3.9667	6.3555	23.4465

**Tabla 20.** Autovalores de la matriz de correlación y estadísticas relacionadas (quistes Gcat + Chl<sub>sat</sub>). Solo variables activas.

Value number	Eigenvalues of correlation matrix, and related statistics (gcat + chlo st) active variables only			
	Eigenvalue	% Total	Cumulative	Cumulative
1	4.020385	44.67094	4.020385	44.6709
2	1.490467	16.56075	5.510852	61.2317
3	1.068538	11.87265	6.579391	73.1043
4	0.862235	9.58039	7.441626	82.6847
5	0.576657	6.40730	8.018283	89.0920
6	0.409676	4.55196	8.427959	93.6440
7	0.279749	3.10832	8.707708	96.7523
8	0.182194	2.02438	8.889902	98.7767
9	0.110098	1.22331	9.000000	100.0000

**Tabla 21.** Ensamblajes de quistes de dinoflagelados y representación de *G. catenatum* reportados en diferentes regiones del mundo. # Sta/Sam = número de estaciones o muestra; # Taxones de quistes = número de taxones de quistes; Tot [ ] = concentración total de quistes en el ensamblaje (solo se consideraron quistes de pared orgánica); Gcat [ ] = concentración de quistes de *G. catenatum*/g de sedimento seco, (w) indica quistes/g de sedimento húmedo; % = porcentaje de quistes de *G. catenatum* en el ensamblaje; n/d = sin datos.

Locality	# Sta/Sam	# Cyst taxa	Tot [ ]	Gcat [ ]	%
1.- nGC (this study)	53	47	7704	1950	25
2.- Delfin Basin	6	38	55034	n/d	0.3
3.- Concepcion Bay	12	23	24247 (w)	765 (w)	3.1
4.- Pescadero Basin	6	41	76005	4328	5.6
5.- South Korean	23	47	7547	n/d	>3
6.- Coast of Korea	11	35	6928	22.00	0.3
7.- Sishili Bay, Yellow Sea	22	35	8757	31	0.3
8.- Yellow Sea	33	24	169023	1381	0.8
9.- Chinese coastal	10	41	8684	228	2.6
10.- Koljö Fjord, Sweden	6	21	1656	6	0.3
11.- Kiel Bight, Baltic Sea	9	30	6083	40	0.6
12.- Tasmania, Australia	11	33	1898	65	3.4
13.- Lisbon Bay, Portugal	23	55	6700	335	5.0

Los datos de las localidades se obtuvieron de 1.- Norte del Golfo de California (nGC) - Este estudio; 2.- (Pospelova et al., 2008); 3.- (Morquecho y Lechuga-Devéze, 2003); 4.- (Duque-Herrera et al., 2020); 5.- (Pospelova y Kim, 2010); 6.- (Shin et al., 2011); 7.- (Liu et al., 2012); 8.- (Hwang et al., 2011); 9.- (Wang et al., 2004); 10.- (Harland et al., 2004); 11.- (Nehring, 1994); 12.- (Bolch y Hallegraeff, 1990); 13.- (Ribeiro y Amorim, 2008).

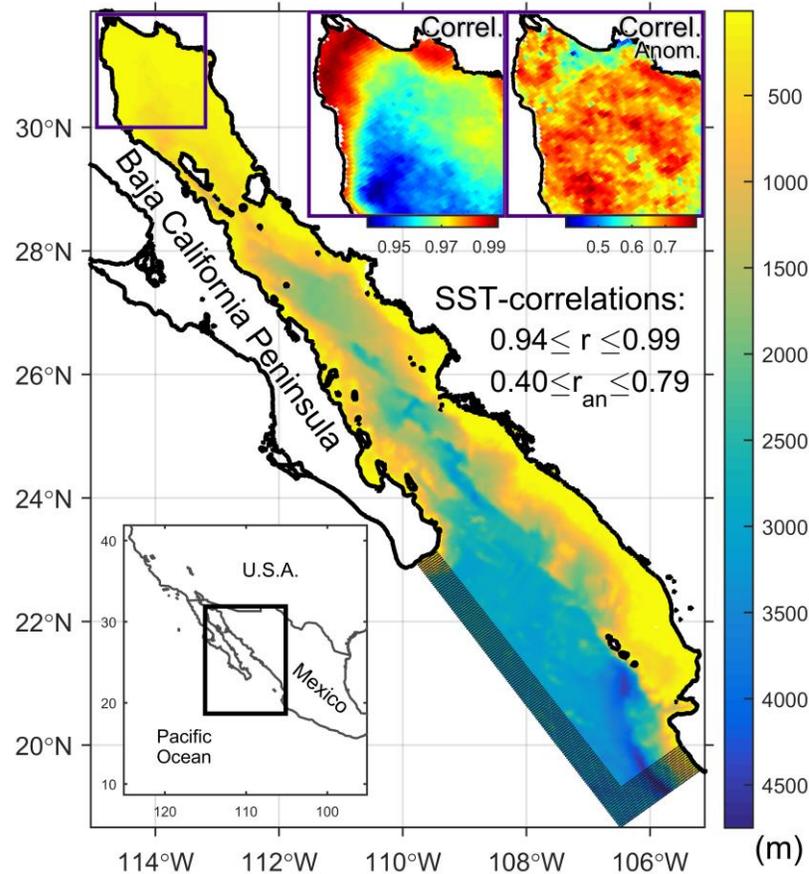
**Tabla 22.** Abundancias de quiste dinoflagelado y *G. catenatum* en diferentes regiones del mundo. Células L<sup>-1</sup> = células vegetativas por litro; Quistes = concentración de quistes/g de sedimento seco en la base de datos, (w) indica quistes/g de sedimento húmedo; °C = rango de temperatura; Profundidad = profundidad (m); n/ d = sin datos.

Locality	cells L <sup>-1</sup>	cysts	°C	depth
northern Gulf of California	311 × 10 <sup>3</sup>	158	13 - 16	>30
Concepcion Bay	40 × 10 <sup>3</sup>	129 (w)	16 - 28	>30
Rías Galicia	634 × 10 <sup>3</sup>	263 (w)	13.5 - 17.5	>50
Taiwan Strait	1200 × 10 <sup>3</sup>	40	15 - 30	>47
New Zealand	27 × 10 <sup>3</sup>	10200	n/d	>45

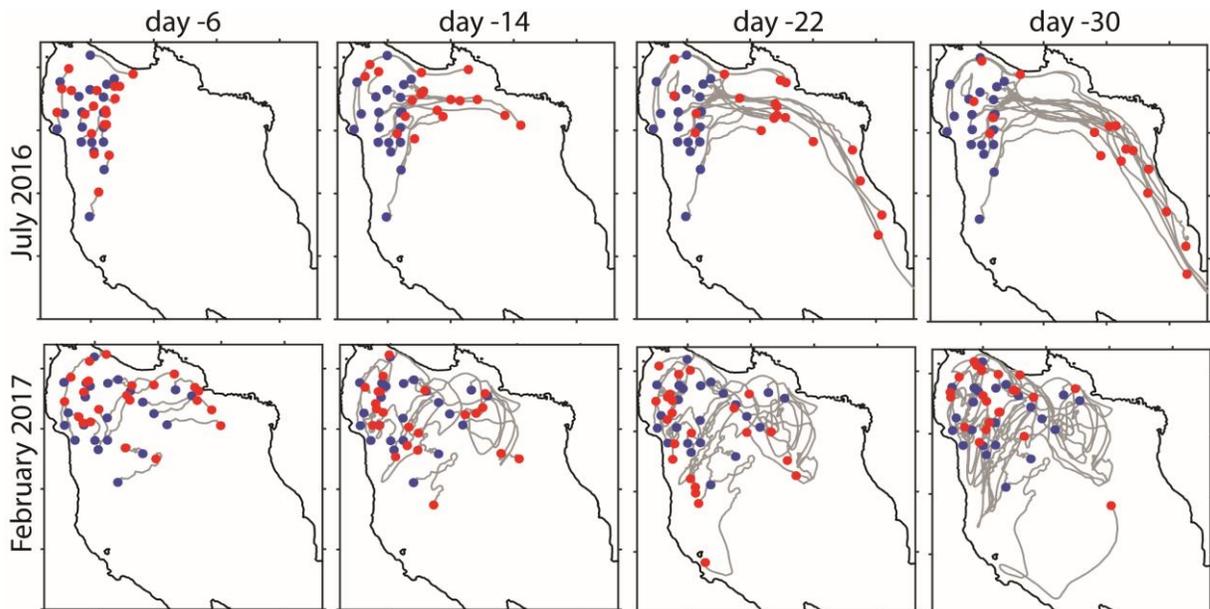
Datos: northern Gulf of California – este estudio (cyst g<sup>-1</sup>); Concepcion Bay – (Morquecho and Lechuga-Devéze, 2003; 2004) (w = cysts/g wet sed); Ria Galicia – (Figueroa et al., 2008); Taiwan Strait – (Liu et al. 2020) (cysts cm<sup>3</sup>); New Zealand – (MacKenzie, 2014) (cysts cm<sup>2</sup>).

**Tabla 23.** Número de acceso del GenBank de las secuencias analizadas en el presente estudio.

<b>Accesos GenBank</b>		
<b>ITS-rDNA</b>	<b>LSU-rDNA</b>	
DQ779990	JQ616825	KF234065
MT659395	JQ638941	KF234063
FJ823537	AB196486	EF613352
FJ823539	AB265966	MK215823
FJ823540	AF200672	KF234064
FJ823541	AF375854	L38627
FJ823542	AF375855	KF234066
FJ823543	AF375856	MT659672
FJ823544	AF375857	MT659673
FJ823545	AF375858	MT659674
FJ823546	AY036071	MT659675
FJ823549	AY036072	MT659676
FJ823550	AY036073	MT659677
FJ823551	AY036074	MT659678
JQ616825	AY036075	MT659679
JQ638941	AY036076	MT659680
MT659389	AY036077	MW177913
MT659390	AY036121	MW177914
MT659391	AY036122	
MT659392	AY036123	
MT659393	AY036124	
MT659394	AY036125	
MT659395	AY036126	
MT659396	AY036127	
MT659398	AY036128	
MT659399	DQ286732	
MT659400	DQ286733	
MT659401	DQ779989	
MT659402	DQ779990	



**Figura 23.** Dominio y batimetría del modelo numérico (en m). El mapa integrado en la esquina inferior izquierda muestra un alejamiento regional del dominio del modelo. Los paneles integrados en la esquina superior derecha muestran la correlación entre la SST media mensual del modelo y la del producto satélite, antes ( $r$ ; izquierda) y después ( $r_{an}$ ; derecha) de eliminar el ciclo estacional medio, calculado para el período 2013-2017; Los valores de correlación mínimo y máximo se muestran debajo de los paneles.



**Figura 24.** Grupos de partículas en las posiciones de los puntos de observación y advectadas hacia atrás en el tiempo durante 6, 14, 22 y 30 días en el norte del golfo de California.