







Diversidad de dinoflagelados atecados del orden Gymnodiniales (Dinophyceae), con énfasis en aquellos formadores de florecimientos algales nocivos en las costas del Pacífico Mexicano

Diversity of athecate dinoflagellates of the order Gymnodiniales (Dinophyceae), with emphasis on those that form harmful algal blooms on the Mexican Pacific coast

Alexis Escarcega-Bata^{1,2,5} , María Luisa Núñez Resendiz² , Mary Carmen Ruiz-de la Torre⁴ , Kurt M. Dreckmann² , María Eugenia Zamudio-Resendiz³ , Abel Senties² 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El orden Gymnodiniales está compuesto por 11 familias, 63 géneros y 641 especies taxonómicamente válidas. Estos dinoflagelados se caracterizan por presentar una pared celular muy frágil. Además, algunas especies pueden llegar a producir potentes toxinas e incluso tienen la capacidad para formar grandes florecimientos. Los estudios enfocados en conocer la diversidad de este grupo, en el caso de las costas del Pacífico Mexicano, siguen siendo limitados, a pesar de la importancia económica, social y ecológica de estos microorganismos. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue realizar un listado florístico a partir de una revisión bibliográfica, que integre únicamente a los registros respaldados por micrografías, para conocer la diversidad de dinoflagelados atecados del orden Gymnodiniales presentes en el Pacífico Mexicano, con énfasis en aquellos formadores de florecimientos algales nocivos.

Métodos: La búsqueda de información se realizó en publicaciones (artículos y capítulos de libros), desde el primer registro (1943) hasta la actualidad (noviembre 2022). Cada registro fue confirmado únicamente mediante la existencia de micrografías ópticas y de electrónicas de barrido.

Resultados clave: El Pacífico Mexicano está conformado por 11 estados costeros, donde actualmente se tiene reportada la presencia de 10 familias, 31 géneros y 103 especies (16% del total de las registradas a nivel mundial) para el orden Gymnodiniales. De las 11 familias que conforman a este orden, la familia Gymnodiniaceae agrupó 29% del total de especies registradas para el Pacífico Mexicano, donde los géneros *Gymnodinium* y *Gyrodinium* presentaron el mayor número de especies.

Conclusiones: La evidencia presentada en este estudio demostró que existe una baja diversidad para este orden en el Pacífico Mexicano, por lo que es necesario implementar un mayor esfuerzo de muestreo, además de incursionar en diferentes herramientas moleculares que permitan obtener una mejor aproximación a la diversidad alfa en las costas mexicanas.

Palabras clave: FAN, Gymnodiniaceae, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, herramientas moleculares.

Abstract:

Background and Aims: The order Gymnodiniales is composed of 11 families, 63 genera and 641 taxonomically valid species. These dinoflagellates are characterized by having a very fragile cell wall. In addition, some species can produce phycotoxins and form dense blooms. In the case of the Mexican Pacific coast, studies focused on knowing the diversity of this group are still limited, despite the economic, social, and ecological importance of these microorganisms. Therefore, the objective of this study was to make a floristic list from a bibliographical review, integrating only the records supported by micrographs, to know the diversity of athecate dinoflagellates of the order Gymnodiniales present in the Mexican Pacific Ocean, with emphasis on those that form harmful algal blooms.

Methods: The search for information was carried out in publications (articles and book chapters), from the first record (1943) to the present (November 2022). Each record was confirmed only by the existence of optical and scanning electron micrographs.

Key results: The Mexican Pacific is made up of 11 coastal states, where the presence of 10 families, 31 genera and 103 species (which represents 16% of the total number of species recorded worldwide) is currently reported for the order Gymnodiniales. Of the 11 families that make up this order, the Gymnodiniaceae family grouped 29% of the total number of species recorded for the Mexican Pacific, where the genera *Gymnodinium* and *Gyrodinium* presented the largest number of species.

Conclusions: The evidence presented in this study showed that there is a low diversity for this order in the Mexican Pacific, so it is necessary to implement a greater sampling effort, in addition to venturing into different molecular tools that allow obtaining a better approximation of the diversity in the Mexican coasts.

Key words: Gymnodiniaceae, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, HAB, molecular tools.

¹Universidad Autónoma Metropolitana, Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

²Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, Laboratorio de Macroalgas Marinas y Salobres, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

³Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Hidrobiología, Laboratorio de Fito-plancton Marino y Salobre, Apdo. postal 55-535, 09340 Cd. Mx., México.

⁴Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas, Apdo. postal 22280, 22860 Ensenada, Baja California, México. <https://ror.org/05xwqc167>

⁵Autor para la correspondencia: alexisescarcega14@gmail.com

Recibido: 31 de agosto de 2022.

Revisado: 26 de septiembre de 2022.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 25 de noviembre de 2022.

Publicado Primero en línea: 18 de enero de 2023.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 130 (2023).



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

Citar como: Escarcega-Bata, A., M. L. Núñez Resendiz, M. C. Ruiz-de la Torre, K. M. Dreckmann, M. E. Zamudio-Resendiz y A. Senties. 2023. Diversidad de dinoflagelados atecados del orden Gymnodiniales (Dinophyceae), con énfasis en aquellos formadores de florecimientos algales nocivos en las costas del Pacífico Mexicano. Acta Botanica Mexicana 130: e2126. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm130.2023.2126>

Introducción

Los dinoflagelados constituyen, después de las diatomeas, el segundo grupo más diverso y abundante dentro del fitoplancton marino. Actualmente, se registran aproximadamente 2500 especies vivas, divididas en cinco clases, 16 órdenes, 65 familias y 259 géneros (Gómez, 2012; Guiry y Guiry, 2022). La identificación morfológica tradicional de estos organismos se basa en las características de su pared celular. Con base en esto, Lindemann (1928) clasificó a los dinoflagelados en dos grupos: Thecales (dinoflagelados tecados) y Athecales (dinoflagelados atecados o desnudos). Los dinoflagelados atecados (Fig. 1) se caracterizan principalmente por tener una pared celular muy frágil compuesta por vesículas delgadas y aplanadas. Los criterios para la identificación de las diferentes especies de Gymnodiniales, hasta principios del año 2000, solían basarse en la ubicación, forma y desplazamiento del *cingulum* y *sulcus*, pero estos caracteres no eran suficientes ni apropiados para poder discriminar entre los diferentes géneros (Fensome et al., 1993; Daugbjerg et al., 2000).

En la actualidad, el estudio de los dinoflagelados atecados sigue teniendo limitaciones. Una de ellas, siendo la principal, es la poca resistencia que estos organismos tienen frente a los fijadores (formaldehído), por lo que se vuelve aún más compleja la identificación a nivel de especie (Gárate-Lizárraga, 2020). Esto ha generado un problema que con el tiempo llevó a los taxónomos a realizar identificaciones o descripciones incorrectas de las diferentes especies atecadas (Escarcega-Bata et al., 2022). A pesar de los esfuerzos de identificación a través de múltiples técnicas de microscopía, no ha sido posible conocer la diversidad real del grupo, debido a que estos organismos presentan un ciclo de vida complejo y una plasticidad fenotípica alta (Reñé et al., 2015; Gárate-Lizárraga, 2020; Escarcega-Bata et al., 2021). A partir de la década de 1990, se comenzaron a abordar nuevas técnicas de identificación en dinoflagelados mediante la extracción y amplificación de ADN ribosómico, pero esto solo era posible con especies disponibles en cultivos monoclonales (Hinnebusch et al., 1981). Un problema derivado de esta metodología es que muchas de las especies atecadas presentan una alimentación de tipo mixotrófica y heterótrofa, lo que complica la obtención de cultivos de dinoflagelados (Saunders et al., 1997; López-

García et al., 2001). Como resultado de este problema, Bolch (2001) propuso un enfoque para la identificación molecular de especies mediante la amplificación por PCR de genes del ADNr en quistes y células individuales (Single cell-PCR), lo que permitió la obtención de secuencias para especies que no son muy abundantes en el medio marino.

Por otro lado, la integración de herramientas moleculares en la identificación de dinoflagelados del orden Gymnodiniales ha permitido realizar cambios en la sistemática del grupo en todos los niveles jerárquicos. Tal es el caso del trabajo de Daugbjerg et al. (2000), quienes analizaron secuencias del gen 28s del ADNr de especies de los géneros *Gymnodinium* Stein y *Gyrodinium* Kofoid & Swezy, comparando secuencias, y erigiendo tres nuevos géneros (*Akashiwo* Hansen & Moestrup, *Karenia* Hansen & Moestrup y *Karlodinium* Larsen). De los resultados obtenidos observaron que el carácter morfológico que permitía diferenciar entre géneros era el complejo de la estructura o surco apical. Sin embargo, en el estudio de Gómez et al. (2011), la filogenia molecular de géneros como *Gymnodinium* da como resultado grupos polifiléticos, lo que complica aún más su clasificación y da paso a nuevos análisis exploratorios con marcadores moleculares más específicos. Otros estudios moleculares, como los de Hu et al. (2018) y Hyeon et al. (2020), han permitido redefinir especies como *Margalefidinium fulvescens* (Iwataki, Kawami & Matsuoka) Gómez, Richlen & Anderson (= *Cochlodinium fulvescens*) y *Torquentidium flavescens* (Kofoid & Swezy) Shin, Li & Matsuoka (= *Gyrodinium flavescens*). Asimismo, estudios como los de Takahashi et al. (2019) y Ok et al. (2020) han logrado describir nueva diversidad a nivel específico y genérico.

En el caso de la costa del Pacífico Mexicano (PM) (Fig. 2), la diversidad de dinoflagelados atecados se conoce exclusivamente con base en su morfología (Licea et al., 1995; Esqueda-Lara y Hernández-Becerril, 2010; Meave del Castillo et al., 2012; Almazán-Becerril et al., 2016; Gárate-Lizárraga, 2020; Escarcega-Bata et al., 2022). Adicionalmente, el único estudio de evaluación molecular en especies atecadas es el realizado por Escarcega-Bata et al. (2021), donde se detectó mediante marcadores moleculares (genes 18S y 28S del ADNr), un problema en la clasificación actual de varias familias del orden Gymnodiniales, a partir de muestras colectadas en Bahía Todos Santos, Baja California. El

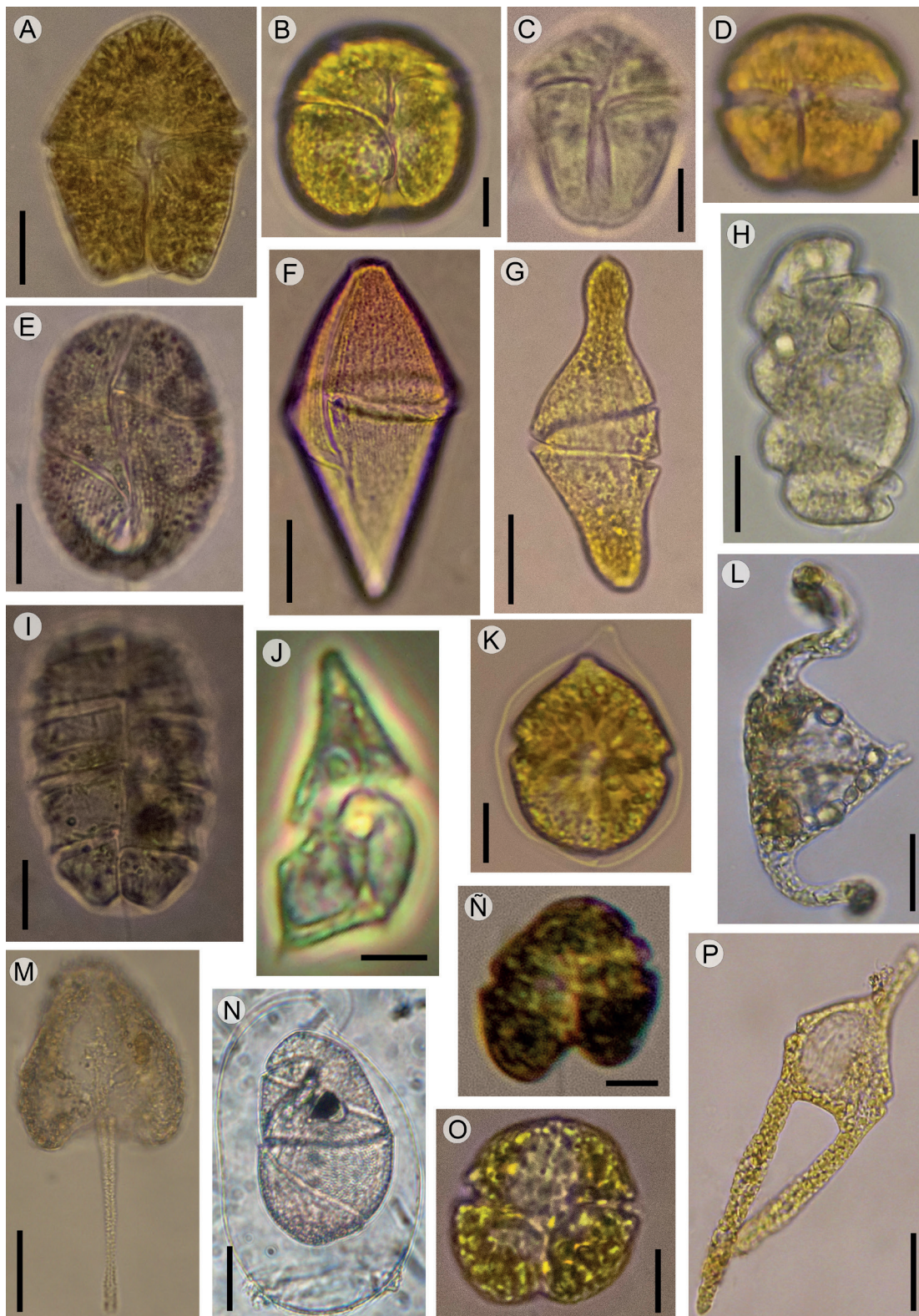


Figura 1: Especies de dinoflagelados atecados del orden Gymnodinales, registradas para las costas del Pacífico Mexicano: A. *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) Hansen & Moestrup; B. *Gymnodinium incisum* Kofoid & Swezey; C. *Gymnodinium* sp.; D. *Gymnodinium impudicum* (Fraga & Bravo) Hansen & Moestrup; E. *Gyrodinium dorsum* Kofoid & Swezey; F. *Gyrodinium corallinum* Kofoid & Swezey; G. *Pselodinium fusus* (Schütt) Gómez; H. *Warnowia juno* (Schütt) Schiller; I. *Polykrikos kofoidii* Chatton; J. *Dicroerisma* sp.; K. *Kirithra sigma* Hu, Li, Shin & Tang; L. *Gynogonadinium aequatoriale* Gómez; M. *Greuetodinium cylindricum* (Greuet) Loeblich III; N. *Warnowia maxima* (Kofoid & Swezey) Lindemann; Ñ. *Karenia* sp.; O. *Takayama helix* Salas, Bolch, Botes & Hallegraeff; P. *Ceratoperidinium margalefii* Loeblich III. Escalas B, D, J, Ñ, O = 10 µm; C, H, K, L, P = 15 µm; A, E, G, I = 20 µm; F, M = 30 µm; N = 60 µm. Las figuras A-G, I, K, Ñ, O fueron registradas para la Bahía de Todos Santos, Baja California y las figuras H, J, L, M, P se registraron para la Bahía de Acapulco, Guerrero.

objetivo de este estudio fue realizar un listado florístico a partir de una revisión bibliográfica, que integre únicamente a los registros respaldados por microfotografías, para conocer la diversidad de dinoflagelados atecados del orden Gymnodinales distribuidos a lo largo del PM, con énfasis en aquellos formadores de florecimientos algales nocivos.

Materiales y Métodos

El Pacífico Mexicano (Fig. 2) cuenta con una extensión litoral aproximada de 4120 km de longitud. De acuerdo con los criterios climáticos-oceanográficos regionales reconocidos por De la Lanza (1991), el PM se encuentra dividido en diferentes regiones. Para este estudio se consideraron solo cuatro (Fig. 2).

La búsqueda de información se realizó en publicaciones (artículos y capítulos de libros), desde el primer registro

(1943) hasta la actualidad (noviembre 2022). Se consultaron 44 citas (Apéndice), donde cada uno de los registros presentados se confirmaron únicamente mediante la existencia de microfotografías ópticas y de electrónica de barrido. A partir de este criterio, se efectuó una revisión bibliográfica para cada una de las regiones del PM, con el objetivo de conocer la diversidad de dinoflagelados Gymnodinales. Con los datos obtenidos (registros) se generó un análisis gráfico (curva de acumulación) (Fig. 3), empleando hojas de cálculo (Excel v. 2210), con la finalidad de conocer el número de registros reportados por década (1981-2022). Se elaboró un listado taxonómico actualizado del orden Gymnodinales (Cuadro 1), para ubicar el total de especies reportadas en el PM. La validación de cada especie fue confirmada en la base de datos AlgaeBase (Guiry y Guiry, 2022).

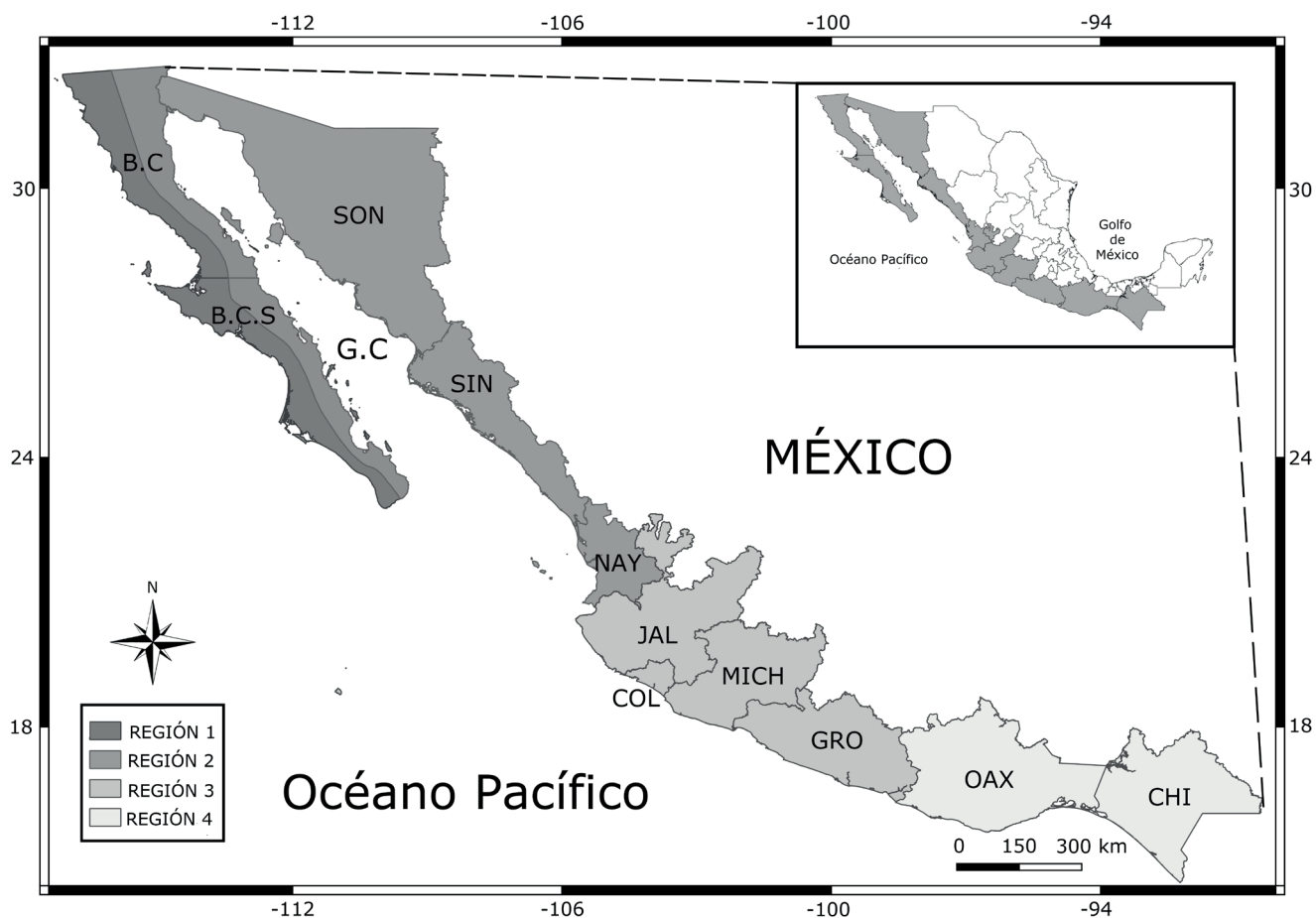


Figura 2: Litoral costero del Pacífico Mexicano seccionado en cuatro regiones de acuerdo con De la Lanza (1991). Región 1: Península de Baja California (costa oeste); Región 2: Península de Baja California (costa oriental), Sonora, Sinaloa y Nayarit; Región 3: Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero; Región 4: Golfo de Tehuantepec (Oaxaca y Chiapas).

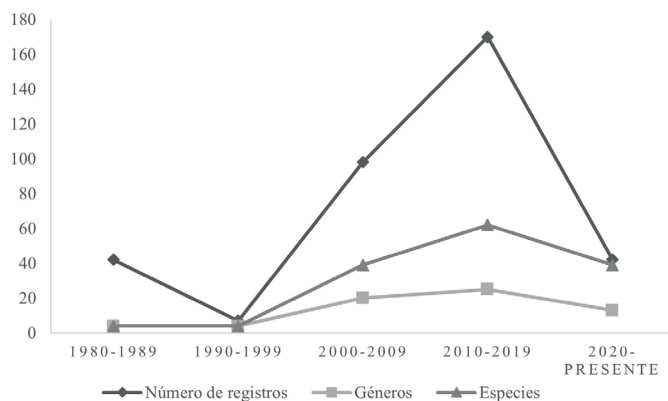


Figura 3: Curva acumulativa de registro, de géneros y especies de Gymnodiniales en el Pacífico Mexicano, considerando solo especies actualmente válidas según Guiry y Guiry (2022). Los datos obtenidos se cuentan en intervalos de 10 años desde 1980 al presente (noviembre 2022).

Resultados y Discusión

Diversidad

De las 792 especies de dinoflagelados atecados pertenecientes a la clase Dinophyceae, cerca de 81% se ubican dentro del orden Gymnodiniales. Este orden agrupa 11 familias, 63 géneros (*Gymnodinium* representa al género tipo del orden Gymnodiniales) y 641 especies (Cuadro 1) (Guiry y Guiry, 2022). Las familias con el mayor número de especies y de importancia ecológica, debido a su potencial para la formación de florecimientos algales nocivos (FAN), son: Gymnodiniaceae, Gyrodiniaceae, Kareniaceae, y Warnowiaceae. La familia Gymnodiniaceae agrupa 24 géneros (38% del total, con 400 especies), siendo *Gymnodinium* el más diverso. Este género fue erigido por Stein (1878) y hasta la actualidad se han descrito 297 especies. Algunas especies de esta familia, como *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) Hansen & Moestrup, *Gymnodinium catenatum* W.H. Graham (especie productora de saxitoxinas), *Margalefidinium catenatum* (Okamura) Gómez, Richlen & Anderson, *Margalefidinium polykrikoides* (Margalef) Gómez, Richlen & Anderson y *Polykrikos hartmannii* Zimmermann, son formadores de grandes FAN (Cortés-Altamirano, 1987, 2002; Alonso-Rodríguez et al., 2004; Band-Schmidt et al., 2006; Cortés-Lara et al., 2004, 2012, 2017; Gárate-Lizárraga et al., 2004, 2016; Gárate-Lizárraga, 2014c; Hansen, 2021; Guiry y Guiry, 2022). Por otro lado, la familia Gyrodiniaceae,

Cuadro 1: Clasificación actual de dinoflagelados del orden Gymnodiniales, de acuerdo con el esquema taxonómico de Guiry y Guiry (2022). El número de especies para cada género se indica en paréntesis. Los números en negrita indican el número de especies reportadas para el Pacífico Mexicano.

Clase Dinophyceae

Orden Gymnodiniales

Familia Actiniscaceae

Actiniscus Ehrenberg (6) (1)

Diaster Meunier (1)

Foliactiniscus Dumitrica (1)

Familia Amphitholaceae

Monaster Schütt (1) (1)

Familia Brachidiniaceae

Brachydinium Taylor (4) (1)

Gynogonadinium Gómez (1) (1)

Microceratium Sournia (1)

Pavillardia Kofoid & Swezy (1)

Familia Ceratoperidiniaceae

Ceratoperidinium Margalef ex Loeblich III (1) (1)

Kirithra Boutrup, Tillmann, Daugbjerg & Moestrup (2) (1)

Pseliodinium Sournia (2) (1)

Torquentidium Shin, Li, Lee & Matsuoka (4) (4)

Familia Chytriodiniaceae

Chytriodinium Chatton (3) (1)

Myxodinium Cachon, Cachon & Bouquaheux (1)

Schizochytriodinium Elbrächter (1)

Syltodinium Drebes (2)

Familia Dicroerismataceae

Dicroerisma Taylor Cattell (1) (1)

Familia Gymnodiniaceae

Akashiwo Hansen & Moestrup (1) (1)

Ankistrodinium Matsuoka & Bujak (2) (1)

Apicophorus Sparmann, Leander & Hoppenrath (3)

Barrufeta Sampedro & Fraga (2)

Bindiferia Borchhardt, Chomérat, Murray & Hoppenrath (2)

Cochlodinium Schütt (29) (4)

Dinogymnium Evitt, Clarke & Verdier (7)

Gymnocystodinium Baumeister (1)

Gymnodinium Stein (297) (18)

Gyrodiniellum Kang, Jeong & Moestrup (1)

Imbatodinium Vozzhennikova (5)

Lepidodinium Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara (2) (2)

Margalefidinium Gómez, Richlen & Anderson (5) (3)

Moestrupia Hansen & Daugbjerg (1)

Cuadro 1: Continuación.

<i>Nusuttodinium</i> Takano & Horiguchi (21)
<i>Paragymnodinium</i> Kang, Jeong, Moestrup & Shin (5)
<i>Pheopolykrikos</i> Chatton (1)
<i>Plectodinium</i> Biecheler (1)
<i>Schillingia</i> Schiller (1)
<i>Spiniferodinium</i> Horiguchi & Chihara (2)
<i>Spirodinium</i> Schütt (3)
<i>Testudodinium</i> Horiguchi, Tamura, Katsumata & Yamaguchi (4)
<i>Togula</i> Jorgensen, Murray & Daugbjerg (3)
<i>Wangodinium</i> Luo, Hu, Tang & Gu (1)
Familia Gyrodiniaceae
<i>Gyrodinium</i> Kofoid & Swezy (105) (26)
Familia Kareniaceae
<i>Asterodinium</i> Sournia (2) (2)
<i>Gertia</i> Takahashi, Benico, Lum & Iwataki (1)
<i>Karenia</i> Hansen & Moestrup (10) (7)
<i>Karlodinium</i> Larsen (16) (3)
<i>Shimiella</i> Ok, Jeong, Lee & Noh (1)
<i>Takayama</i> Salas, Bolch, Botes & Hallegraeff (7) (3)
Familia Polykrikaceae
<i>Polykrikos</i> Bütschli (9) (3)
Familia Warnowiaceae
<i>Erythrospidinium</i> Silva (9) (1)
<i>Greuetodinium</i> Loeblich III (1) (1)
<i>Nematodinium</i> Kofoid & Swezy (5) (3)
<i>Nematopsides</i> Greuet (2)
<i>Pouchetia</i> Schütt (1)
<i>Proterothropsis</i> Kofoid & Swezy (1)
<i>Protopsis</i> Kofoid & Swezy (5)
<i>Warnowia</i> Lindemann (25) (5)
Incertae sedis
<i>Balechina</i> Loeblich & Loeblich III (1) (1)
<i>Cucumeridinium</i> Gómez, López-García, Takayama & Moreira (2) (1)
<i>Dissodinium</i> Klebs (2)
<i>Grammatodinium</i> Li & Shin (1)
<i>Lebouridinium</i> Gómez, Takayama, Moreira & López (1) (1)
<i>Levanderina</i> Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg & Ellegaard (1) (1)

recientemente erigida por Moestrup y Calado (2018), agrupa únicamente al género *Gyrodinium*. Actualmente se tienen descritas 105 especies, pero ninguna ha sido reportada

como formadora de florecimientos. La familia Kareniaceae aloja seis géneros y un total de 37 especies. Los géneros con el mayor número de especies y de importancia ecológica son: *Karenia* (género tipo de la familia Kareniaceae), *Karlodinium* y *Takayama* Salas, Bolch, Botes & Hallegraeff. *Karenia* concentra diez especies, de las cuales nueve forman FAN (con excepción de *K. astericroma* Salas, Bolch & Hallegraeff). *Karlodinium* agrupa 16 especies, de las cuales solo seis son formadoras de FAN (*K. armiger* Bergtholtz, Daugbjerg & Moestrup, *K. conicum* Salas, *K. corsicum* (Paulmier, Berland, Billard & Nezan) Siano & Zingone, *K. digitatum* (Yang, Takayama, Matsuoka & Hodkiss) Gu, Chan & Lu, *K. gentienii* Nézan, Chomérat & Siano y *K. veneficum* (Ballantine) Larsen) (Hansen, 2021). *Takayama* presenta siete especies, de las cuales solo *T. cladochroma* (Larsen) Salas, Bolch & Hallegraeff es nociva. Finalmente, la familia Warnowiaceae, descrita por Lindemann en 1928, aloja 8 géneros y 49 especies. El género tipo para esta familia y con el mayor número de especies es *Warnowia* Lindemann, con un total de 25 especies descritas; ninguna de ellas ha sido reportada como formadora de FAN.

Diversidad de Gymnodiniales en México

La diversidad actual de dinoflagelados atecados del orden Gymnodiniales para el PM es de 103 especies (Apéndice), lo que representa 16% del total de especies actualmente válidas para este orden. En total se obtuvo información correspondiente a 189 registros de dinoflagelados atecados (Cuadro 2) distribuidos a lo largo del litoral del PM. A continuación, se describe la flora reportada para cada una de las regiones del PM.

Región 1

Esta región comprende la costa oeste de la Península de Baja California. Los sitios donde se ha reportado la presencia de dinoflagelados Gymnodiniales son: Bahía Todos Santos (BTS), Baja California y el sistema lagunar Magdalena-Almejas, Baja California Sur. La diversidad de Gymnodiniales para esta región estuvo distribuida en seis familias, 13 géneros y 42 especies (Apéndice, Cuadro 2). La BTS se ubica en el municipio Ensenada, Baja California, y en ella se ha reportado la presencia de 39 especies (Almazán-Becerril et al., 2016; Escarcega-Bata et al., 2021, 2022), algunas de ellas for-

Cuadro 2: Número de familias, géneros y especies de dinoflagelados atecados, registrados en cada región y estado del Pacífico mexicano.

Región	Estado	Familias	Géneros	Especies
1-2	Baja California (costa este y oeste)	5	14	39
1-2	Baja California Sur (costa este y oeste)	9	25	51
	Sonora	1	4	5
2	Sinaloa	1	4	5
	Nayarit	1	2	2
	Jalisco	1	1	1
3	Colima	3	7	9
	Michoacán	2	2	2
	Guerrero	9	21	45
4	Oaxaca	3	5	5
	Chiapas	6	14	18

madoras de florecimientos (*Akashiwo sanguinea*, *Karenia selliformis* Haywood, Steidinger & MacKenzie, *Levanderina fissa* (Levander) Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg & Ellegaard, *Lepidodinium chlorophorum* (Elbrächter & Schnepf) Hansen, Botes & Salas, *L. viride* Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara, *Margalefidinium fulvescens* y *Takayama tasmanica* Salas, Bolch & Hallegraeff). Las especies formadoras de FAN reportadas para el sistema lagunar Magdalena-Almejas, Baja California Sur, han sido *Akashiwo sanguinea*, *Gymnodinium catenatum* y *Margalefidinium polykrikoides* (Gárate-Lizárraga, 2005; Gárate-Lizárraga et al., 2007).

Región 2

Esta región comprende la costa oriental de la Península de Baja California, hacia el litoral costero de Sonora, Sinaloa y Nayarit (hasta los límites de Bahía de Banderas). La diversidad de Gymnodiniales para la región estuvo distribuida en nueve familias, 23 géneros y 52 especies (Apéndice, Cuadro 2). El mayor número de especies (51) ha sido reportado para la Bahía de La Paz, Baja California Sur, donde se ha registrado la formación de florecimientos algales de especies como: *Akashiwo sanguinea*, *Gymnodinium catenatum*, *Margalefidinium polykrikoides*, *M. fulvescens*, *Polykrikos hartmanni* y *Levanderina fissa* (Gárate-Lizárra-

ga et al., 2004, 2009a, 2011a; Band-Schmidt et al., 2011; Gárate-Lizárraga, 2014c, 2020). Para la costa de Sonora, solo hay reportes de cuatro especies formadoras de florecimientos (*A. sanguinea*, *G. catenatum*, *Levanderina fissa* y *M. polykrikoides*). Sin embargo, solo *G. catenatum* ha formado FAN en esta zona (Alonso-Rodríguez et al., 2004). Para la costa de Sinaloa se tiene registro de seis especies de Gymnodiniales, pero solo *A. sanguinea*, *G. catenatum*, *M. fulvescens* y *M. polykrikoides* han formado FAN. En el caso particular de la Bahía de Mazatlán, hay investigaciones durante varias décadas sobre la formación de grandes florecimientos de la especie *G. catenatum* (Cortés-Altamirano, 1987, 2002; Cortés-Altamirano y Licea-Durán, 1999, 2004; Alonso-Rodríguez et al., 2008; Morquecho-Escamilla y Alonso-Rodríguez, 2008). En cuanto al litoral costero de Nayarit, solo hay registro de tres especies de Gymnodiniales: *A. sanguinea*, *G. catenatum* y *Margalefidinium catenatum*. En el caso de estas dos últimas especies, ambas han formado grandes florecimientos en Bahía de Banderas (Cortés-Lara, 2002; Cortés-Lara et al., 2004, 2012, 2015, 2017).

Región 3

Esta región corresponde al Pacífico Tropical Mexicano (PTM) y representa aproximadamente 40% del PM. Varios autores indican que el PTM inicia en punta de Cabo Corrientes, Jalisco, y se extiende hasta los márgenes del Golfo de Tehuantepec (De la Lanza, 1991; Espinoza-Ávalos, 1993; Serviere-Zaragoza et al., 1993; Hernández-Becerril et al., 2003). La diversidad de dinoflagelados Gymnodiniales reportada para la región estuvo distribuida en nueve familias, 23 géneros y 47 especies (Apéndice, Cuadro 2). La Bahía de Acapulco, Guerrero, fue el sitio con el mayor número de especies para este orden. Meave del Castillo et al. (2012) reportaron la presencia de 32 especies distribuidas dentro y fuera de la Bahía. Por otro lado, Gárate-Lizárraga et al. (2009b, 2011b, 2013, 2016) han registrado florecimientos de las especies *A. sanguinea*, *G. catenatum*, *Karenia* sp., *Levanderina fissa*, *Margalefidinium polykrikoides* y *Polykrikos* sp. para este mismo sitio. Para la costa de Guerrero, Escobar-Morales y Hernández-Becerril (2015) solo registraron 11 especies. De acuerdo con nuestros resultados, las especies formadoras de FAN, *Gymnodinium catenatum*, *Karenia bicuneiformis* Botes, Sym & Pitcher, *K. mikimotoi* (Miyake & Kominami ex

Oda) Hansen & Moestrup, *K. selliformis*, *Levanderina fissa* y *Margalefidinium polykrikoides*, tienen un amplio rango de distribución a lo largo del litoral costero de esta región.

Región 4

Esta región corresponde al Golfo de Tehuantepec (De la Lanza, 1991), que comprende los estados de Chiapas y parte del litoral costero de Oaxaca. La diversidad de dinoflagelados del orden Gymnodiniales para la región estuvo distribuida en seis familias, 14 géneros y 19 especies (Apéndice, Cuadro 2). Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril (2013) reportaron 17 especies para las costas de Chiapas, mientras que Maciel-Baltazar (2015) registraron cinco especies tóxicas (*G. catenatum*, *K. bicuneiformis* Botes, Sym & Pitcher, *K. brevisulcata* (Chang) Hansen & Moestrup, *K. papilionacea* Haywood & Steidinger y *K. selliformis* Haywood, Steidinger & MacKenzie), también para las costas de Chiapas. En el caso de las costas de Oaxaca, existen reportes de FAN de *Margalefidinium polykrikoides* (Santiago-Morales, 2016). De acuerdo con nuestros resultados, las especies formadoras de FAN *A. sanguinea*, *G. catenatum* y *L. fissa* se encuentran distribuidas a lo largo de esta región.

Curva de acumulación de especies

El primer registro del orden Gymnodiniales para el Pacífico Mexicano fue *Gymnodinium catenatum* reportado para el Golfo de California en 1943. Sin embargo, fue hasta 1980 cuando un mayor número de registros para este orden comenzó a conocerse. En la figura 3 se presenta por década (a partir de los 80's, ya que no hay registros desde 1943 hasta 1980) el conocimiento acumulado de registros, géneros y especies (actualmente taxonómicamente válidas en Guiry y Guiry, 2022) de dinoflagelados del orden Gymnodiniales reportados para las costas del Pacífico Mexicano. Durante la primera década de 1980-1989, hubo un total de 42 registros, pero solo se reportó la presencia de cuatro géneros y cuatro especies, esto a partir del trabajo realizado por Gárate-Lizárraga et al. (2007). Para la siguiente década (1990-1999), el número de registros disminuyó considerablemente, Hernández-Becerril y Bravo-Sierra (2004) reportaron cinco registros (4 géneros y 4 especies) para diferentes localidades del PM. Como se observa en la figura 3, a

partir de la década de 2000-2009, se observa un considerable incremento en el número de registros (98), géneros (20) y especies (39). Este aumento se debe principalmente a la contribución de los trabajos realizados por Gárate-Lizárraga et al. (2009a), Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril (2013), Escobar-Morales y Hernández-Becerril (2015) y Gárate-Lizárraga (2020) para diferentes localidades del PM. Sin embargo, el máximo número de registros (171) se observa en la década de 2010-2019, donde se reportó la presencia de 25 géneros y 63 especies. Finalmente, para el periodo comprendido de 2020-2022 solo hubo 65 registros, 15 géneros y 41 especies, principalmente para la costa de la Península de Baja California (Gárate-Lizárraga, 2020; Escarcega-Bata et al., 2021, 2022).

En conclusión, con base en la revisión bibliográfica a partir de registros fotográficos, el conocimiento taxonómico actual de dinoflagelados Gymnodiniales para el Pacífico Mexicano (10 familias, 31 géneros y 103 especies) resulta mínimo en comparación con el total de especies registradas y descritas alrededor del mundo. Esto sugiere que es necesario implementar un mayor esfuerzo de muestreo e incursionar en diferentes técnicas de identificación (PCR de una célula, secuenciación masiva, etc.), para poder actualizar la diversidad de dinoflagelados Gymnodiniales a lo largo del litoral del Pacífico Mexicano.

Contribución de autores

AEB y AS concibieron y diseñaron el estudio. AEB recopiló la información, la analizó e integro la base de datos y resultados. AS y MEZR administraron los proyectos y se encargaron de la adquisición de fondos. AEB, MLNR, MCRT, KMD, MEZR y AS contribuyeron a la redacción, discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), a través de la beca otorgada a AEB para la realización de sus estudios de Doctorado (No. 1006241), la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAM-I), México, y el Programa para el Desarrollo Profesional Docente de la Secretaría de Educación Pública (PRODEP-SEP, UAMI-CA-117).



Agradecimientos

A los revisores anónimos y a Ismael Gárate Lizárraga, por su importante contribución para mejorar el manuscrito.

Literatura citada

- Acosta-Chamorro, V., O. L. Moreno-Ramos y G. Cano-Ibarra. 2016. La temperatura superficial del mar y su relación con florecimientos algales nocivos en áreas costeras del Pacífico Tropical Mexicano. In: García-Mendoza, E., S. I. Quijano-Scheggia, A. Olivos-Ortiz y E. J. Núñez-Vázquez (eds.). Florecimientos algales nocivos en México. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. Pp. 268-281.
- Almazán-Becerril, A., J. A. Aké-Castillo, E. García-Mendoza, Y. A. Sánchez-Bravo, S. Escobar-Morales y F. Valadez Cruz. 2016. Catálogo de microalgas de Bahía de Todos Santos, Baja California. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. 132 pp.
- Alonso-Rodríguez, R. 2003. Breve guía de identificación de especies formadoras de mareas rojas en la zona costera de Sinaloa. Unidad Académica de Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comité Estatal de Sanidad Acuícola de Sinaloa, A. C. Culiacán, México. 4 pp.
- Alonso-Rodríguez, R., F. Páez-Osuna e I. Gárate-Lizárraga. 2004. El fitoplancton en la camaricultura y larvicultura: importancia de un buen manejo. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comité Estatal de Sanidad Acuícola de Sinaloa, México. Guadalajara, México. 147 pp.
- Alonso-Rodríguez, R., D. U. Hernández-Becerril e I. Gárate-Lizárraga. 2008. Catálogo de microalgas de las lagunas costeras de Sinaloa. In: Páez-Osuna, F. (ed.). Series Lagunas Costeras de Sinaloa. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 198 pp.
- Band-Schmidt, C., J. Bustillos-Guzmán, L. Morquecho, I. Gárate-Lizárraga, R. Alonso-Rodríguez, A. Reyes-Salinas, K. Erler y B. Luckas. 2006. Variations of PSP toxin profiles during different growth phases in *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) strain isolated from three locations in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Phycology* 42(4):757-768. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00234.x>
- Band-Schmidt, C. J., J. J. Bustillos-Guzmán, D. J. López-Cortés, E. Núñez-Vázquez y F. E. Hernández-Sandoval. 2011. El estado actual del estudio de florecimientos algales nocivos en México. *Hidrobiológica* 21(3): 381-413.
- Bergholtz, T., N. Daugbjerg, O. Moestrup y M. Fernández-Tejedor. 2006. On the identity of *Karlodinium veneficum* and description of *Karlodinium armiger* sp. nov. (Dinophyceae), based on light and electron microscopy, nuclear encoded LSU rDNA and pigment composition. *Journal of Phycology* 42(1): 170-193. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00172.x>
- Bolch, C. J. S. 2001. PCR protocols for genetic identification of dinoflagellates directly from single cysts and plankton cells. *Phycologia* 40(2): 162-67. DOI: <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-40-2-162.1>
- Cortés-Altamirano, R. 1987. Observaciones de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Ciencias Marinas* 13(4): 1-19. DOI: <https://doi.org/10.7773/cm.v13i4.557>
- Cortés-Altamirano, R. 2002. Mareas rojas: biodiversidad de microbios que pintan el mar. In: Cifuentes, J. L. y J. Gaxiola-López (eds.). Atlas de biodiversidad de Sinaloa. Colegio de Sinaloa. Guadalajara, México. Pp. 21-41.
- Cortés-Altamirano, R. y S. Licea-Durán. 1999. Florecimientos de microalgas nocivas en estanques de cultivo semi-intensivo de camarón en México. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 41(3): 157-166.
- Cortés-Altamirano, R. y S. Licea-Durán. 2004. Decoloración de proliferaciones de microalgas como parámetro bioindicador en la Bahía de Mazatlán, México. *Revista de Biología Tropical* 52 (Suppl. 1): 27-34.
- Cortés-Lara, M. del C. 2002. Informe del fenómeno de marea roja en Bahía de Banderas Jalisco-Nayarit, octubre-noviembre de 2001. *Revista Biomédica* 13: 73-75. DOI: <https://doi.org/10.32776/revbiomed.v13i1.299>
- Cortés-Lara, M. C., R. Cortés-Altamirano y A. P. Sierra-Beltrán. 2004. Presencia de *Cochlodinium catenatum* (Gymnodiniales: Gymnodiniaceae) en mareas rojas de Bahía Banderas, Pacífico Mexicano. *Revista de Biología Tropical* 52(Suppl.1): 35-49.
- Cortés-Lara, M. C., A. L. Cupul-Magaña y A. P. Rodríguez-Troncoso. 2015. Harmful Algae Blooms in Banderas Bay, Jalisco, México, 2013. *Harmful Algae News* 51: 6-7.
- Cortés-Lara, M. C., R. Cortés-Altamirano, A. L. Cupul-Magaña, L. V. Rodríguez-Nava y F. Vega-Villasante. 2012. Guía de



- Florecimientos microalgales (2000-2011) causantes de mareas rojas en la Bahía de Banderas Jalisco-Nayarit, México. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa. Ed. Prometeo editores. Guadalajara, México. 103 pp.
- Cortés-Lara, M. C., A. Quintero-Ramírez, M. Villa-Estrada, L. Cupul-Magaña y A. P. Rodríguez-Troncoso. 2017. First evidence of high saxitoxin concentration in *Crassostrea iridiscens* associated with *Gymnodinium catenatum* blooms at Banderas Bay, Jalisco, México. *Harmful Algae News* 58: 8-9.
- Daugbjerg, N., G. Hansen, J. Larsen y O. Moestrup. 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. DOI: <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-39-4-302.1>
- De la Lanza, G. E. 1991. Oceanografía de los Mares Mexicanos. *Ciencias* 76: 569.
- Escobar-Morales, S. y D. U. Hernández-Becerril. 2015. Free-living marine planktonic unarmoured dinoflagellates from the Gulf of Mexico and the Mexican Pacific. *Botanica Marina* 58(1): 9-22. DOI: <https://doi.org/10.1515/bot-2014-0049>
- Escarcega-Bata, A. J., M. C. Ruiz-de la Torre, M. L. Nuñez-Resendiz y L. M. Enríquez-Paredes. 2022. An update of the diversity of athecate dinoflagellates (Dinoflagellata) in Bahía Todos Santos, Baja California. *Nova Hedwigia* 115(3-4): 269-305. DOI: https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2022/0718
- Escarcega-Bata, A. J., M. C. Ruiz-de la Torre, M. L. Nuñez-Resendiz, L. M. Enríquez-Paredes, K. M. Dreckmann y A. Sentíes. 2021. Molecular assessment of athecate dinoflagellates of the order Gymnodiniales (Dinophyceae) in Todos Santos Bay, Baja California México. *American Journal of Plant Sciences* 12: 1926-1944. DOI: <https://doi.org/10.4236/ajps.2021.1212133>
- Espinoza-Ávalos, J. 1993. Macroalgas marinas del Golfo de California. In: Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González (eds.). *Biodiversidad marina y costera México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, México. 875 pp.
- Esqueda-Lara, K. y D. U. Hernández-Becerril. 2010. Dinoflagelados microplanctonicos marinos del Pacífico central de México, Isla Isabel, Nayarit y costas de Jalisco y Colima. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México.
- Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A. S. Sarjeant, D. I. Wharton y G. L. Williams. 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. American Museum of Natural History. *Micropaleontology, Special Publication Number 7*. Sheridan Press. Hannover, Germany.
- Figueroa-Torres, M. G. y M. A. Zepeda-Esquivel. 2001. Mareas rojas del Puerto Interior, Colima, México. *Scientiae Naturae* 3(2): 39-52.
- Gárate-Lizárraga, I. 2005. Florecimientos algales nocivos. In: Anguas-Vélez, B. H. (ed.). *Perspectivas para el desarrollo acuacultural del sistema lagunar de Bahía Magdalena-Almejas, B.C.S., México*. Comité Editorial del Instituto Politécnico Nacional. México, D.F., México. Pp. 41-48.
- Gárate-Lizárraga, I. 2012a. New record of three species of the family Warnowiaceae (Dinophyceae) in the Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(7): 581-586. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0718-19572012000300020>
- Gárate-Lizárraga, I. 2012b. Proliferation of *Amphidinium carterae* (Gymnodiniales: Gymnodiniaceae) in Bahía de la Paz, Gulf of California. *Oceanides* 27(2): 37-49. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v27i2.115>
- Gárate-Lizárraga, I. 2014a. Occurrence of *Cochlodinium fulvescens* (Gymnodiniales: Dinophyceae) in the southwestern Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49(1): 123-127. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718%2D19572014000100013>
- Gárate-Lizárraga, I. 2014b. Unarmored dinoflagellates present during a bloom of *Ceratoperidinium falcatum* in Bahía de La Paz, Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49(3): 577-587. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572014000300014>
- Gárate-Lizárraga, I. 2014c. Proliferation of *Levanderina fissa* and *Polykrikos hartmannii* (Dinophyceae: Gymnodiniales) in Bahía de la Paz, Gulf of California, México. *Oceanidades* 29(2): 25-35. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v29i2.137>
- Gárate-Lizárraga, I. 2020. Dinoflagelados atecados y su importancia como causantes de florecimientos en la Bahía de La Paz, Golfo de California. In: Rodríguez-Riosmena, R., J. M. López-Vivas, A. Gómez-Gallardo, G. Cruz-Piñón y A. K. Romo-Piñera (eds.). *La Bahía de La Paz: biodiversidad, procesos ecológicos y sociales*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, México. Pp. 197-242.



- Gárate-Lizárraga, I. y G. Verdugo-Díaz. 2007. Nuevos registros de dinoflagelados desnudos para el Golfo de California, México. *CICIMAR Oceanías* 22(1-2): 37-43. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v22i1-2.36>
- Gárate-Lizárraga, I., R. E. Muciño-Márquez y D. J. López-Cortés. 2010a. Estadios de vida de *Gyrodinium falcatum* (Dinophyceae) en la Bahía de La Paz, Golfo de California. *CICIMAR Oceanías* 25(1): 53-58. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v25i1.79>
- Gárate-Lizárraga, I., R. E. Muciño-Márquez y G. Verdugo-Díaz. 2010b. First record of *Erythrospidinium agile* (Gymnodiniales: Warnowiaceae) in the Mexican Pacific. *CICIMAR Oceanías* 25(2): 137-142. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v25i2.89>
- Gárate-Lizárraga, I., C. J. Band-Schmidt, F. Aguirre-Bahena y T. Grayeb del Álamo. 2009a. A multiple-species microalgae Bloom in the Bahía de la Paz, Gulf of California, Mexico (June 2008). *CICIMAR Oceanías* 24(1): 15-29. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v24i1.50>
- Gárate-Lizárraga, I., F. García-Domínguez, B. Pérez-Cruz y J. A. Díaz-Ortiz. 2011a. First record of *Cochlodinium convolutum* and *C. helicoides* (Gymnodiniales: Dinophyceae) in the Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46: 495-498. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572011000300020>
- Gárate-Lizárraga, I., D. J. López-Cortés, J. J. Bustillos-Guzmán y F. E. Hernández-Sandoval. 2004. Blooms of *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniaceae) in the Gulf of California, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 52(Supl. 1): 51-58.
- Gárate-Lizárraga, I., C. J. Band-Schmidt, G. Verdugo-Díaz, M. S. Muñetón-Gómez y F. E. Félix-Pico. 2007. Dinoflagelados (Dinophyceae) del sistema lagunar Magdalena-Almejas. In: Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutierrez y R. Palomares-García (eds.). *Estudios Ecológicos en Bahía Magdalena*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC., Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. México, D.F., México. Pp. 145-174.
- Gárate-Lizárraga, I., B. Pérez-Cruz, J. A. Díaz-Ortiz, Y. B. Okolodkov y S. López-Silva. 2016. Florecimientos algales nocivos en las aguas costeras del estado de Guerrero, México. In: García-Mendoza, E., S. I. Quijano-Scheggia, A. Olivos-Ortiz y E. J. Núñez-Vázquez (eds.). *Florecimientos algales nocivos en México*. Centro de Investigación Científica y de Estudios Superiores de Ensenada. Ensenada, México. Pp. 228-241.
- Gárate-Lizárraga, I., R. González-Armas, G. Verdugo-Díaz, Y. B. Okolodkov, B. Pérez-Cruz y J. A. Díaz-Ortiz. 2019. Seasonality of the dinoflagellate *Amphidinium cf. carterae* (Dinophyceae: Amphidinales) in Bahía de la Paz, Gulf of California. *Marine Pollution Bulletin* 146: 532-541. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.073>
- Gárate-Lizárraga, I., G. Sevilla-Torres, M. Álvarez-Añorve, F. Aguirre-Bahena, J. Violante-González y A. Rojas-Herrera. 2013. First record of a red tide caused by *Gyrodinium instriatum* (Dinophyceae: Gymnodiniales) in Bahía de Acapulco, Guerrero. *CICIMAR Oceanías* 28(1): 43-47. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v28i1.120>
- Gárate-Lizárraga, I., J. A. Díaz-Ortiz, B. Pérez-Cruz, M. A. Alarcón-Romero, L. A. Chávez-Almazán, J. L. García-Barbosa y S. López-Silva. 2011b. A multi-species dinoflagellate bloom and shellfish toxicity in Costa Grande, Guerrero, Mexico (December, 2010). *CICIMAR Oceanías* 26(1): 61-71.
- Gárate-Lizárraga, I., J. Díaz-Ortiz, B. Pérez-Cruz, M. Alarcón-Tacuba, A. Torres-Jaramillo, M. A. Alarcón-Romero y S. López-Silva. 2009b. *Cochlodinium polykrikoides* and *Gymnodinium catenatum* in Bahía de Acapulco, México (2005-2008). *Harmful Algae News* 40: 8-9.
- Gómez, F. 2012. A checklist and classification of living dinoflagellates (Dinoflagellate, Alveolata). *CICIMAR Oceanías* 27(1): 65-140. DOI: <https://doi.org/10.37543/oceanides.v27i1.111>
- Gómez, F., D. Moreira y P. López-García. 2011. Avances en el estudio de los dinoflagelados (Dinophyceae) con la filogenia molecular. *Hidrobiológica* 21(3): 343-364.
- Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2022. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org/> (consultado mayo de 2022).
- Hansen, G. 2021. Gymnodiniales, in IOC-UNESCO Taxonomic Reference List of Harmful Micro Algae. <http://www.marinespecies.org/hab/> (consultado mayo de 2022).
- Hernández-Becerril, D. U. y E. Bravo-Sierra. 2004. New record of planktonic dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific Ocean. *Botánica Marina* 47(5): 417-423. DOI: <https://doi.org/10.1515/BOT.2004.051>
- Hernández-Becerril, D. U., M. E. Meave del Castillo y C. Flores-Granados. 2003. Dinoflagelados del orden Dinophysiales



- en las costas mexicanas. In: Barreiro-Güemes, M. T., M. E. Meave del Castillo, M. Signoret-Poillon y M. G. Figueroa-Torres (eds.). Planctología Mexicana. Sociedad Mexicana de Planctología, A.C. La Paz, México. Pp. 19-42.
- Hernández-Becerril, D. U., R. Alonso-Rodríguez, C. Álvarez-Góngora, S. A. Barón-Campis, G. Ceballos-Corona, J. Herrera-Silveria, M. E. Meave del Castillo, N. Juárez-Ruíz, F. Merino-Virgilio, A. Morales-Blake, J. L. Ochoa, E. Orellana-Cepeda, R. Ramírez-Camarena y S. Rodríguez-Raciel. 2007. Toxic and harmful marine phytoplankton microalgae (HAB's) in Mexican coasts. *Journal of Environmental Science Health Part A* 42(10): 1349-1363. DOI: <https://doi.org/10.1080/10934520701480219>
- Herrera-Silveira, J. 1999. Las mareas rojas. *Biodiversitas* 5: 7-11.
- Hinnebusch, A. G., L. C. Klotz, R. L. Blanken y A. R. Loeblich. 1981. An evaluation of the phylogenetic position of the dinoflagellate *Cryptothecodinium cohnii* based on 5S rRNA characterization. *Journal of Molecular Evolution* 17(6): 334-347.
- Hu, Z., Y. Deng, Y. Li y Y. Z. Tang. 2018. The morphological and phylogenetic characterization for the dinoflagellate *Margalefidinium fulvescens* (= *Cochlodinium fulvescens*) isolated from the Jiaozhou Bay, China. *Acta Oceanologica Sinica* 37(10): 11-17. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13131-018-1295-0>
- Hyeon, H. S., L. Zhun y M. Kazumi. 2020. Reclassification of *Gyrodinium flavescens* Kofoid & Swezy as *Torquentidium flavescens* comb. nov. (Ceratomyxidae, Dinophyceae), based on morphology and phylogeny. *Phycologia* 59(2):133-139. DOI: <https://doi.org/10.1080/00318884.2019.1709396>
- Licea, S., J. L. Moreno, H. Santoyo y G. Figueroa. 1995. Dinoflageladas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Secretaría de Educación Pública-Fondo de Modernización para la Educación Superior. Cd. Mx., México. 165 pp.
- Lindemann, E. 1928. Abteilung Peridineae (Dinoflagellatae). In: Engler, A. y K. Prantl (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Wilhelm Engelmann. Bd. Leipzig, Germany. Pp. 1-104.
- López-Cortés, D. J., C. J. Band-Schmidt, J. J. Bustillos-Guzmán, E. Hernández-Sandoval, A. Mendoza-Flores y E. J. Nuñez-Vázquez. 2014. Condiciones ambientales durante un florecimiento de *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniales, Dinophyceae) en la Ensenada de la Paz, Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49(1): 97-110. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572014000100011>
- López-García, P., F. Rodríguez-Valera, C. Pedrós-Alió y D. Moreira. 2001. Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton. *Nature* 409: 603-607. DOI: <https://doi.org/10.1038/35054537>
- Maciél-Baltazar, E. y D. U. Hernández-Becerril. 2013. Especies de dinoflagelados atecados (Dinophyta) de la costa de Chiapas, sur del Pacífico mexicano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48(2): 245-259. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-19572013000200005>
- Maciél-Baltazar, E. 2015. Dinoflagelados (Dinoflagellata) tóxicos de la costa de Chiapas, México, Pacífico centro oriental. *UNED Research Journal* 7(1): 39-48.
- Meave del Castillo, M. E., M. E. Zamudio-Resendiz, M. E. y M. Castillo-Rivera. 2012. Riqueza fitoplanctónica de la Bahía de Acapulco y zona costera aledaña, Guerrero, México. *Acta Botanica Mexicana* 100: 405-487. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.41>
- Moestrup, Ø. y A. J. Calado. 2018. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Freshwater Flora of Central Europe. Springer Spektrum. Berlin, Germany.
- Morales-Blake, A., C. Cavazos-Guerra y D. U. Hernández-Becerril. 2001. Unusual HABs in Manzanillo Bay, Colima, Mexico. *Harmful Algae News*, An IOC Newsletter on toxic algae and algal blooms 22: 6.
- Morquecho-Escamilla, M. L y R. Alonso-Rodríguez. 2008. First record of *Cochlodinium fulvescens* in Mexican Pacific. *Harmful Algae News* 37: 5-6.
- Ok, J. H., H. J. Jeong, S. Y. Lee, S. A. Park y J. H. Noh. 2020 *Shimiella* gen. nov. and *Shimiella gracilenta* sp. nov. (Dinophyceae, Kareniaceae), a kleptoplastidic dinoflagellate from Korean waters and its survival under starvation. *Journal of Phycology* 57(1): 70-91. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.13067>
- Reñé, A., J. Camp y E. Garcés. 2015. Diversity and phylogeny of Gymnodiniales (Dinophyceae) from the NW Mediterranean Sea revealed by a morphological and molecular approach. *Protist* 166(2): 234-63. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.protis.2015.03.001>
- Stein, F. von. 1878. Der Organismus der Infusionsthierchen nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. III. Abtheilung. Die Naturgeschichte der Flagellaten oder Geisselinfusorien. I. Hälfte, Den noch nicht abgeschlossenen allgemeinen Theil nebst Erklärung: Der sämtlichen Abbildungen enthaltend. Leipzig, Germany. Pp. 1-154.



- Santiago-Morales, I. S. 2016. Florecimientos algales nocivos en la costa de Oaxaca. In: García-Mendoza, E., S. I. Quijano-Scheggia, A. Olivos-Ortiz y E. J. Núñez-Vázquez (eds.). Florecimientos algales nocivos en México. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. Pp. 242-255.
- Saunders, G. W., D. R. A. Hill, J. Sexton y R. A. Andersen. 1997. Small subunit ribosomal RNA sequences from selected dinoflagellates: testing classical evolutionary hypotheses with molecular systematic methods. In: Bhattacharya, D. (ed.). Origins of algae and their plastids. Springer. New York, USA. Pp. 237-259.
- Serviere-Zaragoza, E., J. González-González y D. Rodríguez-Vargas. 1993. Ficoflora de la región de Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit. In: Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Chetumal, México. 875 pp.
- Takahashi, K., G. Benico, W. Mun-Lum y M. Iwataki. 2019. *Gertia stigmatica* gen. sp. nov. (Kareniaceae, Dinophyceae), a New Marine Unarmored Dinoflagellate Possessing the Peridinin-type Chloroplast with an Eyespot. *Protist* 170(5): 125680. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.protis.2019.125680>



Apéndice: Listado florístico y distribución por estado de las familias, géneros y especies del orden Gymnodiniales en el Pacífico Mexicano. BC, Baja California; BCS, Baja California Sur; SON, Sonora; SIN, Sinaloa; NAY, Nayarit; JAL, Jalisco; COL, Colima; MICH, Michoacán; GRO, Guerrero; OAX, Oaxaca; CHIS, Chiapas. La letra "X" indica que el registro fue reportado en la región y cuenta con respaldo fotográfico. El asterisco (*) indica que el registro fue reportado para la costa este de la Península de Baja California. 1=Alonso-Rodríguez (2003), 2=Alonso-Rodríguez et al. (2004), 3=Alonso-Rodríguez et al. (2008), 4=Acosta-Chamorro et al. (2016), 5=Almazán-Becerril et al. (2016), 6=Cortés-Altamirano (1987), 7=Cortés-Altamirano (2002), 8=Cortés-Altamirano y Licea-Durán (1999), 9=Cortés-Lara (2002), 10=Cortés-Lara et al. (2004), 11=Cortés-Lara et al. (2012), 12=Cortés-Lara et al. (2017), 13=Escobar-Morales y Hernández-Becerril (2015), 14=Escarcega-Bata et al. (2021), 15=Escarcega-Bata et al. (2022), 16=Figuroa-Torres y Zepeda-Esquivel (2001), 17=Gárate-Lizárraga et al. (2004), 18=Gárate-Lizárraga (2005), 19=Gárate-Lizárraga et al. (2007), 20=Gárate-Lizárraga y Verdugo-Díaz (2007), 21=Gárate-Lizárraga et al. (2010a), 22=Gárate-Lizárraga et al. (2010b), 23=Gárate-Lizárraga et al. (2011a), 24=Gárate-Lizárraga (2012a), 25=Gárate-Lizárraga (2012b), 26=Gárate-Lizárraga et al. (2013), 27=Gárate-Lizárraga (2014a), 28=Gárate-Lizárraga (2014b), 29=Gárate-Lizárraga (2014c), 30=Gárate-Lizárraga et al. (2016), 31=Gárate-Lizárraga et al. (2019), 32=Gárate-Lizárraga (2020), 33=Hernández-Becerril y Bravo-Sierra (2004), 34=Hernández-Becerril et al. (2007), 35=Herrera-Silveira (1999), 36=Licea et al. (1995), 37=López-Cortés et al. (2014), 38=Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril (2013), 39=Maciel-Baltazar (2015), 40=Meave del Castillo et al. (2012), 41=Morales-Blake et al. (2001), 42=Morquecho-Escamilla y Alonso-Rodríguez (2008), 43=Santiago-Morales (2016).

Taxones	REGIÓN 1-2		REGIÓN 2				REGIÓN 3			REGIÓN 4		Referencias
	BC	BCS	SON	SIN	NAY	JAL	COL	MICH	GRO	OAX	CHIS	
Actiniscaceae												
1. <i>Actiniscus pentasterias</i> (Ehrenberg) Ehrenberg		*								X	X	24, 28, 32, 33
Amphitholaceae												
2. <i>Monaster rete</i> Schütt		*								X		28, 32, 33, 40
Brachidiniaceae												
3. <i>Brachidinium capitatum</i> Taylor		X*									X	24, 32, 33, 38
4. <i>Gynogonadinium aequatoriale</i> Gómez										X	X	39, 40
Ceratoperidiniaceae												
5. <i>Ceratoperidinium margalefii</i> Loeblich III										X		40
6. <i>Kirithra sigma</i> Hu, Deng, Iwataki, Luo, Wang, Sun, Zhao, Gu, Shin & Tang	X											15
7. <i>Pseliodinium fusus</i> (Schütt) Gómez	X	X*								X	X	13, 14, 15, 19, 21, 24, 28, 32, 38
8. <i>Torquentidium convolutum</i> (Kofoid & Swezy) Shin, Li, Lee & Matsuoka	X	*								X		5, 23, 40
9. <i>T. flavescens</i> (Kofoid & Swezy) Shin, Zhun & Matsuoka	X											14, 15
10. <i>T. helix</i> (Pouchet) Shin, Li, Lee & Matsuoka		*									X	23, 32, 38
11. <i>T. pirum</i> (Schütt) Shin, Li, Lee & Matsuoka		*										28, 32
Chytriodiniaceae												
12. <i>Chytriodinium affine</i> (Dogiel) Chatton										X		40
Gymnodiniaceae												
13. <i>Akashiwo sanguinea</i> (Hirasaka) Hansen & Moestrup	X	X*	X	X	X		X		X	X	X	1, 2, 5, 6, 7, 13, 14, 15, 18, 19, 28, 29, 30, 32, 35, 38
14. <i>Ankistrodinium semilunatum</i> (Herdman) Hoppenrath, Murray, Sparmann & Leander		*										29
15. <i>Cochlodinium faurei</i> Kofoid & Swezy		*										27
16. <i>C. pulchellum</i> Lebour		*							X	X	X	13, 26, 38



Apéndice: continuación.

Taxones	REGIÓN 1-2		REGIÓN 2			REGIÓN 3				REGIÓN 4		Referencias
	BC	BCS	SON	SIN	NAY	JAL	COL	MICH	GRO	OAX	CHIS	
17. <i>C. virescens</i> Kofoid & Swezy		*										25
18. <i>C. rosaceum</i> Kofoid & Swezy		*										27
19. <i>Gymnodinium allophron</i> Larsen									X			40
20. <i>G. auratum</i> Kofoid & Swezy	X											15
21. <i>G. aureolum</i> (Hulburt) Hansen									X			40
22. <i>G. aureum</i> Kofoid & Swezy									X			40
23. <i>G. catenatum</i> H.W.Graham		X*	X	X	X	X	X	X	X		X	2, 4, 6, 13, 19, 24, 26, 28, 30, 32, 34, 38, 39, 40
24. <i>G. contractum</i> Kofoid & Swezy	X											15
25. <i>G. gelbum</i> Kofoid		*										28
26. <i>G. grammaticum</i> (Pouchet) Kofoid & Swezy									X			40
27. <i>G. heterostriatum</i> Kofoid & Swezy	X											15
28. <i>G. impudicum</i> (Fraga & Bravo) Hansen & Moestrup	X											15
29. <i>G. incisum</i> Kofoid & Swezy	X											15
30. <i>G. inusitatum</i> Gu, Liu, Vale & Luo	X	*										15, 32
31. <i>G. incoloratum</i> Conrad & Kufferath			X									8
32. <i>G. multiestriatum</i> Kofoid & Swezy	X											15
33. <i>G. pyrenoidosum</i> Horiguchi & Chihara	X											15
34. <i>G. translucens</i> Kofoid & Swezy									X			40
35. <i>G. ravenescens</i> Kofoid & Swezy	X											15, 40
36. <i>G. sphaericum</i> Kofoid & Swezy	X											15, 40
37. <i>G. venator</i> Jørgensen & Murray		*										31
38. <i>Lepidodinium chlorophorum</i> (Elbrächter & Schnepf) Hansen, Botes & Salas	X	*										15, 28
39. <i>L. viride</i> Watanabe, Suda, Inouye, Sawaguchi & Chihara	X	*										14
40. <i>Margalefidinium catenatum</i> (Okamura) Gómez, Richlen & Anderson					X							9, 10
41. <i>M. fulvescens</i> (Iwataki, Kawami & Matsuoka) Gómez, Richlen & Anderson	X	*		X					X			5, 14, 15, 24, 27, 28, 32, 40, 42
42. <i>M. polykrikoides</i> (Margalef) Gómez, Richlen & Anderson		X*	X	X			X		X	X	X	2, 13, 16, 17, 18, 24, 27, 29, 30, 32, 34, 35, 38, 40, 41, 43
Gyrodiniaceae												
43. <i>Gyrodinium acutum</i> (Schütt) Kofoid & Swezy		*							X			28, 40
44. <i>G. bepo</i> Schütt	X											15
45. <i>G. britannicum</i> Kofoid & Swezy	X								X			15, 40

Apéndice: continuación.

Taxones	REGIÓN 1-2		REGIÓN 2			REGIÓN 3				REGIÓN 4		Referencias
	BC	BCS	SON	SIN	NAY	JAL	COL	MICH	GRO	OAX	CHIS	
46. <i>G. capsulatum</i> Kofoid & Swezy	X											15
47. <i>G. cochlea</i> Lebour									X			13
48. <i>G. corallinum</i> Kofoid & Swezy	X											15
49. <i>G. dominans</i> Hulbert	X	*										15, 24
50. <i>G. dorsum</i> Kofoid & Swezy	X											15
51. <i>G. fissoides</i> Elbrachter		*										24
52. <i>G. foliaceum</i> Kofoid & Swezy									X			40
53. <i>G. fusiforme</i> Kofoid & Swezy	X	*										15, 24
54. <i>G. fusus</i> (Meunier) Akselman									X			40
55. <i>G. glabrum</i> Hulbert									X			13
56. <i>G. grave</i> (Meunier) Kofoid & Swezy	X											15
57. <i>G. lacryma</i> (Meunier) Kofoid & Swezy	X	*										15, 28, 29, 32
58. <i>G. maculatum</i> Kofoid & Swezy	X											15
59. <i>G. metum</i> Hulbert									X			13
60. <i>G. obtusum</i> Kofoid & Swezy	X											15
61. <i>G. ochraceum</i> Kofoid & Swezy									X			40
62. <i>G. parvulum</i> (Schütt) Kofoid & Swezy									X			40
63. <i>G. pepo</i> (Schütt) Kofoid & Swezy		*							X			32, 40
64. <i>G. pingue</i> (Schütt) Kofoid & Swezy	X											15
65. <i>G. rubrum</i> (Kofoid & Swezy) Takano & Horiguchi		*										28, 32
66. <i>G. spirale</i> (Bergh) Kofoid & Swezy	X	X*					X					5, 13, 15, 18, 19, 24, 28, 32, 36, 40
67. <i>G. submarinum</i> Kofoid & Swezy		*										24
68. <i>G. virgatum</i> Kofoid & Swezy	X											15
Karenaceae												
69. <i>Asterodinium gracile</i> Sournia		*									X	20, 32, 38
70. <i>A. spinosum</i> Sournia								X				33
71. <i>Karenia asterichroma</i> Salas, Bolch & Hallegraeff									X		X	38, 40
72. <i>K. bicuneiformis</i> Botes, Sym & Pitcher		*					X		X		X	13, 28, 32, 38, 39, 40
73. <i>K. brevis</i> (Davis) Hansen & Moestrup		*							X			32, 40
74. <i>K. brevisulcata</i> (Chang) Hansen & Moestrup									X		X	39, 40
75. <i>K. mikimotoi</i> (Miyake & Kominami ex Oda) Hansen & Moestrup		*					X		X	X		13, 30, 38, 40
76. <i>K. papilionacea</i> Haywood & Steidinger									X		X	38, 39, 40
77. <i>K. selliformis</i> Haywood, Steidinger & MacKenzie	X						X		X		X	5, 13, 39, 40
78. <i>Karlodinium ballantinum</i> Salas									X			13
79. <i>K. australe</i> Salas, Bolch & Hallegraeff	X											15



Apéndice: continuación.

Taxones	REGIÓN 1-2		REGIÓN 2			REGIÓN 3				REGIÓN 4		Referencias
	BC	BCS	SON	SIN	NAY	JAL	COL	MICH	GRO	OAX	CHIS	
80. <i>K. veneficum</i> (Ballantine) Larsen									X			13
81. <i>Takayama cladochroma</i> (Larsen) Salas, Bolch & Hallegraeff									X			40
82. <i>T. helix</i> Salas, Bolch & Hallegraeff	X											15
83. <i>T. pulchella</i> Salas, Bolch & Hallegraeff		*										32
84. <i>T. tasmanica</i> Salas, Bolch & Hallegraeff	X	*										14, 28
Polykrikaceae												
85. <i>Polykrikos hartmannii</i> Zimmermann		*									X	13, 24, 28, 30, 32, 38
86. <i>P. kofoidii</i> Chatton	X								X			5, 15, 40
87. <i>P. schwartzii</i> Bütschli		*										24
Warnowiaceae												
88. <i>Erythrospidium agile</i> (Hertwig) Silva		*							X			22, 29, 32, 40
89. <i>Greuetodinium cylindricum</i> (Greuet) Loeblich III									X			40
90. <i>Nematodinium armatum</i> (Dogiel) Kofoid & Swezy		*										24
91. <i>N. torpedo</i> Kofoid & Swezy		*							X			24, 40
92. <i>Nematopsides vigilans</i> (Marshall) Greuet		*										24
93. <i>Warnowia juno</i> (Schütt) Schiller									X			40
94. <i>W. polyphemus</i> (Pouchet) Schiller		*										24
95. <i>W. pouchetii</i> (Kofoid & Swezy) Schiller		*										24
96. <i>W. maxima</i> (Kofoid & Swezy) Lindemann									X			40
97. <i>W. violescens</i> (Kofoid & Swezy) Lindemann		*										24
Incertae sedis												
98. <i>Balechina glacialis</i> (Bergh) Gómez, Artigas & Gast	X	*										5, 13, 14, 15, 28, 29, 32
99. <i>Dissodinium pseudolunula</i> Swift ex Elbrächter & Drebes		*										32
100. <i>Cucumeridinium coeruleum</i> (Dogiel) Gomez, López-García, Takayama & Moreira		*					X		X		X	13, 24, 28, 29, 32, 38
101. <i>Cucumeridinium cucumis</i> (Schütt) Gómez, López-García, Takayama & Moreira		*										32
102. <i>Lebouridinium glaucum</i> (Lebour) Gómez, Takayam, Moreira & López-García		*							X			13, 24
103. <i>Levanderina fissa</i> (Levander) Moestrup, Hakanen, Hansen, Daugbjerg & Ellegaard	X	*	X	X			X		X		X	1, 2, 13, 15, 24, 26, 29, 32, 38

