

## PRIMER MAPEO DE QUISTES DE *Gymnodinium catenatum* EN SEDIMENTOS DE LA ZONA COSTERA URUGUAYA

Silvia M. Méndez\*, Graciela Ferrari\* y Solveig Svensson\*\*

\*Dirección Nacional de Recursos Acuáticos. Constituyente 1497, 11200 Montevideo Uruguay.

\*\*University of Göteborg. Slottskogsgatan 64A, S-414 70. Gothenburg. Suecia.

**RESUMEN:** *Gymnodinium catenatum* Graham, es el único dinoflagelado atecado que hasta la fecha se conoce como productor de Veneno Paralizante de Moluscos (VPM). Aunque la especie fue citada previamente para la región, mas específicamente para la costa de Mar del Plata en 1964, recién en 1992, produce por primera vez una floración tóxica en el área del Atlántico Sudoccidental, en la costa uruguaya. A partir de esa fecha, periódicamente en temporadas veraniegas, se han registrado en Uruguay, floraciones tóxicas con niveles de toxicidad en moluscos superiores al límite aceptado internacionalmente para consumo humano.

El ciclo de vida de los dinoflagelados incluye alternativamente estados vegetativos móviles y estados de quiste inmóvil. Se han observado dinoflagelados que producen quistes o esporas de resistencia cuando las células vegetativas son expuestas a condiciones desfavorables aunque también los forman como parte de su ciclo reproductivo sexual.

Es sabido que los quistes juegan un rol crucial en la dispersión, iniciación y finalización de la floración algal. Por esto la información sobre la distribución y abundancia de quistes en sedimentos es esencial para comprender la ecología y la dinámica de las floraciones de dinoflagelados, incluyendo las especies tóxicas. Conociendo la presencia de quistes de especies tóxicas en los sedimentos cercanos a los puntos de extracción comercial de moluscos es posible prever futuros eventos de algas nocivas y toxicidad en moluscos.

El presente trabajo presenta el primer mapeo de quistes en sedimentos realizado en dos zonas de la costa: La Bahía de Maldonado, área cercana al lugar de mayor extracción comercial de mejillones y La Paloma zona de mayor explotación de caracoles en Uruguay. La presencia de quistes es mayor en sedimentos finos como limos o arcillas y casi inexistente en las áreas arenosas dado que las zonas de deposición de sedimentos finos son áreas más protegidas que facilitan los procesos de acumulación de estos. El área de la Bahía de Maldonado, presenta mayor densidad de quistes que en el área comprendida entre el Puerto de La Paloma y Arachania.

**Palabras clave:** *Gymnodinium catenatum*, quistes en sedimentos, zona costera de Uruguay.

**SUMMARY: FIRST CYST MAPPING OF *Gymnodinium catenatum* IN SEDIMENTS IN THE URUGUAYAN COASTAL ZONE.** *Gymnodinium catenatum* is the only naked dinoflagellate known to produce Paralytic Shellfish Poisoning (PSP). Although the species was previously cited for the region, more specifically for the coast of Mar del Plata in 1964, only in 1992 produce for the first time a toxic bloom in the South Western Atlantic, at the Uruguayan coast.

Since that date, it had been registered toxic blooms periodically in Uruguay in summer with toxic levels of PSP in mollusc higher than the internationally accepted limit for human consumption.

The dinoflagellate life cycle involves an alteration between a motile vegetative stage and a non motile cyst stage. Dinoflagellate species were found to produce dormant cysts or resting spores when vegetative cells are exposed to unfavorable conditions although they produce cysts as part of the sexual reproduction cycle.

It is known that cysts play a crucial role in the dispersal, initiation and termination of algal blooms. Therefore the information on the distribution and abundance of cysts in natural sediments is essential for understanding the ecology and bloom dynamics of red tide dinoflagellates, including the toxic species. The knowledge of distribution of toxic species cysts in the sediments, at mollusc exploitation areas, facilitate the prediction of future harmful algal blooms and toxicity episodes.

The present study is a mapping over the cyst contents in the sediments in two different coastal areas: Maldonado Bay, next to the most important area of mussels exploitation and La Paloma, area of molluscs exploitation.

The results from this study shows that the presence of cysts is higher in muddy than in sandy areas, probably due to thin sediments deposition areas are generally protected and facilitate the accumulation processes. Maldonado Bay has higher density of cysts than the area between La Paloma harbor and Arachania beach.

**Key words:** *Gymnodinium catenatum*, cysts in sediments, coastal zone of Uruguay.

## INTRODUCCIÓN

Desde el año 1992 se han registrado floraciones tóxicas de *Gymnodinium catenatum* en la costa uruguaya. Aunque la presencia de especie fue citada tiempo atrás en la costa Argentina (Balech, 1964). Estas floraciones constituyen los primeros antecedentes de esta especie para los países con costas al Atlántico Sudoccidental

Hasta el momento *G. catenatum* es el único dinoflagelado atecado que se conoce como productor de Veneno Paralizante de Moluscos (VPM).

Sucesivas floraciones tóxicas de esta especie se han registrado en la temporada de verano y principios de otoño en Uruguay con niveles de toxicidad en moluscos superiores al límite aceptado internacionalmente para consumo humano (Méndez y Brazeiro, 1993). No existen registros de floraciones de la especie en aguas argentinas ni brasileñas hasta la fecha. Sin embargo es una especie que ha producido en los últimos 20 años floraciones tóxicas en Tailandia (Matsuoka y Fukuyo 1994), España (Estrada *et al.*, 1984), Filipinas (Fukuyo *et al.*, 1993, Corrales *et al.*, 1996) Tasmania (Hallegraeff *et al.*, 1989), Japón (Ikeda *et al.*, 1989, Nishioka *et al.*, 1993) y Venezuela (La Barbera-Sanchez *et al.*, 1993).

Las condiciones ambientales en las que se desarrolla, difieren en los distintos países y regiones, se ha considerado recientemente a *G. catenatum* como un complejo de especies dado no solo las diferencias encontradas en la composición química de las toxinas que producen sino también en lo infructuoso del cruzamiento de algunas cepas (Hallegraeff y Fraga, 1998).

La literatura indica que la especie se ha inducido a la formación de quistes en laboratorio, en un medio de cultivo deficiente en nitratos y fosfatos (Bravo, 1986, Anderson *et al.*, 1988).

En términos generales el ciclo de los dinoflagelados presenta estados vegetativos móviles y estados de quiste inmóvil. Los quistes o esporas de resistencia son producidos algunos dinoflagelados como parte de su ciclo reproductivo sexual (quiste de reposo) o bien por exposición las células vegetativas a condiciones desfavorables (quiste temporal). El quiste temporal rápidamente reestablece su estado de célula móvil cuando las condiciones ambientales vuelven a ser favorables. El quiste de reposo se forma en la naturaleza a menudo en la etapa final de la floración y permanece en reposo durante semanas o meses según la especie aún cuando las condiciones ambientales fueran favorables.

Durante el ciclo de vida (Fig. 1), la célula vegetativa móvil de *G. catenatum* se divide por mitosis formando cadenas y produce dos tipos de

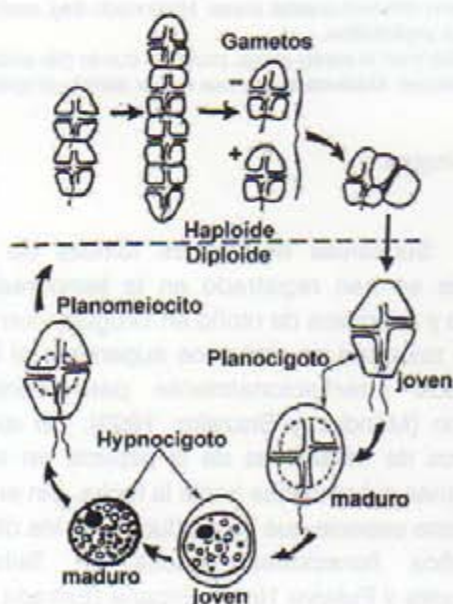


Figura 1. Ciclo de vida de *G. catenatum* (de Blackburn *et al.*, 1989).

gametos que se fusionan para formar un planocigoto diploide, que pierde movilidad y forma el quiste de reposo (hipnocigoto). Al desenquistarse surge el planomeiocito similar al planocigoto que se divide por meiosis y restablece la célula vegetativa (Blackburn *et al.*, 1989). Las células solitarias miden 34-65  $\mu\text{m}$  de largo y 27-43  $\mu\text{m}$  de ancho mientras que formando cadenas el tamaño es de a 23-60  $\mu\text{m}$  de largo y 27-43  $\mu\text{m}$  de ancho (Taylor *et al.*, 1995).

La especie tiene la capacidad de formar cadenas (Fig. 2) y de migrar verticalmente gracias a sus dos flagelos atributos que la favorecen frente a otras especies, planctónicas, fundamentalmente para permanecer en la zona eufótica en condiciones de estabilidad de la columna de agua, cuando las diatomeas se hunden. En la literatura, se sugiere que la formación de cadenas es una ventaja evolutiva para la floración en determinadas condiciones hidrográficas (Fraga *et al.*, 1989).

Su quiste de color marrón oscuro, superficie microreticulada, y 36 a 62  $\mu\text{m}$  de diámetro (Graham, 1943), es fácilmente reconocible en los sedimentos de la costa uruguaya había sido encontrado anteriormente en elevadas concentraciones en el área de la Bahía de Maldonado

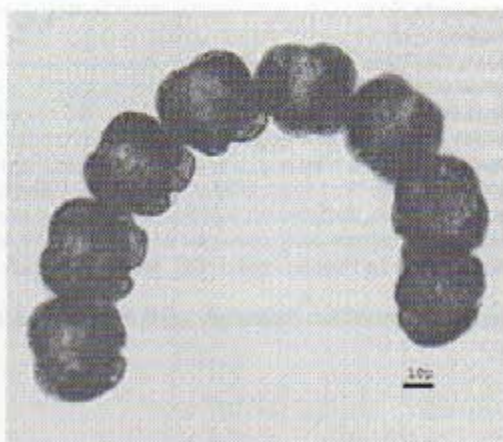


Figura 2. Cadena de 8 células de *Gymnodinium catenatum* en cultivo



Figura 3. Quiste de *Gymnodinium catenatum*.

(Méndez, 1995) (Fig.3). Los quistes tienen la capacidad de viajar largas distancias en las aguas lastre de las embarcaciones y fue así como esta especie fue introducida en Australia (UNESCO, 1995).

El objetivo del presente trabajo es obtener un primer mapeo de quistes de *Gymnodinium catenatum* en dos localidades de la costa uruguaya, Punta del Este (a Bahía de Maldonado) y La Paloma (entre el Puerto y el balneario Arachania) principales puertos en la comercialización de moluscos en Uruguay.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Las muestras de sedimentos se colectaron en marzo de 1998, desde una embarcación tipo zodiaco, en estaciones distribuidas en varias transectas predefinidas, en dos localidades de la costa uruguaya: La Bahía de Maldonado-Punta del Este (lat. 34° 30'S, long. 55° 00'W) y La Paloma-Arachania (lat.34° 30'S, long. 54° 00'W) (Fig. 4). En Punta del Este se tomaron 16 muestras y en La Paloma 12.

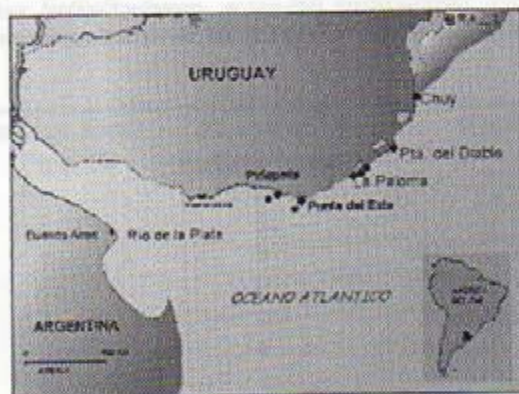


Figura 4. Mapa del área de estudio.

Las muestras fueron obtenidas por buceo autónomo mediante un corer con pistón (Matsuoka *et al.*, 1989). Cada muestra se fragmentó, utilizándose los 2 centímetros superficiales de sedimento envasados en recipientes plásticos y preservados con formol neutro al 10%. En el laboratorio, se submuestreó un volumen conocido de sedimento y se sonificó en baño ultrasónico (Mettler Electronics Corp, USA) antes de tamizar por una batería de redes de diferentes tamaños de malla (200, 100,

60, y 20  $\mu\text{m}$ ). Cabe señalar que en algunos casos el tiempo de sonificación debió extenderse para lograr desagregar todo el material adherido a los quistes, lo cual podría haber roto algunos de ellos, lo que implica que los resultados obtenidos estarían subestimados. Se utilizó agua de mar filtrada para concentrar la fracción de interés, sedimentada en tubos plásticos de centrifuga. Una vez extraído el sobrenadante, se transfirió el material filtrado con una pipeta Pasteur hacia una cámara de conteo y se cuantificaron los quistes bajo un microscopio Leitz Labovert FS. Se incluyó una rápida descripción del tipo de fondo según el sedimento más abundante en la muestra. Se analizaron estadísticamente aplicando el Test de Mann Whitney (Daniel, 1978), los quistes similares a los de *G. catenatum* para verificar la existencia de diferentes poblaciones de tamaños y se discutió la posibilidad de que pertenezcan a otras especies de atecados recientemente descritos.

La temperatura del fondo se tomó con un termómetro clínico con precisión decimal, la conductividad fue medida utilizando un analizador de agua (OI Analytical, Texas) y la salinidad se calculó a partir de esta. Se tomaron microfotografías de los quistes hallados, con una cámara Leitz Orthomat E.

## RESULTADOS

En las muestras se encontró gran variedad de quistes de dinoflagelados, entre los que se identificaron los correspondientes a *G. catenatum* y *Alexandrium sp.* especies tóxicas que han florecido en el área.

En la localidad de Punta del Este, la densidad de quistes alcanzó valores de 60q/cm<sup>3</sup> y en La Paloma no superó en ninguna de las estaciones los 10q/cm<sup>3</sup> (Fig. 5). Cabe señalar que las concentraciones de quistes encontradas son sensiblemente menores que las registradas en muestras piloto tomadas en el área de Punta del Este el 24/8/94 (817 q/cm<sup>3</sup>, Méndez, 1995).

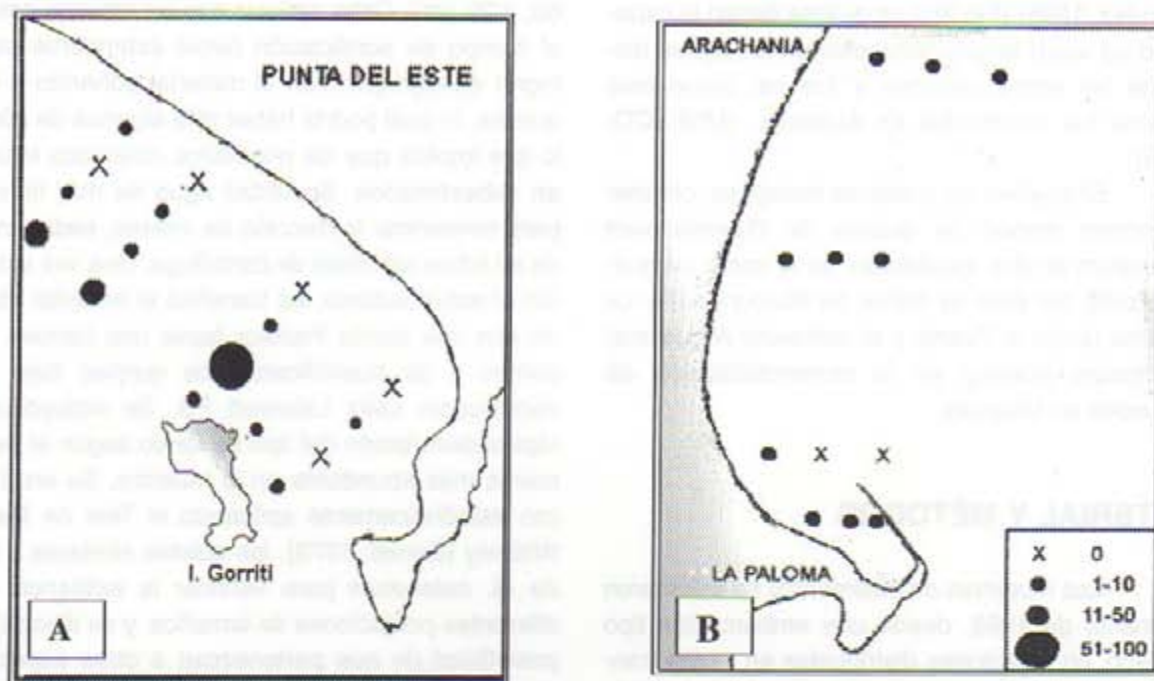


Figura 5. Concentración de quistes de *Gymnodinium catenatum* en Punta del Este (A), y La Paloma (B). El tamaño de los puntos representa 4 rangos de abundancia: 0; de 1 a 10; de 11 a 50 y de 51 a 100 quistes de *Gymnodinium catenatum*/cm<sup>3</sup>.

Tabla 1: Datos del muestreo de sedimentos en Punta del Este, temperatura del agua, conductividad, salinidad, tipo de fondo, quistes de *Gymnodinium catenatum* y abundancia de otros quistes de dinoflagelados.

Nº de Estación	Temp.( °C)	Salin	Prof.(m)	Tipo de fondo	Quistes de <i>G. catenatum</i> (Nº/cm <sup>3</sup> )	Otros quistes (Nº/cm <sup>3</sup> )
1	-	24,35	4	arena	0	7
2	21,0	24,85	8	arena -conchilla	4	3
3	19,9	24,75	18	arena -conchilla	0	3
4	20,0	24,75	5	arena-fango	1	4
5	19,2	24,60	5	grava	4	4
6	19,6	24,50	4	conchilla	5	6
7	20,1	24,50	4	fango-conchilla	37	15
8	20,0	24,95	5	fango	33	23
9	19,6	24,70	8	grava	3	4
10	20,0	24,85	10	arena	0	1
11	19,9	24,45	10	arena	0	0
12	20,0	24,75	6	arena	1	1
13	20,2	24,95	8	arena	0	1
14	20,0	24,65	8	arena	1	1
15	20,8	24,75	8	arena-fango	2	17
16	21,4	24,65	8	fango-conchilla	60	19
17	20,2	24,95	6	arena-fango	3	14
total					154 (55.6 %)	123

Tabla 2: Datos del muestreo de sedimentos en La Paloma, temperatura del agua, conductividad, salinidad, tipo de fondo, quistes de *Gymnodinium catenatum* y abundancia de otros quistes de dinoflagelados.

Nº de Estación	Temp. (°C)	Salin.	Prof.(m)	Tipo de fondo	Quistes de <i>G.catenatum</i> (Nº/cm³)	Otros quistes (Nº/cm³)
1	21,0	18,1	4	arena	4	1
2	20,5	18,55	8	arena-fango	5	22
3	20,7	18,85	18	arena-fango-conchilla	8	14
4	20,7	18,45	5	arena-fango	5	17
5	20,5	18,40	5	arena	1	10
6	20,0	18,00	4	arena-fango	2	3
7	20,0	17,85	4	grava	1	1
8	20,0	17,90	5	conchilla	0	1
9	20,0	18,20	8	conchilla	0	0
10	21,0	17,55	10	arena-fango	1	3
11	20,0	17,50	10	arena-fango	6	4
12	20,0	17,70	6	arena-fango	4	5
Total					37 ( 31,4 %)	81

Entre los otros quistes registrados se encuentran: *Alexandrium tamarense*; *Protoperidinium conicum*; *Prorocentrum compressum* y otros no identificados, algunos de los cuales se presentan en las fotos de la Figura 6.

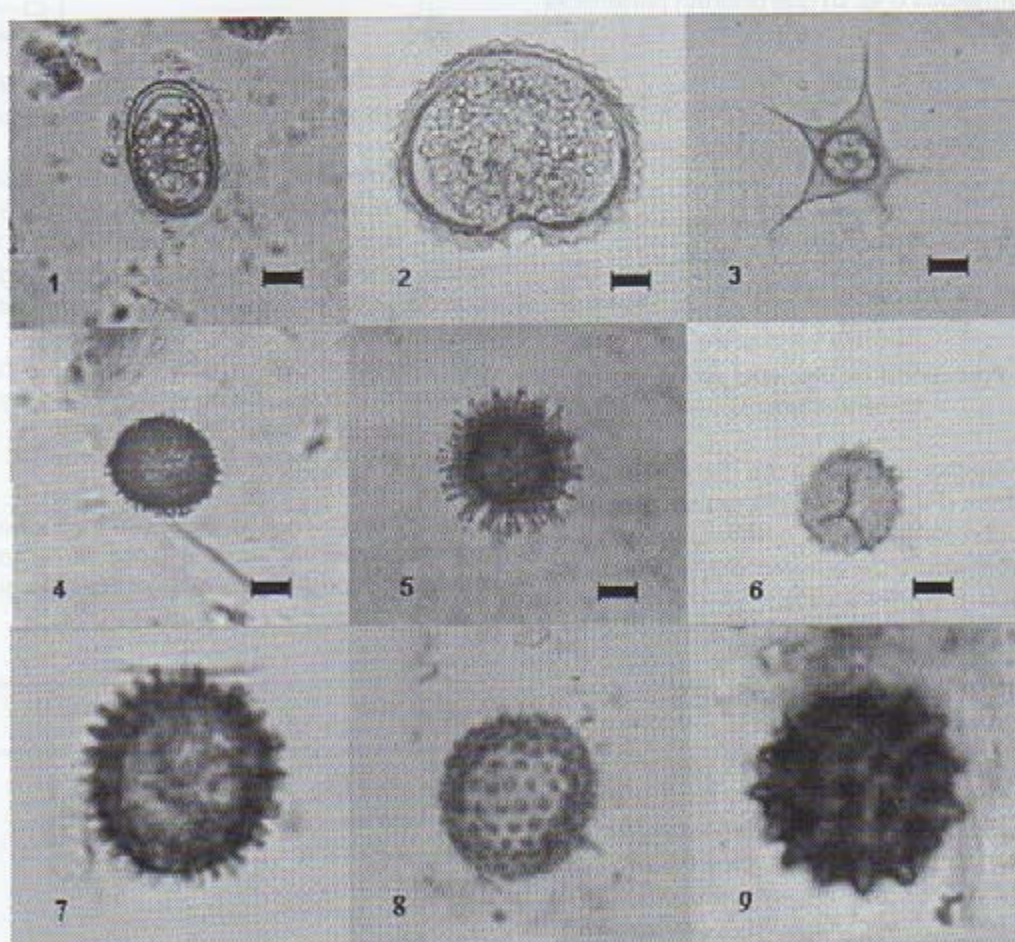


Figura 6. Fotos de otros quistes encontrados en el área de estudio. 1. *Alexandrium tamarense*, 2. *Protoperidinium conicum*, 3. *Prorocentrum compressum*, 4-8 no determinados.

Experiencias de germinación de los quistes de *G. catenatum* extraídos de esta área, en medio de cultivo F2, temperatura ambiente y luz dio resultados satisfactorios lográndose una rápida germinación y desarrollo de los organismos (Fig. 7).



Figura 7. Planomeiocito de *Gymnodinium catenatum* emergiendo del quiste.

Se observaron además numerosos quistes cf. *G. catenatum* pero de menor diámetro. La distribución por frecuencias de diámetros de quistes cf. *G. catenatum* encontrados, presentó una distribución multimodal con una moda en torno a las 39  $\mu\text{m}$  y otra en los 20  $\mu\text{m}$  aunque se observan rangos intermedios (Fig. 8) que podrían pertenecer a otras especies.



Figura 8. Frecuencia de diámetro de quistes cf. *G. catenatum*.

Al aplicar la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Fig. 9), a los diferentes diámetros de quistes con forma de *G. catenatum* encontrados, se observaron claramente dos poblaciones diferentes ( $U = 0.00$ ;  $p < 0.001$ ).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Es sabido que los quistes juegan un rol crucial en la dispersión, iniciación y finalización de la floración algal. Por esto la información sobre la distribución y abundancia de quistes en sedimentos es esencial para comprender la ecología y la dinámica de las floraciones de dinoflagelados, incluyendo las especies tóxicas.

La evaluación de la densidad de quistes de especies tóxicas en los sedimentos de las zonas de extracción comercial de moluscos, es

relevante por el potencial inóculo de estos en la zona eufótica e inicio de nuevas floraciones.

La presencia de quistes es mayor en sedimentos finos como limos o arcillas y casi inexistente en las áreas arenosas dado que las zonas de deposición de sedimentos finos son áreas más protegidas que facilitan la acumulación de estos. El área de la Bahía de Maldonado, presenta mayor densidad de quistes que en el área comprendida entre el Puerto de La Paloma y Arachania.

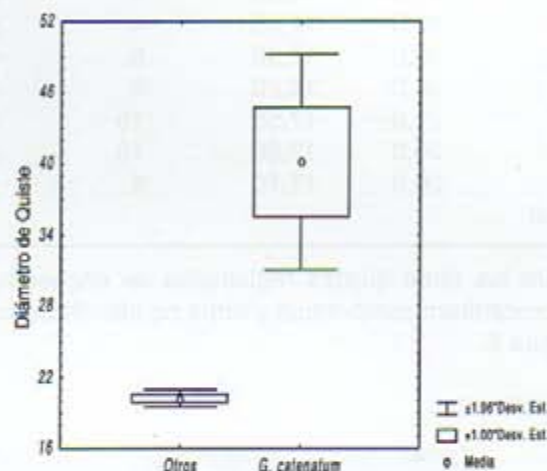


Figura 9. Resultados del Test de Mann-Whitney sobre tallas de quistes cf. *G. catenatum*.

En el total de muestras analizadas, el 55,6 % de los quistes encontrados en Punta del Este, y el 31,4 % en La Paloma corresponden a *G. catenatum*, lo cual sugiere una gran estrategia de la especie para la supervivencia y permanencia en estas áreas.

Las células vegetativas solo se observan en verano y principios de otoño, períodos en que se producen las floraciones de esta especie (Méndez 1994, Méndez *et al.*, 1997).

Tabla 3. Condiciones ambientales en los momentos de mayor desarrollo de floraciones de *Gymnodinium catenatum* en el período 1980-1999 en Uruguay.

AÑO	LUGAR	PICO DE ABUNDANCIA	SALINIDAD	TEMP:°C
1992	P. del Este	93000	30.7	23.5
1993	La Paloma	30400	22.2	17.8
1994	La Paloma	13800	18.4	22.8
1995	La Paloma	5500	29.2	24
1996	Pta. del Este	24268	31.9	23
1997	Piriápolis	12880	18	21.4
1998	Punta del Diablo	277000	19	23

El proceso de desenquistamiento de dinoflagelados ha sido asociado a la temperatura del agua en varias ocasiones (Fukuyo *et al.*, 1982; Binder y Anderson, 1987) aunque otros factores exógenos, como es el caso de la baja luminosidad o la baja concentración de oxígeno podrían impedirlo o retrasarlo (Anderson *et al.*, 1987). De la misma manera que influye en desenquistamiento, la temperatura también es considerada un factor clave para el desarrollo de *G. catenatum* en otras partes del mundo como Tasmania y España (Hallegraeff y Fraga, 1998). La información procedente del programa de monitoreo de floraciones algales nocivas de INAPE, indica que *G. catenatum* en su fase móvil es detectado en aguas uruguayas casi exclusivamente en verano y principios de otoño (Méndez y Brazeiro 1993).

El crecimiento de células vegetativas en cultivos *G. catenatum* procedentes de Galicia presentó un nivel óptimo en un rango de temperaturas entre 22 y 28°C (Bravo y Anderson, 1994). Considerando la temperatura en que se produjeron las floraciones en aguas uruguayas (Tabla 3), y las fluctuaciones anuales de la temperatura del agua en el área (Méndez *et al.*, 1993) es la única época del año en que las condiciones serían propicias para esta especie.

Si bien existen registros de presencia de *G. catenatum* en aguas argentinas y brasileras, la zona costera uruguaya influencia por la desembocadura del Río de la Plata constituye aparentemente el lugar más propicio para el desarrollo de floraciones. Teniendo en cuenta que en estado vegetativo no permanece en el plancton de la zona de estudio durante el invierno, los quistes de *G. catenatum* resistiendo las bajas temperaturas, reposarían en el fondo a escasos 10-15 m de profundidad durante el invierno y servirían de inóculo para el desarrollo de la especie la siguiente temporada estival.

Los quistes con menor talla, podrían pertenecer a *Gymnodinium microreticulatum* especie que ha germinado de quistes procedentes de sedimentos de esta zona (Bolch *et al.*, 1999), aunque se sospecha que pudieran haber quistes de *Gyrodinium impudicum* entre estos, ya que esta especie ha florecido en varias ocasiones en nuestras costas (Ferrari y Méndez, en prensa) y cuyos tamaños de quistes se solapan.

Han sido descritas hasta el presente tres especies formadoras de quistes microreticulados en rangos bien diferenciados: *Gymnodinium microreticulatum* (17-28 µm), *G. nolleri* (28-38 µm), y *G. catenatum* (36-62 µm), (Bolch *et al.*, 1999) y otra especie atecada formadora de quistes similares aunque no reticulados (*Gyrodinium impudicum*).

Es necesario realizar una investigación específica sobre identificación y toxicidad de los quistes con tallas menores a las de *G. catenatum*

y sus estadios vegetativos, información que sería de gran aplicabilidad en el programa de monitoreo existente en el país.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece la colaboración de la Prefectura de Punta del Este, que suministró la embarcación y el personal para la salida de muestreo. A César Barreiro por la valiosa ayuda brindada en la toma de muestras de sedimentos. A Enrique Páez por su colaboración en la realización de tests estadísticos.

## BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, d.m., AND Keafer, B.A. 1987. An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Nature*, 325, 616-617.
- ANDERSON, D.M., D.M. JACOBSON, I. BRAVO y J.H. WRENN. 1988. The unique, microreticulate cyst of the naked dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *J. Phycol.*, 24:255-262.
- BALECH, E. 1964. El plancton de Mar del Plata durante el período 1961-1962. *Bol. Inst. Biol. Mar. Univ. Nac. Buenos Aires, Mar del Plata*, 4: 1-49.
- BINDER, B.J. y ANDERSON, D. M. 1987. Physiological and environmental control of germination in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *J. Phycol.*, 23, 99-107.
- BLACKBURN, S.I., G..M. HALLEGRAEFF y C.J. BOLCH. 1989. Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania, Australia. *J. Phycol.* 25: 577-590.
- BOLCH, C.J. S., A.P. NEGRY y G..M. HALLEGRAEFF. 1999. *Gymnodinium microreticulatum* sp. Nov. (Dinophyceae): a naked, microreticulate cyst-producing dinoflagellate, distinct from *Gymnodinium catenatum* and *Gymnodinium nolleri*. *Phycologia*. 38(4),301-313.
- BRAVO, I. 1986. Germinación de quistes, cultivo y enquistamiento de *Gymnodinium catenatum* Graham. *Inv. Pesq.* 50: 313-321.
- BRAVO, I. y D.M. ANDERSON. 1994. The effects of temperature, growth medium and darkness on excystment and growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from northwest Spain. *J. Plankton Res.* 16: 513-525.

- CORRALES, R. A., C. GONZALEZ y R. ROMAN. 1996. *Gymnodinium catenatum* bloom: first record for Manila Bay, Philippines. Phycotoxins@biome.bio.dfo.ca, 15 March 1996.
- DANIEL, W.W. 1978. Applied Non Parametrics Statistics. Houghton Mifflin Company, Boston, MA, 503 p.
- ESTRADA, M., F.J. SANCHEZ y S. FRAGA. 1984. *Gymnodinium catenatum* (Graham) en las Rías Gallegas (NO de España). Inv. Pesq. 48: 31-40.
- FRAGA, S., SCOTT, M., GALLAGER y D.M. ANDERSON. 1989. Chain-forming dinoflagellates: an adaptation to red tides. En: Red Tides: Biology, environmental science and toxicology. Okaichi, T., D.M. Anderson y T. Nemoto (eds). Elsevier Science Publishers, p. 281-284.
- FUKUYO, Y., WATANABE, M.M. Y WATANABE, M. 1982. Encystment and excystment of red tide flagellates. 2. Seasonality of encystment of *Protogonyaulax tamarensis* and *P. Catenella*. En: Eutrophication and Red tides in the Coastal Marine Environment Natl. (Jpn) Inst. Environ. Stud. Res. Rep.; 30, p. 27-42.
- FUKUYO, Y. M. KODAMA, T. OGATA, T. ISHIMARU, K. MATSUOKA, T. OKAICHI, A.M. MAALA y J.A. ORDOÑES. 1993. Occurrence of *Gymnodinium catenatum* in Manila Bay, The Philippines. En: Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. T.J. Smayda y Y. Shimizu (eds). Elsevier Science Publishers, p. 875-880.
- GRAHAM, H.W. 1943. *Gymnodinium catenatum*, a new dinoflagellate from the Gulf of California. Trans. Am. Microsc. Soc. 62:259-261.
- HALLEGRAEFF, G.M. y S.E. SUMNER. 1986. Toxic plankton blooms affect shellfish farms. Australian Fisheries. 45: 15-18.
- HALLEGRAEFF, G.M., S.O. STALEY, C.J. BOLCH y S.I. BLACKBURN. 1989. *Gymnodinium catenatum* blooms and shellfish toxicity in Southern Tasmania, Australia. En: Red Tides: Biology, environmental science and toxicology. Okaichi, T., D.M. Anderson y T. Nemoto (eds). Elsevier Science Publishers, p. 77-80.
- HALLEGRAEFF, G. M. y S. FRAGA. 1998. Bloom dynamics of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*, with emphasis on Tasmanian and Spanish coastal waters. En: Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. Anderson, D.M., A.D. Cembella y G.M. Hallegraeff (eds). NATO ASI Series, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Vol. G. 41: 59-80.
- IKEDA, T., S. MATSUNO, S. SATO, T. AGATA, M. KODAMA, Y. FUKUYO y H. TAKAYAMA. 1989. First report on Paralytic Shellfish Poisoning caused by *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in Japan. En: Red Tides: biology, environmental science and toxicology. Okaichi, T., D.M. Anderson y T. Nemoto (eds.). Elsevier Science Publishing, New York, p. 411-414.
- LA BARBERA-SÁNCHEZ, A., S. HALL y E. FERRAZ-REYES. 1993. *Alexandrium* sp., *Gymnodinium catenatum* and PSP in Venezuela. En: Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea. T.J. Smayda y Y. Shimizu (eds). Elsevier Science Publishers, Amsterdam, p. 281-285.
- MATSUOKA, K. y Y. FUKUYO. 1994. Geographical distribution of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* Graham in Japanese coastal waters. Bot. Mar. 37: 495-503.
- MÉNDEZ, S. y A. BRAZEIRO. 1993. *Gymnodinium catenatum* and *Alexandrium fraterculus* associated with a toxic period in Uruguay. Res. Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, Nantes, France. p. 139.
- MÉNDEZ, S., A. BRAZEIRO, G. FERRARI, D. MEDINA y G. INOCENTE. 1993. Mareas Rojas en el Uruguay. Programa de control y actualización de resultados. INAPE, Inf. Téc. N° 46: 1-31.
- MÉNDEZ, S., 1994. Ocurrencia periódica de *Gymnodinium catenatum* en las costas de Uruguay. Res. XIV Jornadas de ciencias del mar I jornada chilena de Salmonicultura 23-25 mayo 1994, Puerto Mont, Chile. p. 157.
- MÉNDEZ, S.M. 1995. Altas concentraciones de quistes del dinoflagelado tóxico *Gymnodinium catenatum* en los sedimentos costeros de Uruguay. INFOPECA- CC&I, Montevideo, 1: 3.
- MÉNDEZ, S. Y G. FERRARI. Floraciones tóxicas de *Gymnodinium catenatum* en aguas uruguayas. Frente Marítimo. (en este volumen).
- NISHIOKA, J., Y. WADA y Y. IMANISHI. 1993. On the occurrences of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) in Kumihama Bay. Bull. Kyoto Inst. Ocean. Fish. Sci. 16:43-49.
- TAYLOR, F.J.R., Y. FUKUYO y J. LARSEN. 1995. Taxonomy of Harmful Dinoflagellates. En: Manual on Harmful Marine Microalgae. Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M. y Cembella, A.D. (eds). IOC Manual Guides N° 33. UNESCO, p.