

QUISTES DE DINOFLAGELADOS DE SEDIMENTOS HOLOCENOS Y DINOFLAGELADOS MODERNOS DEL ESTUARIO DE BAHIA BLANCA, ARGENTINA

C. Marcela Borel ^{1,2}, Patricia M. Cervellini ^{1,3} y G. Raquel Guerstein ^{2,4}

¹ Inst. Arg. de Oceanografía. Camino La Carrindanga km 7,5 CC 804, 8000 Bahía Blanca, Argentina

² Dep. de Geología, Universidad Nacional del Sur, San Juan 670, 8000 Bahía Blanca, Argentina.

³ Dep. de Biología, Universidad Nacional del Sur, San Juan 670, 8000 Bahía Blanca, Argentina

⁴ CONICET.

RESUMEN

En este trabajo se comparan los dinoquistes de sedimentos intermareales holocenos (perfil Canal del Medio) con los resultados de un estudio cualitativo de dinoflagelados en el área de Puerto Cuatreros. Tanto las asociaciones subfósiles como las modernas fueron analizadas en el sector interno del estuario de Bahía Blanca. Todas las especies de dinoquistes holocenas registradas en los sedimentos de las planicies de marea pertenecen a la Familia Gonyaulacaceae: *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall, *Operculodinium centrocarpum* de procesos cortos, *Spiniferites bulloideus* (Deflandre y Cookson) Sarjeant, *Spiniferites* sp. cf. *S. pachydermus* (Rossignol) Reid, *Spiniferites bentorii* (Rossignol) Wall y Dale y *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Loeblich y Loeblich. Por otro lado, el estudio de dinoflagelados modernos en la columna de agua mostró una asociación que incluye formas desnudas o atecadas, como *Gymnodinium* sp. y formas tecadas como *Prorocentrum compressum* (Bailey) Abé, *Dinophysis* sp., *Protopteridinium conicum* (Gran) Balech, *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech y *Ceratium* spp. De estas especies actuales solamente *Protopteridinium conicum*, *Alexandrium tamarense* y *Gymnodinium* sp. producen quistes que pueden preservarse en el registro fósil. La forma móvil *Protoceratium reticulatum* (Claparède y Lachmann) Butschli que produce el dinoquiste *Operculodinium centrocarpum* no fue registrada hasta ahora en el fitoplancton del sector interno del estuario. Asimismo, las especies de *Gonyaulax*, tecas parentales de los dinoquistes del género *Spiniferites*, no fueron mencionadas para el plancton actual. Estas diferencias entre las asociaciones holocenas y las modernas sugieren cambios para el área de estudio, especialmente en la influencia oceánica y en otras condiciones del agua, como el contenido de nutrientes y la turbidez.

Palabras clave: Dinoquistes. Holoceno. Dinoflagelados modernos. Estuario de Bahía Blanca.

ABSTRACT

The aim of this work is to compare the dinocysts of holocene intertidal sediments (Canal del Medio profile) with the results of a qualitative study of dinoflagellates in the Puerto Cuatreros area. The subfossil and modern associations were analyzed in the inner sector of the Bahía Blanca estuary. All the holocene dinocyst species registered in the sediments of the tidal flats belong to Familia Gonyaulacaceae: *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre and Cookson) Wall, *Operculodinium centrocarpum* of short processes, *Spiniferites bulloideus* (Deflandre and Cookson) Sarjeant, *Spiniferites* sp. cf. *S. pachydermus* (Rossignol) Reid, *Spiniferites bentorii* (Rossignol) Wall and Dale and *Spiniferites ramosus* (Ehrenberg) Loeblich and Loeblich. Otherwise, the study of modern dinoflagellates in the water column showed an association that includes unarmored or athecate forms, such as *Gymnodinium* sp and armored or thecate forms like *Prorocentrum compressum* (Bailey) Abé, *Dinophysis* sp., *Protopteridinium conicum* (Gran)

Balech, *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech and *Ceratium* spp. From these living species only *Protoperidinium conicum*, *Alexandrium tamarense* and *Gymnodinium* sp. produce cysts that may be preserved in the fossil record. The motile form *Protoceratium reticulatum* (Claparede and Lachmann) Butschli that produces the dinocyst *Operculodinium centrocarpum* was not registered hitherto in the phytoplankton studies carried out in the inner part of the estuary. Likewise, the species of *Gonyaulax*, parental thecae of the dinocyst of the genus *Spiniferites*, were not mentioned for the modern plankton. These differences between holocene and modern associations suggest changes for the study area, especially in the oceanic influence and in other water conditions such as nutrient contents and cloudiness.

Key words: Dinocysts. Holocene. Modern dinoflagellates. Bahía Blanca estuary.

INTRODUCCION

La distribución actual de los dinoflagelados en los océanos depende fundamentalmente de la temperatura, la salinidad y el suministro de nutrientes (Edwards y Andrieu, 1992; Dale, 1996). Otros factores que controlan su crecimiento son la luz, la influencia de las mareas, la polución, la predación por otros organismos y la estratificación del agua (Zonneveld *et al.*, 2001). A una escala global, estos organismos fitoplanctónicos ocurren en bandas latitudinales amplias, formando asociaciones de latitudes bajas, medias y altas (Mudie y Harland, 1996). Los quistes de pared orgánica (dinoquistes) que forman parte de su ciclo de vida pueden preservarse en los sedimentos recientes a fósiles. En los estudios palinológicos del Cuaternario marino los dinoquistes otorgan información sobre las condiciones paleoceanográficas, constituyendo importantes proxy datos. Para nuestro país son escasos los registros de dinoquistes tanto en sedimentos marinos recientes (Wall *et al.*, 1977; Akselman, 1987; Grill y Guerstein, 1995) como en secciones cuaternarias (Borromei y Quattrocchio, 2001; Grill *et al.*, 2002; Vilanova *et al.*, 2005). En particular en el área del estuario de Bahía Blanca, se utilizaron estos indicadores en el estudio de las condiciones estuáricas del Holoceno medio a tardío (Grill y Quattrocchio, 1996; Gómez *et al.*, 2005; Borel y Gómez, 2006).

Para la utilización de los dinoquistes en la reconstrucción de los paleoambientes es necesario el conocimiento de las poblaciones actuales y sus requerimientos ecológicos. Si bien el fitoplancton del estuario de Bahía Blanca ha sido estudiado desde los años ochenta y las investigaciones abarcan diversos aspectos taxonómicos, ecológicos y experimentales, no existen trabajos específicos sobre dinoflagelados. Las únicas menciones del grupo para este ecosistema costero están incluidas en Gayoso (1988; 1999), Hoffmeyer *et al.* (1987) y Popovich (2004).

El objetivo fundamental de este trabajo es comparar los dinoquistes de sedimentos submareales e intermareales del perfil Canal del Medio (Holoceno tardío), con los resultados de un estudio cualitativo de dinoflagelados modernos en el área de Puerto Cuatros. Además se discute sobre las posibles causas de las diferencias entre las asociaciones subfósiles y modernas del estuario interno de Bahía Blanca.

Características del área de estudio

El estuario de Bahía Blanca es un sistema mesomareal con una superficie aproximada de 3.000 km². Está integrado por una densa red de canales de diversas dimensiones, orientados en dirección NO-SE y separados por islas y extensas planicies de marea. Se divide, según las condiciones físico-químicas del agua, en dos sectores. El sector interno es de mezcla parcial, con estratificación marcada en las áreas asociadas a la desembocadura de los

arroyos, pero con una fuerte tendencia a ser verticalmente homogéneo en épocas de bajas precipitaciones. El aporte de agua dulce lo proporciona principalmente el río Sauce Chico, en la cabecera, y el arroyo Napostá Grande, en las cercanías de Ingeniero White (Piccolo y Perillo, 1990). Las salinidades varían entre 15 ‰ durante los períodos lluviosos, a 30 ‰ en los períodos secos. En el sector externo, las salinidades son similares a las de las aguas de plataforma (34 ‰), con una distribución vertical homogénea. La temperatura decrece levemente desde la cabecera a la desembocadura, con una distribución vertical homogénea a lo largo de todo el estuario (Piccolo *et al.*, 1987).

En general, el estuario de Bahía Blanca es un ecosistema costero naturalmente eutrófico, con concentraciones de nutrientes extremadamente altas (Freije y Marcovecchio, 2004). Los valores de transparencia del agua, medidos con Disco Secchi, para la zona más interna del estuario son, en promedio, inferiores a 0,40 m (Cervellini, 2001).

El ciclo anual del fitoplancton en el estuario presenta una variación estacional caracterizada por otoños, donde persisten pocas especies netamente estuarinas; inviernos con una floración de diatomeas y veranos con picos de floraciones de corta duración de diatomeas pequeñas y fitoflagelados, entre los que se incluyen dinoflagelados. Los dinoflagelados se hallan siempre en menor volumen celular (Gayoso, 1999). El zooplancton se alimenta preferentemente de diatomeas de tamaño reducido y su acción de pastoreo regularía las poblaciones del fitoplancton (Cervellini, 2004).

MATERIALES Y METODOS

Las muestras de fitoplancton destinadas a la identificación taxonómica de los estados tecados móviles de los dinoflagelados se colectaron con red de plancton, sin mecanismo de cierre y de malla muy fina (30 µm de apertura de poro). Las mismas fueron fijadas con Lugol y se analizaron con microscopio

óptico. Los muestreos se realizaron en Puerto Cuatreros (Fig. 1), desde muelle, preferentemente durante la pleamar y en forma quincenal, de enero a diciembre de 1983.

Las muestras de sedimento, obtenidas a intervalos de 10 a 15 cm, provienen de una sección de 2,00 m de longitud, aflorante en la barranca erosiva del Canal del Medio (38° 49' S; 62° 17' O), estuario interno de Bahía Blanca (Fig. 1) y datada en ca. 3500 ¹⁴C años A.P. Para la extracción físico-química de los palinomorfos se procesaron entre 2 y 20 gramos de sedimento, empleándose una solución de pirofosfato de sodio (Na₄P₂O₇) para deflocular las arcillas, HCl 10% en frío para eliminar carbonatos, ZnCl₂ (d = 2,2 g/ml) para separar la fracción inorgánica y HF concentrado para eliminar silicatos.

No se realizó acetólisis ni se emplearon ácidos calientes para preservar los dinoquistes. El estudio palinológico se realizó con un microscopio Nikon Eclipse 600 del Laboratorio de Palinología de la Universidad Nacional del Sur. La clasificación de los dinoflagelados vivos y de los dinoquistes fósiles se realizó de acuerdo a Fensome *et al.* (1993).

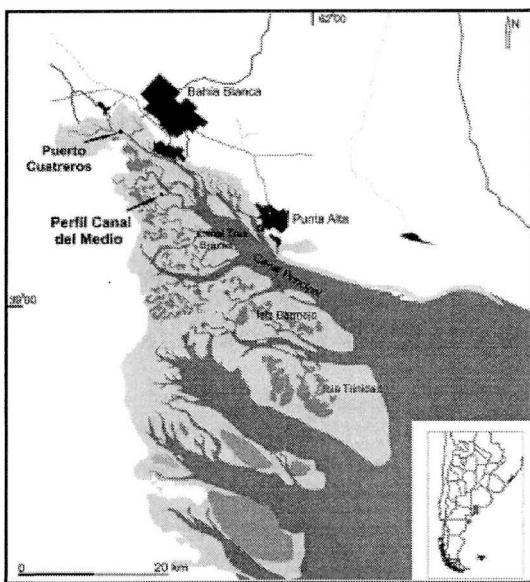


Figura 1. Mapa de ubicación: perfil holoceno y localidad de muestreo.

RESULTADOS

En la sección holocena Canal del Medio los espectros palinológicos tienen baja diversidad y similar composición.

Las asociaciones de dinoquistes están integradas únicamente por gonyaulacales. Las especies halladas se muestran en la Tabla 1 y en la Figura 2.a-f. El análisis cuantitativo de las secciones fósiles, indica que el taxón dominante en el 88 % de las muestras es *Operculodinium centrocarpum*, con frecuencias relativas variables entre 2 y 15 %, estimadas sobre la suma total de palinomorfos (Borel y Gómez, 2006). En el testigo PS2, sección del Holoceno medio a tardío del estuario externo, se registran asociaciones similares, aunque con mayores proporciones de dinoquistes (Gómez *et al.*, 2005). Además de los dinoquistes en ambos estudios se analizaron también los acritarcos, palinomorfos de afinidad biológica incierta.

El estudio de fitoplancton en la zona interna del estuario, indica la presencia de un número reducido de especies de dinoflagelados (Tabla 2 y Fig. 2.g-l) y subordinado a la diversidad de los otros grupos fitoplanctónicos, en particular las diatomeas. Además de las especies citadas, se puede señalar la presencia de escasos ejemplares de *Ceratium* spp. Algunas especies de los géneros citados son potencialmente tóxicas para peces (larvas y juveniles), copépodos bentónicos, anostráceos planctónicos y otros organismos del bentos como los moluscos. Sin embargo no existen datos de mareas rojas en el estuario de Bahía Blanca.

En la Tabla 2 se establece la relación entre los estados tecados móviles identificados en el estuario con los dinoquistes que producen. Esta correspondencia fue obtenida de estudios realizados por diversos autores.

Tabla 1. Lista taxonómica de especies de dinoquistes holocenos y su relación con el estado tecado móvil

NOMBRE DEL DINOQUISTE FOSIL	NOMBRE DEL DINOFLAGELADO TECADO PARENTAL
Division DINOFLAGELLATA (Bütschli) Fensome <i>et al.</i> 1993 Clase DINOPHYCEAE Pascher 1914 Orden GONYAULACALES Taylor 1980 Suborden GONYAULACINAEAE (autonym) Familia GONYAULACACEAE Lindemann 1928 Subfamilia CRIBOPERIDINIOIDEAE Fensome <i>et al.</i> 1993	Division DINOFLAGELLATA (Bütschli) Fensome <i>et al.</i> 1993 Clase DINOPHYCEAE Pascher 1914 Orden GONYAULACALES Taylor 1980 Suborden GONYAULACINAEAE (autonym) Familia GONYAULACACEAE Lindemann 1928 Subfamilia CRIBOPERIDINIOIDEAE Fensome <i>et al.</i> 1993
Género <i>Operculodinium</i> (Wall 1967) Matsuoka <i>et al.</i> 1997 <i>Operculodinium centrocarpum</i> (Deflandre y Cookson) <i>sensu</i> Wall 1967 <i>Operculodinium centrocarpum</i> (Deflandre y Cookson) <i>sensu</i> Wall 1967 de procesos cortos	Género <i>Protoceratium</i> Bergh 1881 <i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>) <i>Protoceratium reticulatum</i> (= <i>Gonyaulax grindleyi</i>)
Subfamilia Incierta Género <i>Spiniferites</i> Mantel <i>emend.</i> Sarjeant 1970 <i>Spiniferites bulloideus</i> (Deflandre y Cookson) Sarjeant 1970 <i>Spiniferites</i> sp. cf. <i>S. pachydermus</i> (Rossignol) Reid, 1974 <i>Spiniferites bentorii</i> (Rossignol) Wall y Dale 1970 <i>Spiniferites ramosus</i> (Ehrenberg) Loeblich y Loeblich	Subfamilia Gonyaulacoideae Género <i>Gonyaulax</i> Diesing 1866 <i>Gonyaulax scrippsae</i> Kofoid 1911 <i>Gonyaulax spinifera</i> Claparède y Lachman complex <i>Gonyaulax digitalis</i> (Pouchet) Kofoid 1911 <i>Gonyaulax spinifera</i> Claparède y Lachman complex

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los espectros de dinoquistes registrados en los análisis palinológicos de sedimentos holocenos del estuario de Bahía Blanca, revelan la presencia de especies del orden Gonyaulacales, que corresponden a formas autotróficas, eurihalinas y euritermas.

Estas especies de dinoflagelados no se han reconocido en su estado planctónico en los estudios del área interna del estuario. El dinoquiste más frecuente en los espectros fósiles del estuario es *Operculodinium centrocarpum*. A pesar de ser una especie cosmopolita que se adapta a amplias condiciones de salinidad y temperatura, la

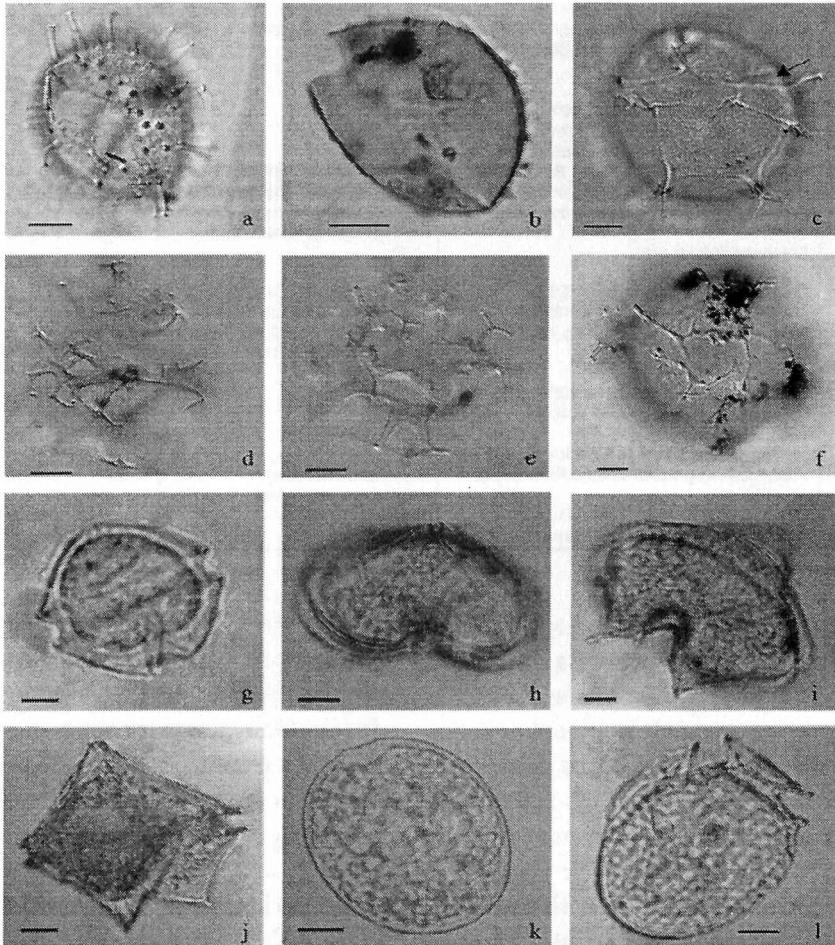


Figura 2. a, *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall. b, *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall - de procesos cortos. c, *Spiniferites* sp. cf. *S. pachydermus* (Rossignol) Reid, la flecha indica el arqueopilo/arrow shows archeopyle. d-e, *Spiniferites bulloideus* (Deflandre y Cookson) Sarjeant, d, foco alto/high focus, e, foco bajo/low focus. f, *Spiniferites bentorii* (Rossignol) Wall y Dale. g, *Alexandrium tamarense* (Gran) Balech. h-j, *Protoperidinium conicum* (Paulsen) Balech, h, vista apical oblicua/oblique apical view, i, vista antapical oblicua/oblique antapical view, j, vista ventral oblicua/oblique ventral view. k, *Prorocentrum compressum* (Bailey) Abé. l, *Dinophysis* sp. Escala gráfica = 10 μm /Scale bar = 10 μm .

Tabla 2. Lista taxonómica de las especies de dinoflagelados modernos y su relación con los dinoquistes

with the dinocysts. NOMBRE DEL DINOFLAGELADO (Estado tectado móvil)	NOMBRE DEL DINOQUISTE
Division DINOFLAGELLATA (Bütschli) Fensome et al. 1993 Clase DINOPHYCEAE Pascher 1914 Orden Gymnodinales Apstein 1909 Suborden Gymnodiniineae (Autonomia) Familia Gymnodiniaceae (Bergh 1881) Lankester 1885 Género <i>Gymnodinium</i> Stein 1878 <i>Gymnodinium</i> sp.	Dos especies (<i>G. breve</i> y <i>G. catenatum</i>) producen quistes de resistencia (Matsuoka y Fukuyo, 2000)
Orden Prorocentrales Lemmermann 1910 Familia Prorocentraceae Stein 1883 Género <i>Prorocentrum</i> Ehrenberg 1834 <i>Prorocentrum compressum</i> (Bailey) Abé 1967	No se han observado quistes en sedimentos recientes de <i>Prorocentrum</i> (Matsuoka y Fukuyo, 2000)
Orden Peridinales Haeckel 1894 Suborden Peridiniineae (Autonomia) Familia Protoperidiniaceae Balech 1988 Subfamilia Protoperidinioidae Balech 1988 Género <i>Protoperidinium</i> Bergh 1881 <i>Protoperidinium confucium</i> (Gran) Balech 1974 <i>Protoperidinium</i> spp.	Las especies de <i>Protoperidinium</i> producen quistes de pared orgánica pigmentada ("round brown") que reciben distintos nombres morfogenéricos (Head, 1996) 
Orden Dinophysiales Kofoid 1926 Familia Dinophysiaceae Stein 1883 Género <i>Dinophysis</i> Ehrenberg 1839 <i>Dinophysis</i> sp.	No se mencionan quistes de <i>Dinophysis</i> en sedimentos recientes o fósiles, sin embargo Reguera Ramirez (2003) registró quistes de resistencia en especies actuales.
Orden Gonyaulacales Taylor 1980 Suborden Goniodomineae Fensome et al., 1993 Familia Goniodomaceae Lindemann 1928 Subfamilia Helgolandioidae Fensome et al., 1993 Género <i>Alexandrium</i> (Halim) Balech <i>Alexandrium tamarensis</i> (Labour) Balech	<i>Alexandrium tamarensis</i> produce quistes esféricos a elipsoidales, transparentes (Matsuoka y Fukuyo, 2000).

forma vegetativa móvil *Protoceratium reticulatum*, que produce esta forma de resistencia, no ha sido mencionada hasta el momento como parte del fitoplancton actual del área de estudio. El otro grupo de gonyaulacales importante en los sedimentos holocenos corresponde a las especies del género *Spiniferites*, propias de ambientes neríticos a oceánicos. Los dinoquistes de este género son producidos por distintas especies de *Gonyaulax* (Tabla 1), estado móvil que tampoco ha sido identificado en las muestras de plancton del estuario. Las condiciones de turbidez ocasionada por sedimento o detrito orgánico en suspensión, que reducen la penetración de la luz, limitarían la distribución actual de estas especies autotróficas.

Por otra parte, la asociación planctónica comprendió formas de varios órdenes de dinoflagelados (Tabla 2), estando representados los Gonyaulacales solamente por escasas formas móviles de *Alexandrium tamarensis*. Esta especie es altamente tóxica y su expansión geográfica en las costas sudamericanas se advirtió luego de una intensa marea roja ocurrida en Argentina en 1980 (Santinelli et al., 2002).

Sus dinoquistes no se han observado en los sedimentos holocenos del estuario de Bahía Blanca.

En las muestras fósiles tampoco fueron halladas formas que puedan vincularse con *Dinophysis*, otro de los géneros mencionados para el fitoplancton. A pesar de los quistes de

resistencia, de doble pared y ornamentación areolada, análoga a la de las grandes placas hipotecales, descritos por Reguera Ramírez (2003) para *Dinophysis acuta*, no hay menciones de estas formas en la bibliografía palinológica. Esto podría deberse a que estos dinoquistes sean muy lábiles y difícilmente preservables.

Popovich (2004) registra una asociación de dinoflagelados dentro del fitoplancton similar a la descrita en este estudio. Menciona además la presencia de *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III, una especie autotrófica cuya teca es calcárea y forma quistes que no se recuperan palinológicamente por ser disueltos por el ácido clorhídrico.

Los dinoflagelados de la familia Protoperidiniaceae son principalmente heterotróficos, por lo que su presencia en los ambientes actuales está vinculada, en forma directa o indirecta, a la disponibilidad de nutrientes. En el fitoplancton del estuario de Bahía Blanca se reconocieron sólo unas pocas especies de Protoperidinium. Si bien los quistes de resistencia de la familia Protoperidiniaceae son comunes en los estudios palinológicos del Holoceno de distintas partes del mundo, no fueron hasta el momento recuperados en los sedimentos fósiles del estuario de Bahía Blanca. Tampoco se reconocieron dinoquistes de otros grupos heterotróficos como Gymnodiniales, actualmente presentes en el fitoplancton. Estas diferencias encontradas entre las asociaciones de dinoflagelados actuales y los registros holocenos podrían responder a un incremento en el contenido de nutrientes del agua, probablemente relacionados con la contaminación antropogénica.

En general, la escasa representatividad de los dinoflagelados en el fitoplancton del estuario, en particular de aquellos capaces de producir quistes de resistencia, explica las bajas frecuencias relativas (menos de 5 %) y diversidad de dinoquistes (sólo 3 especies) en los espectros palinológicos de sedimentos de

planicies de marea actuales (Grill y Guerstein, 1995). En las planicies de marea holocenas del Canal del Medio, los datos cualitativos y cuantitativos de los dinoquistes, que alcanzan un 20 % sobre el total del espectro (Borel y Gómez, 2006), sugieren condiciones de menor turbidez y con una mayor influencia de aguas oceánicas, en el sector interno del estuario, a los ca. 3.500 años ¹⁴C A.P.

Este análisis comparativo entre las formas de resistencia de los ambientes intermareales a submareales fósiles, y las formas móviles de los mismos ambientes modernos, muestra la necesidad de profundizar este tipo de estudios para la utilización de los dinoquistes en la reconstrucción de las condiciones paleoceanográficas del Cuaternario.

Agradecimientos. Este estudio es una contribución a los proyectos FONCyT (PICTs: 07-14653; 07-14652 y 07-9659) y PIP 6416. Al IADO por la colaboración brindada en las campañas para la recolección de muestras.

REFERENCIAS

- Akselman, R. 1987. Quistes planctónicos de dinofíceas en áreas de plataforma del Atlántico Sudoccidental, I, Reporte taxonómico de la familia Peridiniaceae Ehrenberg. Bolm. Inst. Oceanog. 35: 17-32.
- Borel, C.M. y Gómez, E.A. 2006. Palinología del Holoceno del Canal del Medio, estuario de Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina). Ameghiniana 43: 399-412.
- Borromei, A.M. y Quattrocchio. M.E. 2001. Palynological study of Holocene marine sediments from Bahía Lapataia, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Revista Española de Micropaleontología 33: 61-70.
- Cervellini, P.M. 2001. Variabilidad en la abundancia y retención de larvas de crustáceos decápodos en el estuario de Bahía Blanca,

- Provincia de Buenos Aires, Argentina. Invest. Mar. 29: 25-33.
- Cervellini, P.M. 2004. Crustáceos pelágicos. En: M.C. Piccolo y M.S. Hoffmeyer (eds.), Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca, Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 163-170.
- Dale, B. 1996. Dinoflagellate cysts ecology: modeling and geological applications. En: Jansonius, J. & McGregor, D.C. (eds), Palynology: principles and applications; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 3: 1249-1275.
- Edwards, L.E. y Andrieu, A.S. 1992. Distribution of selected dinoflagellate cysts in modern marine sediments. En: M.J. Head & Wrenn, J.H. (eds), Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs; American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, p. 69-87.
- Fensome, R.A., Taylor, F.J.R., Norris, G., Sarjeant, W.A.S., Wharton, D.I. y Williams, G.L. 1993. A classification of fossil and living dinoflagellates. Micropalaeontology Press Special Paper 7, 351 pp. New York.
- Freije, R.H. y Marcovecchio, J. 2004. Oceanografía química. En: M.C. Piccolo y M.S. Hoffmeyer (eds.), Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca, Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 69-78.
- Gayoso, A.M. 1988. Variación estacional del fitoplancton en la zona más interna del estuario de Bahía Blanca (Argentina). Gayana Botánica 45: 241-248.
- Gayoso, A.M. 1999. Seasonal succession patterns of phytoplankton in the Bahía Blanca estuary (Argentina). Botánica Marina 42: 367-375.
- Gómez, E.A., Martínez, D.E., Borel, C.M., Guerstein, G.R. y Cusminsky, G.C. 2005. Submarine evidence of Holocene sea-level fluctuations in the Bahía Blanca estuary, Argentina. Journal of South American Earth Sciences 20: 139-155.
- Grill, S.C. y Quattrocchio, M.E. 1996. Fluctuaciones eustáticas durante el Holoceno a partir del registro de paleomicroplancton; arroyo Napostá Grande, sur de la provincia de Buenos Aires. Ameghiniana 33: 435-442.
- Grill, S. y Guerstein, G.R. 1995. Estudio palinológico de sedimentos superficiales en el estuario de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires, Argentina. Polen 7: 41-49.
- Grill, S., Borromei, A.M., Quattrocchio, M., Coronato, A., Bujalesky, G. y Rabassa, J. 2002. Palynological and sedimentological analysis of recent sediments from Río Varela, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. Revista Española de Micropaleontología 34: 145-161.
- Head, M.J. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. En: Jansonius, J. and McGregor, D.C. (eds), Palynology: principles and applications; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 3: 1197-1248.
- Hoffmeyer, M.S., Tumini, L., Pettigrosso, R.E., Barría, M.S. y Contardi, E.T. 1997. Estudio de la calidad de agua en la ría de Bahía Blanca. Capítulo III: Biología. Informe final. Instituto Argentino de Oceanografía. 90 pp.
- Matsuoka, K. y Fukuyo, Y. 2000. Guía técnica para el estudio de quistes de dinoflagelados actuales. WESTPAC-HAB/WESTPAC/IOC.
- Mudie, P.J. y Harland, R. 1996. Chapter 21. Aquatic Quaternary. En: J. Jansonius y D.C. McGregor (eds.), Palynology: principles and applications, American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, pp. 843-877.
- Piccolo, M.C. y Perillo, G.M. 1990. Physical characteristics of the Bahía Blanca Estuary (Argentina). Estuarine, Coastal and Shelf Science 34: 303-347.
- Piccolo, M.C., Perillo, G.M.E. y Arango, J.M. 1987. Hidrografía del estuario de Bahía Blanca, Argentina. Geofísica 26: 75-89.
- Popovich, C.A. 2004. Fitoplancton. En: M.C. Piccolo y M.S. Hoffmeyer (eds.), Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca, Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, pp. 91-100.
- Reguera Ramírez, B. 2003. [Biología, autoecología y toxicología de las principales especies del género *Dinophysis* asociadas a episodios de

intoxicación diarreogénica por bivalvos (DSP)]
Tesis doctoral, Instituto Español de Oceanografía, C.O. de Vigo. Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona, (inédito), 311 pp.

Santinelli, N, Sastre, V. y Esteves, J.L. 2002. Episodios de algas nocivas en la Patagonia Argentina. En: E.A. Sar, M.E. Ferrario y B. Reguera (eds.) Floraciones algales nocivas en el Cono Sur Americano. Instituto Español de Oceanografía, pp: 199-208

Vilanova, I., Prieto A.R. y Espinosa, M. 2005. Palaeoenvironmental evolution and sea-level fluctuations along the southeastern Pampa grasslands coast of Argentina during the Holocene. *Journal of Quaternary Science* 21: 227-242.

Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. y Smith, W. 1977. The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic ocean and adjacent seas. *Marine Micropaleontology* 2: 121-200. Amsterdam.

Zonneveld, K.A.F., Hoek, r., Brinkhuis, H., Willems, H. 2001. Geographical distributions of organic-walled dinoflagellate cysts in surficial sediments of the Benguela upwelling region and their relationship to upper ocean conditions. *Progress in Oceanography* 48: 25-72.