



UNIVERSO FM 94.9

Escúchanos también por internet



www.ucol.mx/radio



UNIVERSIDAD DE COLIMA

MC Miguel Ángel Aguayo López
Rector

Dr. Ramón A. Cedillo Nakay
Secretario General

Dr. Jesús Muñiz Murguía

Coordinador General de Investigación Científica

Lic. Víctor Santacruz Bañuelos

Coordinador General de Extensión Universitaria

Licda. Gloria Guillermina Araiza Torres

Directora General de Publicaciones

CONSEJO EDITORIAL

Víctor Santacruz Bañuelos

Coordinador General

Jesús Muñiz Murguía

Coordinador de Consejos de Área

Gloria Guillermina Araiza Torres

Coordinadora operativa

Lourdes Galeana de la O

Coordinadora operativa de Producción

de Medios Didácticos

Miguel Alberto Macías Amador

Coordinador operativo de Video Didáctico

Armando Román Gallardo

Coordinador operativo de Edición

de Discos Compactos

COMITÉ EDITORIAL

Jesús Muñiz Murguía

Juan Diego Suárez Dávila

Ana Isabel Zermeño Flores

Gloria Guillermina Araiza Torres

Coordinadora editorial

Gloria Guillermina Araiza Torres

Coordinador de este número

Aramis Olivos Ortiz

Apoyo técnico

María Inés Sandoval Venegas

Diseño

Miguel Ángel Jiménez M.

Edición

Nélida J. Sánchez Ramos / Gloria González

COMITÉ DE ARBITRAJE

Dr. José Luis Pelegrí Llopert

pelegri@cmima.csic.es

Dr. Carlos Genatios

cgenatios@cantv.net

Dr. Anselmo Miranda Baeza

amiranda@cesunesnavoja.net

Dr. Saúl Chávez López

schavez04@cibnor.mx

Dr. Miguel Ángel Maldonado Cuevas

mikmalc@conanp.gob.mx

Dr. Armando Trasiña Castro

trasvi@cicese.mx

Dr. Roberto Esteban Martínez López

matines@angelumar.mx

Aramis Olivos Ortiz

aolivos@cgic.ucol.mx

Telefax: (+) 314 3311209

Carretera Manzanillo-Barra de Navidad km 20

Col. El Naranjo. CP 28860, Manzanillo, Colima, México

Publicaciones de la Universidad de Colima. Tel. (312) 31 610 81. publicac@ucol.mx. Comercialización: Comercializadora Universidad de Colima. Alfonso Sierra Partida 314, Colima, Col, México. Tel. (312) 31 384 84. comerci@ucol.mx. Iridia, es una publicación de la Universidad de Colima. Avenida Universidad 333, Colima, Colima, México. Teléfonos (312) 31 610 81, 31 610 00, exts. 35004, 35006. ISSN 1870-2430. Número de reserva otorgado por el Instituto Nacional de Derechos de Autor y número de certificado de licitud de título y contenido en trámite. Periodicidad: semestral. Impresa por 1+1=3 Asociados. Prohibida la reproducción total o parcial de lo aquí publicado, ya sea texto, imagen o cualquier otro que esté protegido por la Ley federal de derechos de autor. Autorizaciones para la reproducción, solicitarlas por escrito a: Universidad de Colima, Departamento de Propiedad Intelectual. El contenido de los textos aquí publicados son responsabilidad exclusiva de los autores.

www.ucol.mx

iridia

de la Universidad de Colima

año 3 / número 5

C O N T E N I D O

INVESTIGACIÓN

6 Influencia de las descargas de agua continental en la concentración de nutrientes en las bahías de Santiago y Manzanillo, Colima
Aramis Olivos Ortiz
Ramón Sosa Ávalos
Ernesto Torres Orozco
Lidia Silva Íñiguez
Marco Antonio Galicia Pérez
Juan Heberto Gaviño Rodríguez

16 Estado actual del arrecife coralino “La Boquita”, Colima
Marco Agustín Liñán-Cabello
Dhení Hernández Medina
Paulina Florián Álvarez
Alfredo Mena Herrera

28 La laguna del Valle de las Garzas deteriorada como laguna de oxidación
Alejandro Otto Meyer Willerer
Ernesto Torres Orozco
Manuel Patiño Barragán

40 Aspectos de la circulación marina y el oleaje en la bahía de Manzanillo
Marco Antonio Galicia Pérez
Juan Heberto Gaviño Rodríguez
Ernesto Torres Orozco

50 Modelos numéricos para transporte de contaminantes
Gregorio Posada Venegas
Rodolfo Silva Casarín
Sébastien de Brye

64 Progresos en el conocimiento de los ciclos de vida de dinoflagelados y diatomeas productoras de proliferaciones algales nocivas
Esther Garcés
Sonia Quijano
Rosa Isabel Figuero
Jordi Camp

ARTES VISUALES

74 Memorias de la mar

DIFUSIÓN Y POLÉMICA

84 Por el placer de oír a un pescador
Irene Herrera Sánchez

LITERATURA Y PERIODISMO

Cuentos

91 *Intermedio en el Pacífico*
Carlos Ramírez Vuelvas
93 *La Lola*
José Castillo

MISCELÁNEA

97 Diagnóstico de la acuicultura en el estado de Colima
Manuel Patiño Barragán
Alejandro Otto Meyer Willerer
Marco Agustín Liñán-Cabello
Alfredo Mena Herrera
Carlos Lezama Cervantes

108 Convocatoria

iridia surge de la palabra iridiscencia. Como tal, entraña los colores del arcoiris y su brillantez en un intento por representar la inacabable gama de aportaciones que se generan en los procesos de reflexión, búsqueda y aplicación del conocimiento, aunados a la apreciación del arte y la cultura de nuestra casa de estudios.

Progresos en el conocimiento de los ciclos de vida de dinoflagelados y diatomeas productoras de proliferaciones algales nocivas

Esther Garcés
Sonia Quijano
Rosa Isabel Figueroa
Jordi Camp

IRIDIA
64

Resumen

Las proliferaciones algales nocivas (PANs) son eventos recurrentes en aguas costeras de todos los países.

Muchas especies algales tienen ciclos de vida complejos que incluyen fases con características morfológicas y fisiológicas muy diferentes. Por ejemplo: células y colonias, alternancia entre fases de dormición, tasas de crecimiento responsables de un incremento notable de la biomasa y quistes de resistencia. Los ciclos de vida tienen implicaciones importantes en la ocurrencia y la dinámica de las proliferaciones de las especies nocivas. En este trabajo se presentan las características principales de los ciclos de vida de los dinoflagelados y las diatomeas, haciendo énfasis en los aspectos relevantes y más recientes.

Abstract

Harmful algal blooms of phytoplankton organisms are recurring events in coastal waters.

Many HAB species have complex life cycles, including stages with markedly different morphological and physiological characteristics, i.e. single cells and colonies, alternation between dormant/quiescent phases, growth stages responsible for biomass increase and benthic cysts and other resting stages capable of withstanding hostile environmental conditions. Life cycles have important implications for the occurrence and bloom dynamics of harmful species. In this study, we present the main characteristics of the life cycle for the dinoflagellate and diatom group, with the emphasis in the more recent and relevant results.



Introducción

Las proliferaciones algales nocivas (PANs) son eventos recurrentes en aguas costeras de todos los países. Se definen como un incremento de la concentración basal de células del fitoplancton por encima de valores considerados normales que producen efectos nocivos apreciables sobre el ecosistema. Estas proliferaciones pueden ser un fenómeno local o afectar grandes áreas; son fenómenos naturales que pueden –no obstante– iniciarse o verse favorecidas por factores antropogénicos: eutrofización, infraestructuras. En cualquier caso dan lugar a efectos nocivos y representan una amenaza significativa sobre los ecosistemas marinos, la salud humana y los recursos como las pesquerías, la acuicultura y el turismo (figura 1). La naturaleza de las PANs es muy diversa y puede ser debida a diferentes especies. Los grupos algales productores de PANs son principalmente los dinoflagelados y las diatomeas.

Respecto a los ciclos de vida hay una cita de H. A. von Stosch que refleja la importancia de su estudio: “Solo se conoce una especie cuando se conoce su ciclo de vida por completo”. Si aceptamos esto, en el caso de dinoflagelados, sólo se conoce un 1% de las 2 500 especies descritas. Así por ejemplo, debido a que habitualmente se trabaja con muestras fijadas, muchos estadios del ciclo de vida y las fases sexuales se han mal interpretado como fases

de fusión asexuales, y en algunos casos, determinados estados de una misma especie se han considerado como especies distintas.

El cultivo de especies en laboratorio es necesario para el estudio de los ciclos de vida, pero está plagado de dificultades, ya que sólo un porcentaje pequeño de las especies crecen bien en cultivo. Incluso en el caso de poder mantener un cultivo, siempre queda la duda de cómo las condiciones de cultivo afectan al normal desarrollo y comportamiento de la especie. Hoy día es imprescindible la disponibilidad de cultivos para demostrar, entre otros aspectos, la relevancia de la sexualidad y enquistamiento en los ciclos de vida, además de la ecología de los organismos.

Dinoflagelados

Los dinoflagelados son un grupo predominantemente marino, son protistas alveolados cuya organización estructural, diversidad morfológica y comportamiento se ha estudiado con gran énfasis debido a que son productores de potentes toxinas para los humanos y proliferan dando lugar a altas densidades de biomasa.

Los dinoflagelados se reproducen asexualmente por fisión binaria, un mecanismo que produce dos células hijas idénticas a la célula madre. Si bien existen otros modos de división asexual, sobre todo en dinoflagelados parásitos, por lo general se dividen

en la fase móvil o en fases inmóviles. Durante la división en la fase móvil cada célula hija mantiene la mitad de la pared parental. Este modo de división lo llamamos desmoquisis y hay varios ejemplos: entre ellos las especies del género *Ceratium*. En otros dinoflagelados las células hijas no comparten la pared parental, es lo que llamamos eleuteroquisis. La división se realiza dentro de la célula madre (*Peridinium*) o bien el protoplasma puede dejar la pared madre antes de la división (*Protoperidinium*). Después de la división, cada célula hija produce una pared nueva o una teca nueva en las especies tecadas (Taylor, 1987).

Se han descrito en varias especies un estado del ciclo de vida llamado quiste temporal o quiste de ecdisis. Estas fases fueron consideradas como una forma no móvil producida cuando una célula vegetativa experimenta condiciones desfavorables (por ejemplo cambios de temperatura). Sin embargo, recientemente se ha descrito que este tipo de quistes tienen la capacidad de dividirse y se ha visto que forman parte del ciclo asexual en géneros de dinoflagelados como *Pfiesteria*, *Cryptecodinium* y *Alexandrium*.

Aunque la reproducción sexual sólo se ha descrito para pocas especies de dinoflagelados, es mucho más diversa que la asexual. La fase móvil posee una única dotación de cromosomas, por lo que se llama haploide (n). El ciclo de vida de los dinoflagelados es haplonte, lo cual quiere decir que la única fase diploide ($2n$) es el cigoto que por meiosis da lugar a cuatro células haploides. El cigoto móvil (planozigoto) se forma tras singamia de dos gametos, que pueden tener igual (isogametos) o distinta (anisogametos) morfología, y es distinguible por la presencia de dos flagelos longitudinales. En el cigoto ocurre la meiosis, dando células móviles haploides que, por sucesivas mitosis se dividen, producen gametos y reinicia el ciclo.

Los dinoflagelados pueden ser homotáticos si una célula produce gametos femeninos y masculinos que pueden fusionarse y dar lugar al cigoto o heterotáticos, si una célula produce o bien gametos masculinos o femeninos (figura 2). Así pues, los cultivos clonales heterotáticos no pueden formar cigotos a menos que se crucen cultivos de diferente sexo. Si bien existen los dos tipos, hay especies que pueden tener células homotáticas y heterotáticas o presentar un gradiente en el modo de reproducción (*Gymnodinium catenatum*).

La fase planozigoto puede ser muy corta y en cuestión de horas o días pierde el flagelo, desarro-

lla una pared doble y se transforma en un quiste de resistencia. Sin embargo, en algunas especies, se ha visto que el planozigoto puede durar incluso semanas, hasta que se transforma en un quiste resistente o se divide. El quiste de resistencia requiere o no una fase obligatoria de maduración (periodo de latencia) antes de que pueda germinar, siendo la duración de ésta muy variable (de horas a meses).

Para volver al estado haplonte es necesaria la meiosis. La meiosis se ha descrito en muy pocos casos en dinoflagelados y en muchos se asume su existencia como una necesidad después de la formación del cigoto. La meiosis puede darse en la fase planozigoto en el quiste de resistencia o la célula que germina del quiste de resistencia (hipnozigoto). En organismos eucarióticos se conoce que la meiosis consiste en dos divisiones consecutivas llamadas M1 y M2. En el caso de los dinoflagelados parece que M1 y M2 pueden ser consecutivas o estar separadas en el tiempo. Un fenómeno que nos puede indicar que hay meiosis en dinoflagelados es la ciclosis nuclear, en la cual los cromosomas tienen un movimiento circular durante horas dentro del envoltorio nuclear. Las observaciones de la ciclosis en dinoflagelados son muy escasas, pero se ha documentado recientemente en el género *Pfiesteria* (Parrow y Burkholder 2004). Otra prueba indirecta se basaría en los estudios de herencia de los caracteres.

Uno de los avances más importantes en dinoflagelados ha sido resolver la pregunta de si existe una reversibilidad en los estados del ciclo sexual y en caso de existir cómo está modulada. En *Gymnodinium catenatum* (Figuroa *et al.*, 2006) se demuestra cómo en función de los nutrientes existentes en el medio la fase sexual pasa a ser quiste de resistencia o a dividirse para formar la fase vegetativa. Este punto es muy importante ya que la formación del quiste es a menudo la única evidencia de la ocurrencia de reproducción sexual. Sin embargo, probablemente no todas estas fases se convierten necesariamente en quistes de resistencia. La flexibilidad de la fase sexual se ha demostrado posteriormente en otras especies de dinoflagelados, como por ejemplo, *Gymnodinium nolleri* (Figuroa y Bravo 2005) y *Alexandrium taylori* (figura 3) (Figuroa *et al.*, 2006).

Diatomeas

Las diatomeas son entre el grupo de algas eucariotas las que presentan el mayor número de especies. Por medio de la fotosíntesis fijan probablemente el 20% del total carbón de la atmósfera (excediendo a la selva tropical). Por esto tienen un papel importante en



IRIDIA
67

Figura 1. Proliferación de un dinoflagelado, *Alexandrium taylori*, en la playa de La Fosca (Costa Brava, Cataluña), julio 2001. Las concentraciones de millones de células por litro permiten que algas microscópicas que miden unas 33.6 μm de longitud sean visibles al ojo humano. Foto Agencia Catalana Agua, Generalitat de Catalunya.

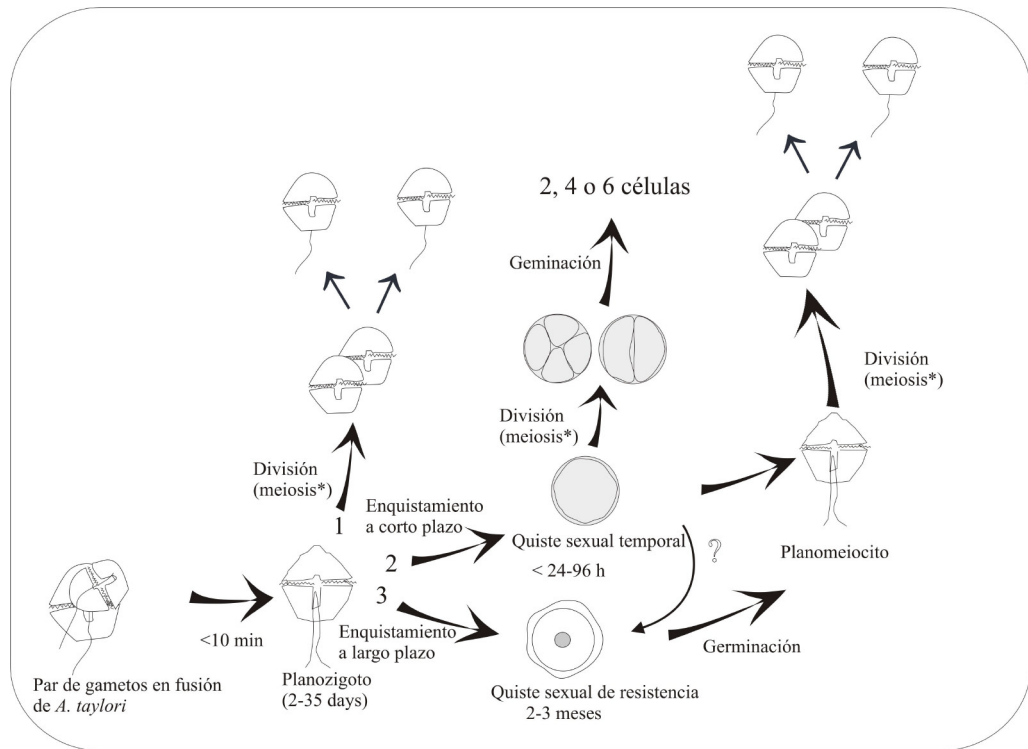


Figura 2. A) Gametos en fusión en *Alexandrium minutum*. La fusión da lugar al planozigoto (B) y al quiste de resistencia (C). Nótese los dos flagelos de la fase planozigoto. Fotos de R. Figueroa.

el funcionamiento de la biosfera. Las diatomeas son organismos eucarióticos unicelulares o coloniales. Su característica principal es la frústula, compuesta de dos valvas de silicio ornamentadas. Los registros fósiles indican que aparecieron sobre la tierra hace aproximadamente 250 Ma (era Mesozoica). Desde entonces han invadido casi todos los hábitat acuáticos y húmedos donde hay suficiente luz para realizar la fotosíntesis diversificándose en más de 200 000 especies (Mann, 1999).

La reproducción sexual genera diversidad genética además de permitir al genoma purgar las mutaciones letales. La mayoría de las diatomeas son organismos sexuales obligados. La diversificación evolutiva de las diatomeas ha ocurrido principalmente dentro de los linajes sexuales (Round *et al.*, 1990, Mann, 1999).

Típicamente el ciclo de vida de las diatomeas comprende dos fases principales: una fase vegetativa prolongada que puede durar de meses

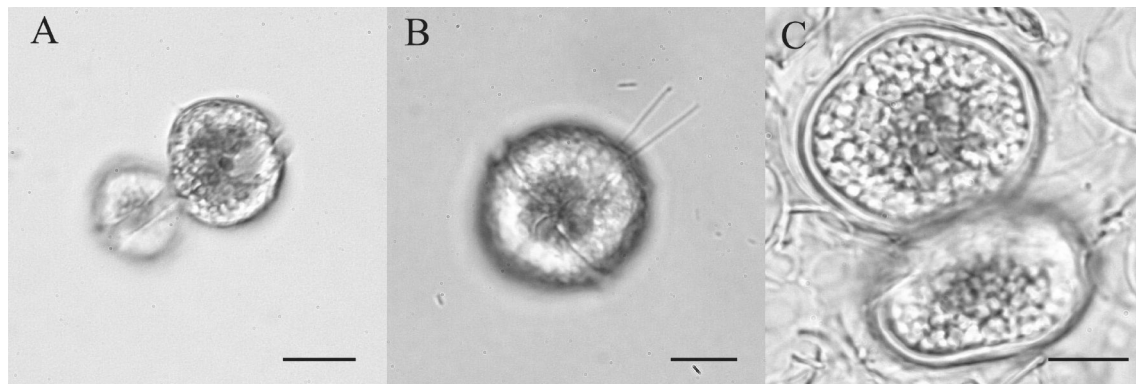


Figura 3. Fase sexual del ciclo de vida de *Alexandrium taylori*. El planozigoto puede tomar diferentes rutas, la división (1), el enquistamiento a corto plazo (2) y el enquistamiento a largo plazo (3), dando lugar este último a un quiste de resistencia.

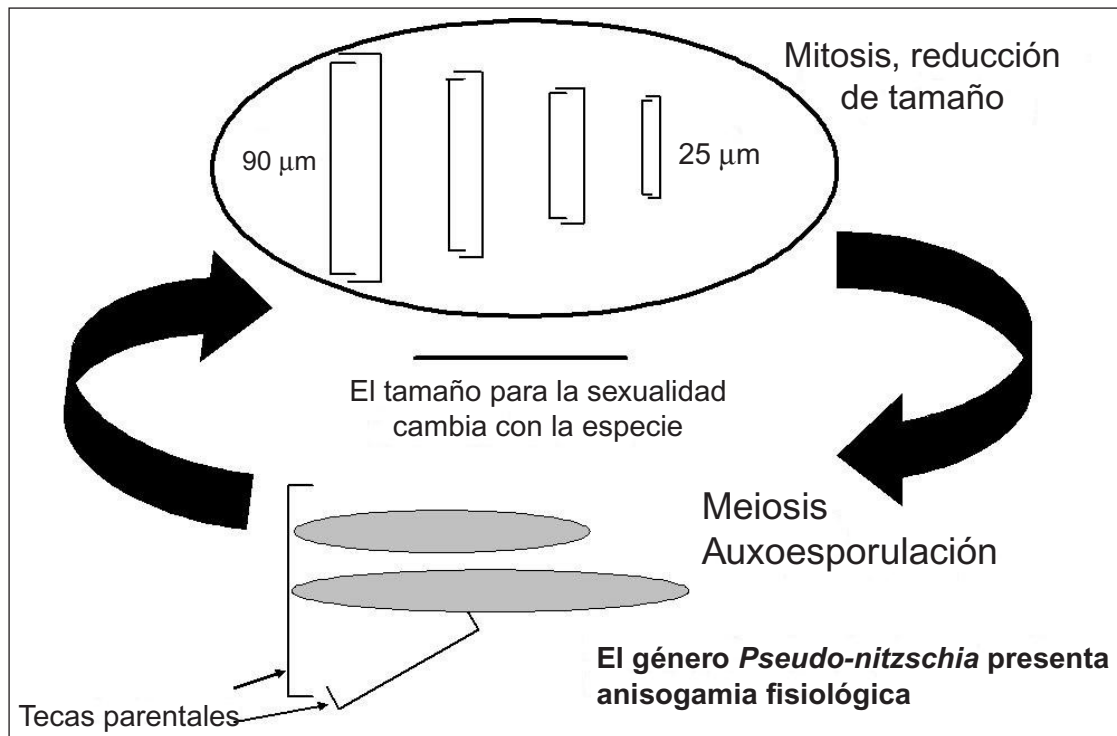


Figura 4. Esquema del ciclo de vida en diatomeas pennadas.

a años en la cual las células se dividen mitóticamente, y una fase relativamente corta que incluye a la reproducción sexual con gametogénesis y fertilización (dura pocas horas); y por último un proceso complejo de desarrollo que lleva a la formación de nuevas células vegetativas (duración de pocas horas a semanas) (Chepurnov *et al.*, 2004).

Todas las diatomeas tienen un ciclo de vida diplonte, las células vegetativas son diploides y sólo los gametos haploides. La división de células vegetativas se produce por mitosis y la formación de gametos por meiosis. La división vegetativa va acompañada invariablemente de una reducción gradual de tamaño. La frústula está compuesta de dos mitades llamadas valvas que se unen a través del cíngulo. Las dos tecas son de tamaño diferente, la epiteca y la hipoteca, siendo esta última un poco más chica que la otra y encajando en ella como una caja. Al dividirse mitóticamente las células hijas conservan una valva materna y forman nueva hipoteca, de tal manera que una hija será del tamaño de la madre y la otra será más chica. Después de repetidas divisiones celulares el tamaño medio de los individuos de la población disminuye (Round *et al.*, 1990, Chepurnov *et al.*, 2004). Para restaurar el tamaño es necesaria la reproducción sexual con la formación de auxosporas. Este proceso engloba la recombinación genética

y la restauración del tamaño. Los gametos se unen y forman las auxosporas que se expanden; una vez completada la expansión, se forma dentro la célula inicial, que puede ser dos o tres veces más grande que las células madres. Si las diatomeas no pueden realizar la reproducción sexual y auxoesporulación, se continúan dividiendo mitóticamente hasta alcanzar un tamaño pequeño crítico y mueren.

La capacidad de las células de realizar la reproducción sexual depende del tamaño, sólo células comparativamente pequeñas pueden cambiar de mitosis a meiosis. El límite superior para la inducción sexual es de entre el 30 al 75% del tamaño máximo de las células iniciales. El límite inferior puede coincidir con el tamaño mínimo crítico.

El tamaño máximo de las células iniciales, junto con el tamaño máximo para la inducción sexual y el tamaño crítico mínimo son característicos de cada especie y se refieren como puntos cardinales en el ciclo de vida de las diatomeas (figura 4).

Los estados inmediatamente posteriores a la reproducción sexual, auxosporas y células iniciales no son estadios de reposo (Drebes 1977, Chepurnov *et al.*, 2004).

En el nivel más alto de clasificación taxonómica se encuentran dos grupos mayores, diatomeas céntricas y pennadas, reconocidos desde el

siglo diecinueve debido a observaciones al microscopio óptico. Las diatomeas céntricas tienen un patrón radial en las valvas y la forma es a menudo circular, raramente multipolar o bipolar. La valva de las diatomeas pennadas es bipolar con forma de bote con estrías y poros que se extienden a partir de un patrón central, *sternum* como en las plumas de ave. Se subdividen en pennadas con rafe y pennadas sin rafe o arafideas (Round *et al.*, 1990, Tomas 1997).

Las diatomeas céntricas presentan reproducción sexual oogama, que incluye la fertilización de un huevo grande no móvil por un espermio pequeño uniflagelado en su parte anterior. Sin embargo las auxosporas se pueden formar también por automixis o asexualmente.

Las diatomeas pennadas arafideas presentan anisogamia. Los gametos difieren morfológicamente y en su comportamiento. La copulación ocurre entre gametangios, no entre gametos. No se han reportado gametos flagelados. Se requiere interacción entre los padres para disparar la meiosis y la gametogénesis. El mecanismo de locomoción de los gametos son movimientos ameboideos. El par de gametangios producen un gameto estacionario y otro migratorio. Al igual que en las centrales sólo uno o dos gametos son producidos por el gametangio femenino, mientras que en el masculino se producen dos (figura 5).

Las diatomeas pennadas son predominantemente allogamas (equivalente a heterotálico en dino-flagelados), y en su mayoría isogamas; es decir,

los gametos producidos son idénticos en tamaño y forma aunque difieren fisiológicamente. Uno o dos gametos son producidos por cada gametangio dependiendo de la especie (Chepurnov *et al.*, 2004).

Dentro de las diatomeas tóxicas el género *Pseudo-nitzschia*, ha despertado interés por su capacidad de producir ácido domoico, una potente neurotoxina que causa la “intoxicación amnésica por consumo de mariscos” (o sus siglas en inglés ASP). Se ha estudiado con detalle los ciclos de vida de varias especies como *P. pungens*, *P. delicatissima*, entre otras (Davidovich y Bates 1998, Amato *et al.*, 2005, Chepurnov *et al.*, 2005). La figura 5 muestra auxosporas en *Pseudo-nitzschia delicatissima*.

Estudios recientes han demostrado la necesidad de reevaluar el concepto de especie en diatomeas usando una aproximación holística. Tres enfoques complementarios que han permitido recabar información taxonómica relevante en diatomeas son: su morfología, su sexualidad y la secuencia de genes. Tomando estas tres características en conjunto y aplicadas a muestras lo suficientemente grandes, pueden revelar el límite entre especies y relaciones entre géneros consideradas anteriormente (Mann *et al.*, 2004, Amato *et al.*, 2005). Son frecuentes las formas crípticas que son morfológicamente similares pero constituyen especies diferentes. La importancia práctica en la diferenciación de estas especies radica que como especies diferentes reaccionaran de manera distinta en condiciones similares además de la capacidad de

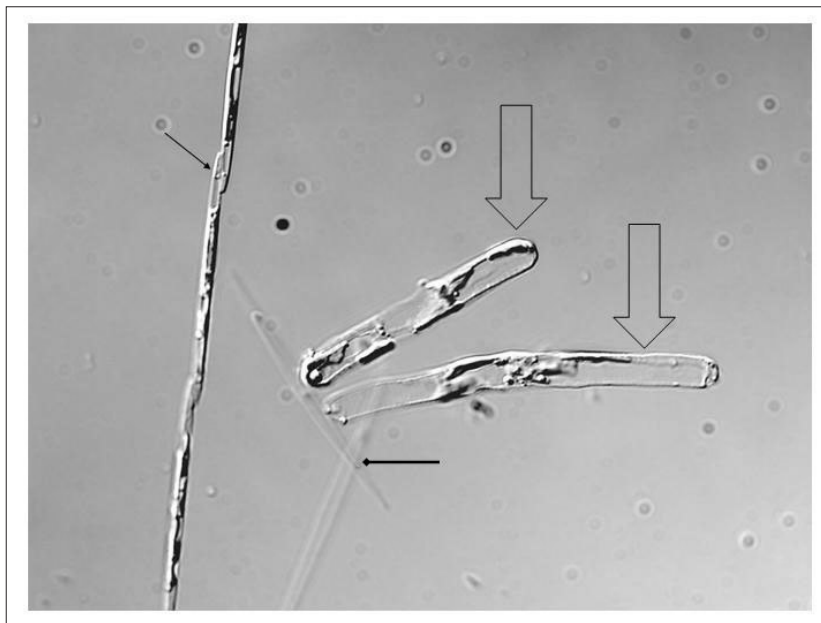


Figura 5. Células vegetativas de *Pseudo-nitzschia delicatissima* (flecha), auxosporas (flecha grande), tecas vacías de las células parentales (flecha con rombo). Fotos de S. Quijano.

algunas de ellas de producir toxinas. Esto hace que sea una necesidad la correcta identificación a la hora de emitir alertas a la población o de gestionar las situaciones creadas por las proliferaciones.

Dinámica de las proliferaciones de fitoplancton y ciclos de vida

El inicio y el desarrollo de una proliferación de fitoplancton requieren de un inóculo de células para “sembrar” la proliferación. Sin inóculo no habría un incremento de la población. El inóculo puede provenir de diferentes fuentes y puede implicar diferentes estados del ciclo de vida. En el caso de los dinoflagelados los quistes de resistencia que persisten en los sedimentos durante mucho tiempo son considerados frecuentemente como el mecanismo principal para explicar el inicio, aunque la existencia de formas vegetativas en bajas concentraciones en el agua no se puede descartar.

La germinación de los quistes está modulada por el periodo de dormición o la maduración y esto afecta al periodo en que las proliferaciones ocurren, asimismo el periodo de germinación también se puede ver modulado por factores abióticos como la luz y la temperatura (Montresor, 1992, Zingone *et al.*, 2002). En cultivos se puede experimentar con el efecto de los nutrientes sobre la producción de quistes de resistencia. Así en cultivos de *Lingulodinium polyedrum*, hay dos tipos de quistes de resistencia, un quiste sexual proveniente de ecdisis que germina en horas y un hipnozigoto resistente que tiene un periodo de latencia de meses (Figueroa y Bravo 2005). Si el medio carece de fosfatos el segundo tipo de quiste es el dominante, pero si en el medio no hay escasez de nutrientes, son los primeros los que se producen.

En el caso de las diatomeas el tamaño de los individuos decrece si no hay eventos de sexualidad. Tenemos información muy limitada sobre la producción de auxosporas y como pueden inocular la columna de agua para dar lugar a la división asexual y a altas densidades celulares. Parece haber una ventana de tamaño celular para la inducción de la sexualidad. Por ejemplo: 120 μm en *Pseudo-nitzschia multiseriis*, cuando las más largas son de 190 μm (Davidovich y Bates 1998). Otra estrategia de inóculo en diatomeas es formando células de resistencia que pueden sedimentar o acumularse en determinadas zonas como las picnoclinas.

Crecimiento y mantenimiento

Los ciclos de vida implican estrategias de desarrollo para explotar diferentes ambientes en diferentes momentos del año. Normalmente, durante el crecimiento de la población, la fase vegetativa (haploide o diploide) del alga responde a las condiciones ambientales (nutrientes, fotoperiodo, calidad y cantidad de la luz, temperatura, salinidad, turbulencia). El crecimiento puede darse por división de células individuales o en colonias. Las tasas de crecimiento varían entre especies y están en el rango de $<1 > 3$ divisiones por día (Stolte y Garcés 2006).

Las fases de crecimiento son responsables de los incrementos de la biomasa de la población, mientras que las fases de resistencia son capaces de hacer frente a las condiciones ambientales desfavorables. Los ciclos de vida heteromórficos (fase planctónica, fase bentónica) pueden representar una ventaja pues permite emplazar la biomasa de la población en diferentes ambientes, lo que incrementa la capacidad de defensa y supervivencia, pues los diferentes estadios pueden tener características fisiológicas diversas: células individuales, colonias, estados bentónicos, planctónicos...

Dispersión de las poblaciones

Las diferentes fases y adaptaciones en el ciclo de vida permiten a las especies extender su tolerancia a las condiciones ambientales, su distribución y su supervivencia. La reproducción sexual de las poblaciones es importante para su supervivencia. El final de una proliferación puede deberse a varios factores, entre ellos la transición de los estados vegetativos a fases de resistencia. Estas transiciones pueden estar reguladas por mecanismos endógenos o exógenos. La formación de quistes de resistencia en *Alexandrium minutum* empieza en periodos en que las densidades de células vegetativas en el agua son altas. Una vez que empiezan a producirse estas fases de resistencia el proceso continúa constante en el tiempo, mientras existan células planctónicas (Garcés *et al.*, 2004).

Estado del conocimiento y dirección necesaria

El conocimiento de los ciclos de vida en dinoflagelados es el más avanzado en las algas tóxicas y nocivas gracias a los numerosos trabajos sobre enquistamiento y germinación, realizados con el objetivo de entender para predecir o mitigar sus efectos perjudiciales. Hay muy poca información en los ciclos de vida de las diatomeas con relación al desarrollo de las proliferaciones y principalmente en la fase de

inicio. En muchos casos tampoco se conoce cómo y porqué acaban las proliferaciones. Algunas revisiones del estado del arte sobre los ciclos de vida (Garcés *et al.*, 2002, Steidinger y Garcés 2006) apuntan a que entre los objetivos fundamentales está el mejor conocimiento de las especies y sus mecanismos sexuales para entender la dinámica de sus poblaciones y sus pautas de distribución. Una de las vías de conocimiento propuesta es crear y mantener programas de vigilancia de las células en el agua, así como de sus estados de resistencia en el sedimento.

Agradecimientos

Agradecemos la financiación de la Comunidad Europea del proyecto FP6 SEED (Life cycle transformations among HAB species, and the environmental and physiological factors that regulate them, GOCE-CT-2005-003875). E. Garcés disfruta de un contrato "Ramón y Cajal" del Ministerio de Educación y Ciencia de España. R. Figueroa tiene un contrato I3P del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España. S. Quijano disfruta de una beca PROMEP de la Secretaría de Educación Pública, México y Universidad de Colima, México.

Bibliografía

AMATO, A., ORSINI, L., D'ALELIO, D. & MONTRESOR, M. 2005. Life cycle, size reduction patterns, and ultrastructure of the pennate planktonic diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 41: 542-56.

CHEPURNOV, V. A., MANN, D. G. & SABBE, K. 2004. Experimental studies on sexual reproduction in diatoms. *International Review of cytology* 237: 91-154.

CHEPURNOV, V. A., MANN, D. G., SABBE, K., VANNERUM, K., CASTELEYN, G., VERLEYEN, E., PEPPERZAK, L. & VYVERMAN, W. 2005. Sexual reproduction, mating system, chloroplast dynamics and abrupt cell size reduction in *Pseudo-nitzschia pungens* from the north Sea (Bacillariophyta). *Eur. J. Phycol.* 40: 379-95.

DAVIDOVICH, N. & BATES, B. 1998. Sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriis* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 34: 126-37.

DAVIDOVICH, N. A. & BATES, S. 1998. Sexual reproduction in the pennate diatom *Pseudo-nitzschia multiseriis* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 34: 126-37.

DREBES, G. 1977. Sexuality. In Werner, D. [Eds.] *The Biology of Diatoms*. University of California Press, Berkeley, pp. 250-83.

FIGUEROA, R. I. & BRAVO, I. 2005. Sexual reproduction and two different encystment strategies of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* 41: 370-9.

FIGUEROA, R. I. & BRAVO, I. 2005. A study of sexual reproduction and determination of mating type of *Gymnodinium nollerii* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* 41: 74-83.

FIGUEROA, R. I., BRAVO, I. & GARCÉS, E. 2006. Multiple routes of sexuality in *Alexandrium taylori* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* 42: 1028-39.

FIGUEROA, R. I., BRAVO, I., GARCÉS, E. & RAMILO, I. 2006. Nuclear features and effect of nutrients on *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) sexual stages. *J. Phycol.* 42: 67-77.

GARCÉS, E., BRAVO, I., VILA, M., FIGUEROA, R. I., MASO, M. & SAMPEDRO, N. 2004. Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de mar harbour (NW mediterranean). *J. Plankton Research* 26: 1-9.

GARCÉS, E., ZINGONE, A., MONTRESOR, M., REGUERA, B. & DALE, B. [Eds.], 2002. LIFEHAB: Life histories of microalgal species causing harmful blooms, Luxembourg: Office for the Official Publications of the European Communities. 189 Pages.

MANN, D. G. 1999. The species concept in diatoms. *Phycologia*. 36: 437-95.

- MANN, D. G., McDONALD, S. M., BAYER, M. M., DROOP, S. J. M., CHEPURNOV, V. A., LOKE, R. E., CIOBANU, A. & HANS DU BUF, J. M. 2004. *The Sellaphora pupula species complex (Bacillariophyceae): morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species. Phycologia*. 43: 459-82.
- MONTRESOR, M. 1992. Life histories in diatoms and dinoflagellates and their relevance in phytoplankton ecology. *Oebalia* suppl 17: 241-57.
- PARROW, M. W. & BURKHOLDER, J. M. 2004. The sexual life cycles of *Pfiesteria piscicida* and Cryptoperidiniopsis (Dinophyceae). *J. Phycol.* 40: 664-73.
- ROUND, F. E., CRAWFORD, R. M. & MANN, D. G. 1990. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge, 758 pp.
- STEIDINGER, K. A. & GARCÉS, E. 2006. Importance of life cycles in the ecology of harmful microalgae. In [Eds.] *Ecology Of Harmful Algae*. Springer-Verlag Berlin, Berlin, pp. 37-49.
- STOLTE, W. & GARCÉS, E. 2006. Ecological aspects of harmful algal in situ population growth rates. In [Eds.] *Ecology Of Harmful Algae*. Springer-Verlag Berlin, Berlin, pp. 139-52.
- TAYLOR, F. J. R. [Eds], 1987. *The biology of dinoflagellates*. Botanical Monographs. Oxford, Blackwell Scientific Publications. 176 Pages.
- TOMAS, C. R. 1997. *Identifying marine phytoplankton*. pp.
- ZINGONE, A., GARCÉS, E., WYATT, T., SILVERT, B. & BOLCH, C. 2002. The importance of life cycles in the ecology of Harmful Algal Blooms. In Garcés, E., Zingone, A., Montresor, M., Reguera, B. & Dale, B. [Eds.] *LIFEHAB: Life histories of microalgal species causing harmful blooms*. Luxembourg: Office for the Official Publications of the European Community, pp. 134-7.
-
- Esther Garcés.** Doctora en ciencias del mar. Departament de Biologia Marina y Oceanografía, Institut de Ciències del Mar-CMIMA, CSIC, P. Marítim de la Barceloneta, 37-43, E08003 Barcelona, España IRTA, Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentaries, Sant Carles de la Ràpita, España.
- Sonia Quijano.** Maestra en ciencias biológicas. Departament de Biologia Marina y Oceanografía, Institut de Ciències del Mar-CMIMA, CSIC, P. Marítim de la Barceloneta, 37-43, E08003 Barcelona, España Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas, Universidad de Colima, México
- Rosa Isabel Figueroa.** Doctora en ciencias del mar. Departament de Biologia Marina y Oceanografía, Institut de Ciències del Mar-CMIMA, CSIC, P. Marítim de la Barceloneta, 37-43, E08003 Barcelona, España
- Jordi Camp.** Doctor en biología. Departament de Biologia Marina y Oceanografía, Institut de Ciències del Mar-CMIMA, CSIC, P. Marítim de la Barceloneta, 37-43, E08003 Barcelona, España