

ESTUDIO COMPARATIVO DE LAS BANDAS INTERCALARES Y ZONAS
PANDASUTURALES EN LOS GENEROS DE DINOFLAGELADOS
PERIDINIUM S. S., *PROTOPERIDINIUM* Y *PALAEOPERIDINIUM* *

ANDRÉS BOLTOVSKOY **

SUMMARY

Comparative study of the intercalary bands and pandasutural zones of the Dinoflagellate genera *Peridinium s. s.*, *Protoperidinium* and *Palaeoperidinium*.

The present article describes the different development patterns of the meridional intercalary bands of *Peridinium s. s.* and *Protoperidinium* thecae. It is demonstrated that these differences are mainly dependent upon the number of cingular plates present, as well as on their distribution with respect to the adcingular ones. Meridional pandasutural zones of the fossil genus *Palaeoperidinium* show a pattern similar to that of the intercalary bands of *Peridinium s. s.* It is concluded, therefore, that *Palaeoperidinium* is much more closely related to *Peridinium s. s.*, than to *Protoperidinium*, with which it is usually compared. Furthermore, the abovementioned relationship is supported by other structural details.

La finalidad principal del presente trabajo es describir las diferencias en el desarrollo de las bandas intercalares (o de crecimiento) en las tecas de los géneros *Protoperidinium* y *Peridinium sensu stricto* mostrando cómo esas diferencias

* Contribución científica N° 73 del Instituto de Limnología, ILPLA (Museo de La Plata - CONICET).

** Miembro de la Carrera del Investigador Científico (CONICET).

dependen principalmente del número de sus placas cingulares y de su posición respecto de las adcingulares. El género fósil *Palaeoperidinium* muestra en sus zonas pandasuturales meridionales un modelo similar al de las bandas intercalares de *Peridinium* s. s. Se concluye que *Palaeoperidinium* está más estrechamente emparentado con *Peridinium* s. s. que con *Protoperidinium*, con el cual se lo suele comparar. Este parentesco se ve confirmado por otros detalles morfológicos comunes a ambos géneros.

NOMENCLATURA

En los últimos años la sistemática de los dinoflagelados con tabulación peridinoide ha sufrido algunas modificaciones. Además de crearse nuevos géneros, como en el caso de *Scrippsiella* Balech y *Ensisculifera* Balech, alrededor de 230 especies que eran incluidas en *Peridinium* fueron transferidas al género *Protoperidinium* Bergh (Balech 1959, 1967, 1974; Loeblich III, 1970). Aunque la diferencia más evidente entre los géneros nombrados es el diferente número de placas cingulares, ésta va acompañada, por lo general, por otros caracteres diferenciales ya sea morfológicos o biológicos.

En lo que resta del género *Peridinium* (unas 40 especies de agua dulce) se incluyen especies de características disímiles (Balech, 1963; Bourrelly, 1968; Boltovskoy, 1973 a, 1973 b; Steidinger & Balech, 1977) que además de otros rasgos diferenciales poseen también un número diferente de placas cingulares. Según mi experiencia sólo una cuarta parte de éstas debe pertenecer al mismo género que la especie tipo *Peridinium cinctum* (Müller) Ehrenberg, a saber: *P. willei* Huitfeld-Kaas, *P. volzii* Lemmermann, *P. bipes* Stein, *P. limbatum* Stokes (Lemmermann), *P. playfairi* Lindemann, *P. palustre* (Lindemann) Lefèvre, *P. gatunense* Nygaard, *P. wisconsinense* Eddy y quizá una o dos más. Estas especies son agrupadas, para los fines del presente trabajo, bajo la denominación de *Peridinium sensu stricto*, que posee características morfológicas similares a las descritas en detalle para algunos de sus representantes por Evtitt & Wall (1968) y Boltovskoy (1973 a, 1973 b, 1975, 1976). No creo conveniente introducir modificaciones definitivas en la nomenclatura hasta tanto no se tenga un mejor conocimiento de la mayor parte de los dinoflagelados dulceacuicolas incluidos actualmente dentro de *Peridinium*.

DESARROLLO DE LAS BANDAS INTERCALARES EN *PERIDINIUM* S. S. Y EN *PROTOPERIDINIUM*

Después del trabajo de Peters (1927) se acepta como regla general para las tecas de *Peridinium* (*s. lato*) que sus placas no aumentan de tamaño desde el momento en que se forman y que el crecimiento de la teca se produce por el ensanchamiento de las bandas intercalares, o suturales, cada una de las cuales se desarrolla a partir de bordes contiguos de las placas adyacentes. Peters (*op. cit.*) presenta el caso ideal de un *Protoperidinium* esférico, donde el crecimiento total en ancho de las suturas meridionales es igual al crecimiento total en ancho de las suturas paralelas al cingulum. Según este autor esa condición se debe cumplir para que la teca no sufra deformación al crecer.

En la realidad esto no sucede de una manera tan simple y en muchos casos las tecas viejas, con bandas intercalares anchas, no guardan las proporciones de las recién formadas. Este fenómeno se debe a que no todas las suturas crecen con la misma velocidad: mientras algunas de ellas alcanzan un ancho considerable, otras prácticamente no se ensanchan o lo hacen muy poco. No siempre se puede expli-

car con facilidad el porqué de estas diferencias de crecimiento. Tampoco existe uniformidad total en el crecimiento de determinada sutura en especies diferentes.

Sin embargo el grado de desarrollo en ancho de las bandas intercalares meridionales sigue ciertas leyes en *Peridinium* s. s. así como en *Proto-peridinium* aunque éstas se manifiestan de manera diferente en cada uno de estos géneros. En otras palabras, determinadas bandas intercalares meridionales adquieren siempre un mayor desarrollo en ancho que otras, pero las bandas intercalares que más crecen en *Peridinium* s. s. no son necesariamente las que más desarrollo alcanzan en *Proto-peridinium*. Estas diferencias de crecimiento, como se verá más adelante, dependen en gran parte del número de placas cingulares y de la posición de las suturas existentes entre las mismas y pueden ser explicadas si tenemos en cuenta el desplazamiento relativo que sufren las placas adcingulares entre sí y respecto a las cingulares, durante el crecimiento de la teca.

Al crecer una banda intercalar, las dos placas que la constituyen se van separando una de otra. El desplazamiento de una placa adcingular o cingular con respecto a su vecina de la misma serie, se produce en sentido perpendicular a la sutura de unión.

Entre las placas cingulares y las adcingulares no existe crecimiento intercalar perceptible.

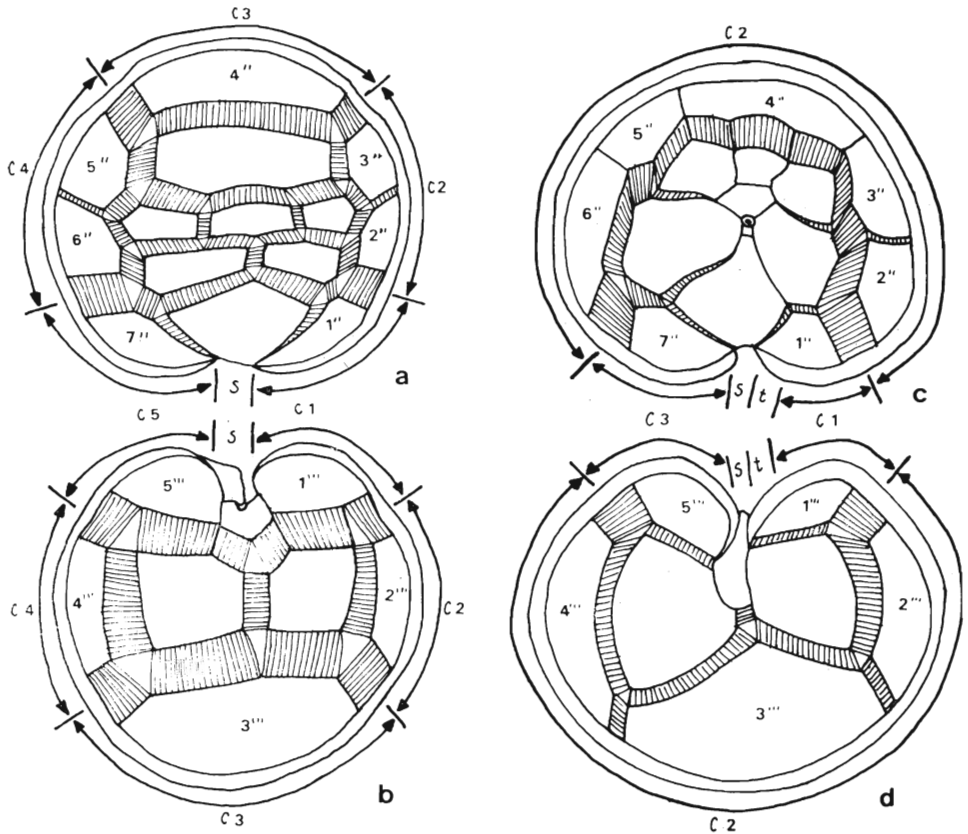


Fig. 1. - Esquemas comparativos que muestran el diferente desarrollo de las bandas intercalares en *Peridinium* s.s. y *Proto-peridinium* en relación a la posición de las placas cingulares. a: *Peridinium willei*, epiteca; b: *P. willei*, hipoteca; c: *Proto-peridinium depressum*, epiteca; d: *P. depressum*, hipoteca (c y d: de Graham, 1942, modificado).

En la posición de la sutura existente entre un par de placas adcingulares con respecto a una sutura intercingular pueden darse los dos casos extremos siguientes:

Caso A: la sutura entre dos placas adcingulares está alineada con una sutura intercingular. En este caso las dos placas adcingulares se van separando una de otra al mismo tiempo que las placas cingulares para dar lugar a una banda intercalar continua (linear). De esta manera, las bandas intercalares pueden desarrollarse un ancho notable sin que las placas adcingulares sufran un desplazamiento a lo largo del cingulum.

Caso B: la sutura entre dos placas adcingulares se encuentra alejada de una sutura intercingular. En este caso, para que pueda formarse una banda intercalar entre estas dos placas adcingulares, éstas tienen que sufrir un deslizamiento a lo largo del cingulum. Al parecer, en estos casos el crecimiento se produce de manera que haya un mínimo de deslizamiento de las placas adcingulares con respecto a las cingulares de modo que las bandas intercalares no llegan a ser muy anchas; o si el deslizamiento es nulo, las bandas intercalares no se desarrollan o adquieren aspectos de V con el vértice dirigido hacia el cingulum.

Entre estos dos casos extremos existe toda una serie de posibilidades intermedias. En general, se puede dar como regla para el crecimiento de las suturas existentes entre las placas adcingulares, lo siguiente: MIENTRAS MÁS CERCA SE ENCUENTRA LA SUTURA ENTRE DOS PLACAS ADCINGULARES DE UNA SUTURA INTERCINGULAR, MAYOR ES EL DESARROLLO EN ANCHO QUE PUEDE ALCANZAR LA PRIMERA Y VICEVERSA.

Esta regla, aunque con excepciones, se cumple para *Peridinium* s. s. y para *Proto-peridinium*.

En *Peridinium* s. s. las suturas 1"/2", 3"/4", 4"/5" y 6"/7" crecen en ancho más que las suturas 2"/3" y 5"/6" (fig. 1 a). En la hipoteca, las cuatro suturas interpostcingulares llegan a ser muy anchas (fig. 1 b). En el mapa tabular correspondiente (fig. 2) se ve que todas las suturas meridionales de bandas intercalares anchas están alineadas con las suturas existentes entre las placas cingulares (caso A). En cambio las dos suturas meridionales angostas de la epiteca se encuentran alejadas de una sutura intercingular (caso B).

En *Proto-peridinium*, las bandas intercalares meridionales que más se desarrollan son las 1"/2" y 6"/7", mientras que 2"/3", 3"/4", 4"/5" y 5"/6" suelen ser las que menor desarrollo alcanzan (fig. 1 c). En algunos *Proto-peridinium* estas cuatro bandas intercalares son angostas cerca del cingulum y se ensanchan al alejarse de éste. En la hipoteca, las dos suturas interpostcingulares ventrales alcanzan mayor ancho que las dos suturas interpostcingulares dorsales (fig. 1 d). En el mapa tabular (fig. 3) se ve que en *Proto-peridinium* sólo las bandas intercalares más anchas están alineadas con suturas intercingulares o son las que terminan cerca de éstas (caso A) mientras que las demás suturas meridionales terminan en diferentes puntos de la larga placa C 2 (caso B).

El crecimiento diferencial de las bandas intercalares es mucho más evidente en ejemplares viejos con bandas intercalares anchas que en aquellos de bandas intercalares poco desarrolladas.

Tanto en *Peridinium* s. s. como en *Proto-peridinium* existen excepciones a los esquemas de crecimiento de las bandas intercalares meridionales presentados y se deben principalmente a casos de tabulación atípica en lo que respecta al tamaño y disposición relativa de las placas cingulares y adcingulares.

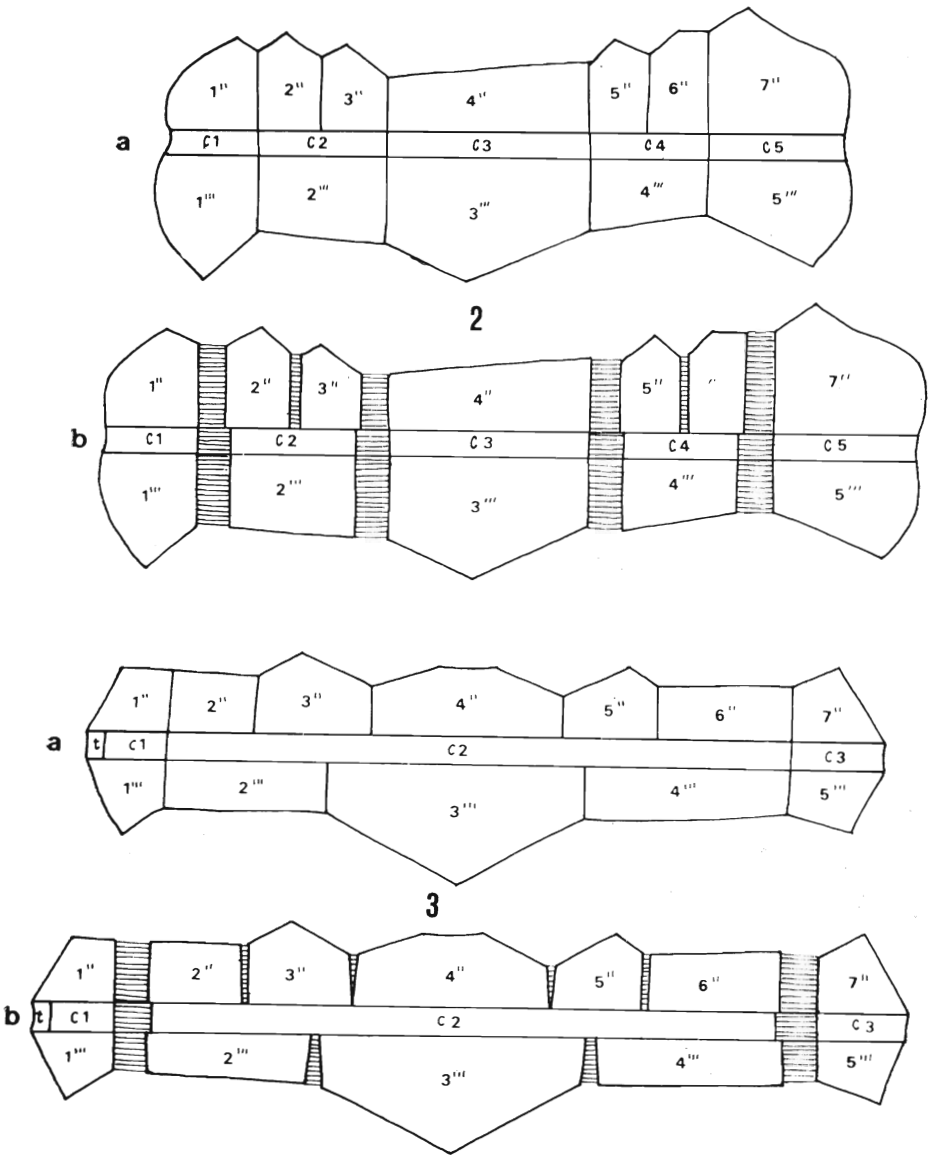


Fig. 2-3. — Mapas tabulares de la región cingular y adcingular en *Peridinium s.s.* y en *Protoperidinium* mostrando el diferente grado de desarrollo de las bandas intercalares en dependencia de la ubicación de las suturas inter-adcingulares con respecto a las suturas intercingulares. Las suturas alineadas con suturas intercingulares son las que mayor desarrollo alcanzan. 2: *Peridinium s.s.*; a: con suturas simples; b: con bandas intercalares desarrolladas. 3: *Protoperidinium*; a: con suturas simples; b: con bandas intercalares desarrolladas.

COMPARACION ENTRE *PERIDINIUM S. S.* Y *PALAEOPERIDINIUM*

El género *Palaeoperidinium* Deflandre está compuesto por un grupo más o menos reducido de especies fósiles basadas en quistes (ver Lentin & Williams, 1975) cuya paratabulación, y en algunos casos la ornamentación es semejante a la de *Peridinium (s. lato)*. Este es el caso de *Palaeoperidinium pyrophorum* (Eh-

renberg) Sarjeant, la especie tipo y la más estudiada del género (Lejeune-Carpentier, 1938; Sarjeant, 1967; Gocht & Netzel, 1976). Su similitud con las tecas de *Peridinium* s. s. es muy grande, sólo que en el caso de *Pal. pyrophorum* los caracteres ornamentales no se encuentran en la superficie externa, sino, como lo demuestran Gocht & Netzel (*op. cit.*), en su superficie interna y en relieve negativo. Inexplicablemente, tanto estos autores como Lejeune-Carpentier (*op. cit.*) comparan a *Pal. pyrophorum* con especies recientes del género *Protooperidinium* y no con *Peridinium* s. s.

Las placas en general y particularmente las placas cingulares en *Peridinium* s. s. poseen una disposición muy similar a la de las paraplasas de *Pal. pyrophorum*. Como consecuencia de esto las bandas intercalares y las zonas pandasaturales en uno y otro caso respectivamente presentan grandes semejanzas. En el epiquiste del fósil las zonas pandasaturales más anchas son 1''/2'', 3''/4'', 4''/5'' y 6''/7'', mientras que 2''/3'' y 5''/6'' son más angostas, o sea, exactamente el mismo esquema que se describe aquí para las bandas intercelares de *Peridinium* s. s. (fig. 4).

En otras especies de *Palaeoperidinium* no se conoce tan bien la paratabulación ni existen ilustraciones detalladas de todas las zonas pandasaturales, sin embargo, de acuerdo a los dibujos de Lejeune-Carpentier (1942), las paraplasas del pericingulum de *Pal. subconicoides* (Lejeune-Carpentier) Lentin & Williams se

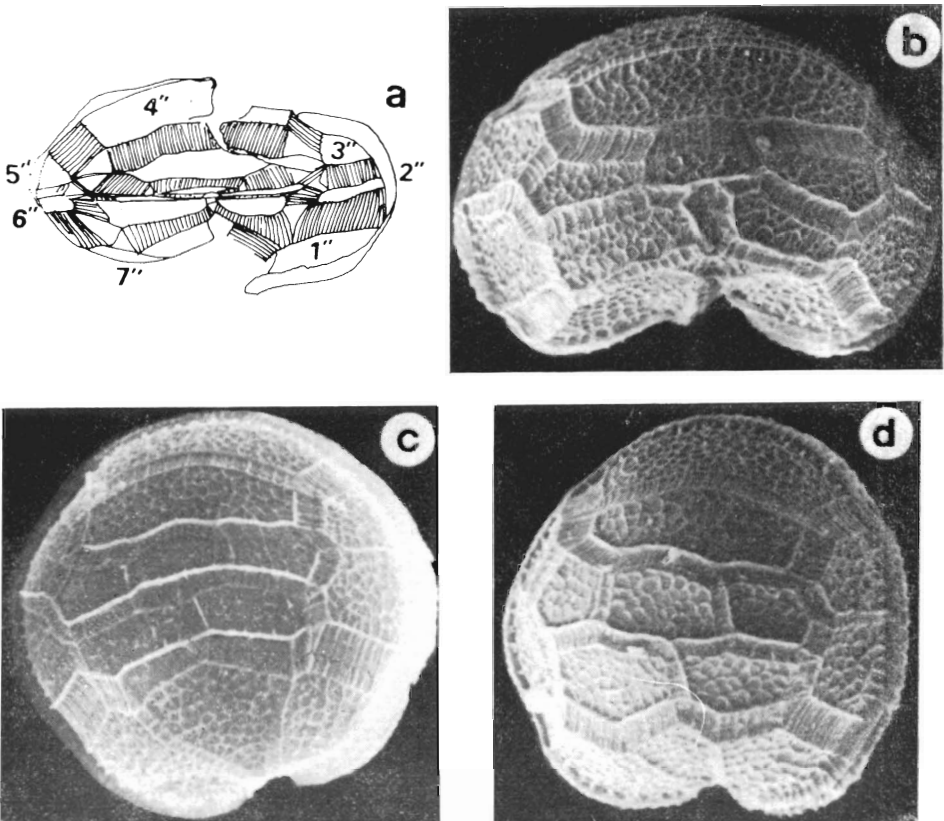


Fig. 4. — Comparación del desarrollo de las zonas pandasaturales del epiquiste de *Palaeoperidinium* con las bandas intercalares de epitecas de *Peridinium* s.s. a: *Palaeoperidinium pyrophorum* (redibujado de Lejeune-Carpentier, 1938); b: *Peridinium bipes*; c: *P. willei*; d: *P. volzii*.

ubicar en una posición relativa exactamente igual a la de las placas cingulares de *Peridinium* s. s. En el caso de *Pal. deflandrei* Lentin & Williams y *Pal. basilium* (Drugg) Drugg, no se conoce bien la paratabulación pericingular, pero a juzgar por el ancho notable de sus zonas pandasuturales meridionales dorsales (Deflandre, 1936, Pl. IV, fig. 4 y 6; 1966, Pl. 1 fig. 1 y 2; Evitt, 1955, Pl. 1, fig. 19), su pericingulum debe estar dividido de la misma manera que en *Pal. pyrophorum* y en *Pal. subconicoides*.

Existen otras similitudes importantes entre los quistes de *Palaeoperidinium* y las tecas de *Peridinium* s. s. El arqueopilo en el género fósil se forma mediante la separación del grupo de paraplasas 3', 1a, 2a, 3a, 3'', 4'' y 5''. Este tipo de arqueopilo que constituye un carácter genérico de *Palaeoperidinium*, se corresponde exactamente con lo que Boltovskoy (1973 a, 1975, 1976) llama "arqueopilo hemiepitecal", que en determinadas circunstancias se forma en las tecas de *Peridinium* s. s. por la separación de un grupo de siete placas equivalentes a las paraplasas del arqueopilo de *Palaeoperidinium*. (En los quistes de *Peridinium* s. s. se forma también el mismo tipo de arqueopilo, pero estos no reflejan con tanta exactitud la tabulación y la ornamentación de las tecas).

La diferencia principal entre la tabulación de *Peridinium* s. s. y la paratabulación de *Palaeoperidinium* es que en este último las paraplasas 1a y 3a llegan hasta el ápex y que en *Pal. pyrophorum* parece existir una paraplasa transicional en el pericingulum (que Gocht & Netzel, 1976, llama 1c). Pero las semejanzas son tantas que la extensa diagnosis genérica de *Palaeoperidinium* de Lentin & Williams (1975) podría aplicarse perfectamente a las especies de *Peridinium* s. s. de tabulación más o menos simétrica (*P. limbatum*, *P. bipes*, *P. willei* y otros), si se reemplaza la terminología usada para quistes por la correspondiente a estructuras tecales.

Gocht & Netzel (1976) al analizar las estructuras de *Pal. pyrophorum* mencionan que sus zonas pandasuturales no pudieron producirse por un crecimiento intercalar, ya que la pared de los quistes es una estructura homogénea, y se muestran a favor de la hipótesis del control genético que actúa independientemente sobre la morfogénesis de la teca y del quiste de un Dinoflagelado. Pero si las zonas pandasuturales no son producto de un crecimiento intercalar, ni tampoco se forman en contacto con una teca, cuya estructura copian, resultan inexplicable cómo diferentes quistes de una misma población aparecen con distinto desarrollo de sus zonas pandasuturales y cómo la superficie interna de estos quistes imita la estructura de una teca adulta hasta el punto de que sus zonas pandasuturales siguen las mismas leyes que las leyes de crecimiento de las bandas intercalares arriba descritas.

Aunque estos interrogantes quedan abiertos, las afinidades que existen entre las tecas de *Peridinium* s. s. y los quistes de *Palaeoperidinium* indican que indudablemente estos dos géneros se encuentran estrechamente emparentados.

BIBLIOGRAFIA

- BALECH, E., 1959. Two new genera of dinoflagellates from California. *Woods Hole, Biol. Bull.* 116 (2): 195-203.
- 1967. Dinoflagelados nuevos o interesantes del golfo de México y Caribe. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", Hidrob.* 2 (3): 77-144.
- 1963. Dos dinoflagelados de una laguna salobre de la Argentina. *Univ. Nac. La Plata, Notas del Museo* 20 (119): 111-123.
- 1974. El género *Protooperidinium* Bergh, 1881 (*Peridinium* Ehrenberg, 1831, partim). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", Hidrob.* 4 (1): 1-79.

- BOLTOVSKOY, A., 1973 a. Formación del arqueopilo en tecas de dinoflagelados. *Rev. Española Micropal.* 5 (1): 81-98.
- 1973 b. *Peridinium gatunense* Nygaard. Estructura y estereoultraestructura tecal (Dinoflagellida). *Physis B* 32 (85): 331-344.
- 1976. Estructura y estereoultraestructura tecal de dinoflagelados. II. *Peridinium cinctum* (Müller) Ehrenberg. *Physis B* 34 (89): 73-84.
- 1977. Estructura y estereoultraestructura tecal de dinoflagelados. III. *Peridinium bipes* Stein, forma *apoda* n.f. *Physis B* 35 (91): 147-155.
- BOURRELY, P., 1968. Note sur les peridiniens d'eau douce. *Protistologica* 4 (1): 5-14.
- DEFLANDRE, G., 1936. Microfossiles des silex Crétacés. I. Généralités Flagellés. *Ann. Paleontol.* 25: 151-191.
- 1966. Addendum a mon Mémoire: Microfossiles des silex Crétacés. *Cahiers Micropal.* 1 (2). *Arch. orig. Centre Docum.* C.N.R.S. N° 419: 1-9.
- EVITT, W. R., 1975. The archeopyle in cretaceous *Palaeoperidinium eurypylum* (Manum and Cookson) *comb. nov.*, and similar dinoflagellates. *Geoscience and Man* 11: 77-86.
- EVITT, W. R. & DAVIDSON, S. E., 1968. Dinoflagellate studies IV. Theca and cyst of recent freshwater *Peridinium limbatum* (Stokes) Lemmermann. *Stanford Univ. Publ., Geol. Sci.* 12 (2): 1-15.
- GOCHT, H. & NETZEL, H., 1977. Reliefstrukturen des Kreide-Dinoflagellaten *Palaeoperidinium pyrophorum* (Ehr.) im Vergleich mit Panzer-Merkmalen rezenter *Peridinium*-Arten. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 152 (3): 380-413.
- LEJEUNE-CARPENTIER, M., 1938. *Peridinium pyrophorum* Ehrenberg. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique* 14: 1-13.
- 1942. L'étude microscopique des silex. Péridiniens nouveaux ou peu connus. *Ann. Soc. Geol. Belgique* 65 (6): B 181-B 192.
- LENTIN, J. K. & WILLIAMS, G. L., 1975. A monograph of fossil peridinioid dinoflagellate cysts. *Bedford Inst. Oceanogr., Report Ser.* 75 (16): 1-237.
- LOEBLICH, A. R., III. 1969. The amphiesma or dinoflagellate cell covering. *Proc. North. American Conv., pt. G:* 867-929.
- PETERS, N. 1927. Das Wachstum des *Peridinium*panzers. *Zool. Anz.* 73: 143-148.
- SARJEANT, W. A. S., 1967. The genus *Palaeoperidinium* Deflandre 1934. (Dinophyceae). *Grana Palynol.* 7 (1): 241-258.
- STEIDINGER, K. A. & BALECH, E., 1977. *Scrippsiella subsalsa* (Ostenfeld) *comb. nov.* (Dinophyceae) with a discussion on *Scrippsiella*. *Phycologia* 16 (1): 69-73.