

“Florecimiento” de *Ceratium furca* (Peridinales: Ceratiaceae) en un ambiente salobre: Laguna de Sontecomapan, México

Guerra-Martínez, Sandra Luz y Lara-Villa, Miguel Angel

Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, .P. 55-535. México, D.F. 09340 México.

(Rec. 23-IX-1994. Rev. 8-II-1995 Ac. 1-III-1995)

Abstract: Although *Ceratium furca* var. *hircus* is a typically marine dinoflagellate, this species is reported in a coastal lagoon of Mexico. The specimens of this species in Sontecomapan were compared with those from Bahía Fosforescente (Puerto Rico) and statistical test between morphometric data proved to be significant ($p < 0.05$) in some characteristics except transdiameter. These differences are caused by environmental influence on species. The abundance changed from 700 to 3 000 cel/l in brackish conditions (13-35‰) and high temperature (30-34 °C). The bloom seems to be associated with an increase in the rate N:P. When freshwater was too high, population levels decreased remarkably. The abundance of *C. furca* var. *hircus* on the littoral marine zone was also low. The most suitable conditions in the lagoon for this species maybe could be: the brackish water, high concentrations of inorganic phosphorus, organic material, microorganism as food and tolerance to pollution agents. Such conditions allow recognition of an increase in its niche breadth.

Key words: *Ceratium furca* var. *hircus* autecology, dinoflagellates, bloom, coastal lagoon, Sontecomapan, brackish water, phytoplankton ecology.

Ceratium furca var. *hircus* (Schröder) Margalef 1961 florece en ambientes marinos, neríticos, someros; principalmente en regiones tropicales (Schiller 1937, Margalef 1961, López-Baluja 1980, Figueroa 1990). A diferencia de otros autores, nosotros encontramos a este dinoflagelado, en condiciones salobres, en la laguna de Sontecomapan. Por lo cual, el propósito de este estudio comprende la distribución y abundancia de la especie, así como de algunos factores ambientales asociados con su florecimiento.

Reséndez (1983), Castro (1986), Suchil (1990) y Morán (1993) han estudiado la hidrología de la laguna. Suchil (1990) estudió las variaciones estacionales de composición y abundancia del fitoplancton pero no distinguió la variedad *hircus* de *C. furca* en su análisis. Estudios de biomasa fitoplanctónica y produc-

tividad en esta localidad fueron realizados por Suchil (1990) y Contreras (1991).

Existen muy pocos estudios acerca de la ecología de esta especie. López-Baluja (1980) señala que es indicadora de aportes de nutrientes y de aguas sobrecalentadas, siendo la temperatura un factor determinante en su proliferación y distribución. La variación morfológica, principalmente de los cuernos antiapicales de *C. furca* fue advertida claramente por Balech (1988) en sus estudios de los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental e hizo notar la preferencia de las variedades de esta especie por las aguas eutróficas y cálidas.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio: El estudio se realizó en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México

(18° 32' N, 95° 01' W). Dicha laguna cuenta con un área de 8.91 Km² y una profundidad promedio de 1.67 m. Provista de varios afluentes distribuidos en diferentes puntos de la laguna (Fig. 3), se comunica con el mar a través de un canal largo y estrecho. Su origen es tectónico por represamientos laváticos y sedimentación terrestre y marina (Unidad morfo-tectónica II de Lankford 1977), por lo cual son comunes las cenizas volcánicas en los sedimentos. Una densa cubierta de manglar rodea el sistema lagunar y diversos parches de pastos marinos pueden distinguirse (Lot-Helgueras et al. 1975, Menéndez 1976, González 1977). El clima es de tipo Am(f)i cálido húmedo, pero suelen distinguirse tres épocas climáticas más o menos definidas: "lluvias", en verano y parte de otoño (junio-octubre); "nortes", con un alto porcentaje de lluvia invernal y fuertes vientos (octubre-febrero), y "secas" (febrero-junio) siendo mayo el mes más cálido del año.

Metodología: Las muestras de plancton se recolectaron en nueve estaciones durante los meses de marzo, mayo, julio, septiembre y noviembre de 1991 y febrero-mayo, agosto y octubre de 1992. Simultáneamente se obtuvieron datos físico-químicos (Morán 1993). La abundancia se estimó con el método de Utermöhl (1958) utilizando cámaras de sedimentación de 25 y 50 ml. Las lecturas comprendieron todo el volumen sedimentado. Se tomaron fotografías en un microscopio Diastar con contraste de interferencia. La morfometría se obtuvo de acuerdo a las recomendaciones de Schiller (1937). Con fines comparativos, se revisaron especímenes de *C. furca* var. *hircus* provenientes de Bahía Fosforescente, y se realizaron análisis similares sobre los especímenes.

RESULTADOS

Dado que varios autores han manifestado la enorme variación morfológica presente en el género *Ceratium* se ofrece una breve descripción de los especímenes estudiados:

Cuerno apical alargado y torcido; se distingue de la base de la epiteca la cual se observa como un cono truncado. Región ventral amplia. Cuernos antiapicales puntiagudos, ligeramente divergentes y de casi igual longitud.

Placas muy ornamentadas y rugosas con puntuaciones gruesas irregularmente distribuidas. Margen de la hipoteca, estriado; y base de la región ventral, tabicada. Dimensiones: Transdiámetro (Td)= 29-44 µm, Cuerno antiapical derecho (Cder)= 20.8-37.0 µm, Cuerno antiapical izquierdo (Cizq)= 19-37 µm, Epiteca + cuerno apical (E+Cap)= 76.5-119.6 µm, Longitud máxima (Lm)= 151-183.4 µm, Hipoteca (h)= 19.3-23.0 µm. (Fig. 1)

Las comparaciones morfométricas entre los especímenes de Sontecomapan y Bahía Fosforescente revelaron diferencias en el tamaño de la epiteca y los cuernos antiapicales (Cuadro 1. Figs. 1 y 2). Tanto cuernos como epiteca resultan ser mayores en los especímenes de Sontecomapan (t-Student $p < 0.05$). En el transdiámetro no hubo diferencias. Ante la perspectiva de que las diferencias observadas se debieran a un aumento proporcional de tamaño en la localidad de Sontecomapan, se ensayó el cociente Cizq/Long.máx. para ambas localidades y se realizó una prueba adicional de t-Student para la diferencia entre las medias. Las medias resultaron nuevamente diferentes ($p < 0.05$), esto implica que el alargamiento de la epiteca en relación al alargamiento del cuerno izquierdo es mucho mayor para la población de Sontecomapan que para la de Bahía Fosforescente.

La especie se registró sólo en la época de secas (mayo-junio), en condiciones salobres (13-35 ‰), y altas temperaturas (30-34 °C) y su abundancia varió entre 700 y 3000 cél/l (Cuadro 2). Su proliferación comenzó a fines de Abril en una zona mixohalina de la laguna (Estación 5), con una densidad de 80 cél/l. Nitratos y fosfatos mostraron una relación inversa entre el comienzo y el final del florecimiento, siendo los nitratos más elevados que los fosfatos en la fase inicial. Los valores más altos de clorofila *a* estuvieron asociados con la etapa del florecimiento (Cuadro 3).

La salinidad limitó tanto la distribución como la abundancia de la especie hacia la parte media de la laguna, donde se presentan condiciones estuarinas que van de 18 a 22 ‰ de salinidad para el período de 1991 (Fig. 3) y de 14 a 35 ‰ para 1992 (Fig. 4). La especie no se detectó en el trayecto que va de la Boca hacia el canal de comunicación, donde las salinidades fueron mayores.

CUADRO 1

Morfometría de *Ceratium furca* var. *hircus* de dos localidades:
Laguna de Sontecomapan, Veracruz y Bahía Fosforescente, Puerto Rico

	Sontecomapan			Bahía Fosforescente			t-test $\mu_1 - \mu_2 = 0$	P(t >t)
	Núm. datos	Media	Desv. est. ándar	Núm. datos	Media	Desv. estándar		
Transdiámetro (cingulum)	80	35.665	3.205	40	35.650	3.052	0.024ns	
Cuerno antapical derecho (Cder)	80	46.977	3.995	40	43.545	3.496	4.619***	<< 0.001
Cuerno antap. izquierdo (Ciz)	80	52.856	3.171	40	51.380	2.982	2.451**	< 0.01 < P<0.02
Epiteca mas cuerno apical (E + Cap)	80	95.282	7.140	40	81.920	5.344	P(t >11.64)	<<0.001
Cizq/Long. máx.	80	0.3572	0.0188	40	0.3858	0.0241	7.105***	<<0.001

CUADRO 2

Abundancia de *C. furca* var. *hircus* en la Laguna de Sontecomapan, durante (mayo-junio) en que ocurrió el florecimiento

	1991			1992		
	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.	Media
Cel/l	280	14 640	3 369	40	1 360	732
S‰	15.0	30.0	21.8	12.75	35	21.02
T°C	30.0	34.0	31.9	31.0	32	31.4

CUADRO 3

Comportamiento de algunas variables físico-químicas antes, durante y después del florecimiento de *C. furca* var. *hircus* en la laguna de Sontecomapan, Ver.

	(1991)	1992	Marzo-abril	Mayo-junio	Julio-agosto
Nitratos	g-at/l	7.5	1.4	0.8	
Fosfatos	g-at/l	1.4	2.9	4.4	
Clorofila a	$\mu\text{g}/\text{m}^3$	5.2	79.1	0.4	
Salinidad	‰	(15.7) 10.8	(21.7) 27.1	(9.2) 2.6	
Temperatura	°C	(25) 29.5	(31.8) 30.8	(30.3) 33.1	

DISCUSIÓN

Ceratium furca var. *hircus* ha sido nombrada como *C. hircus* Schröder; o bien, como *C. furca* var. *eugrammum*. Inclusive Margalef la consideró inicialmente como tal variedad señalando posteriormente que se trataba de la misma especie descrita por Schröder como *C.*

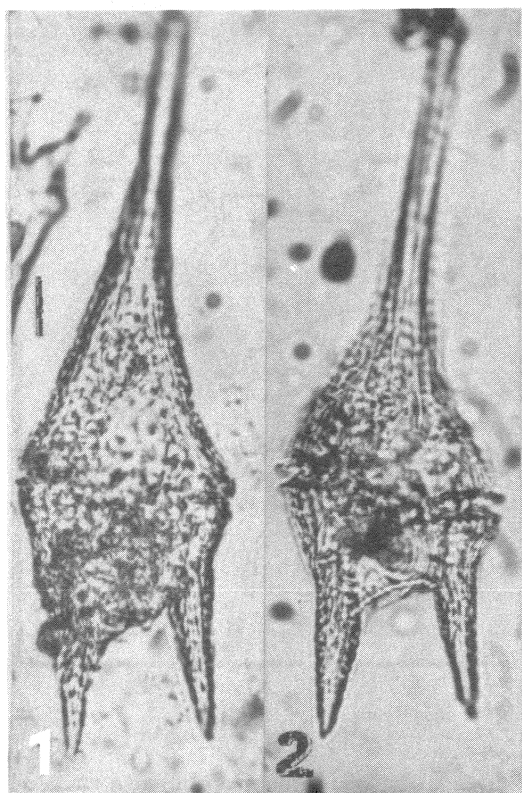


Fig. 1. Ejemplar de *Ceratium furca* var. *hircus* recolectado en la laguna de Sontecomapan. Fig. 2. Ejemplar de *Ceratium furca* var. *hircus* de Bahía Fosforescente.

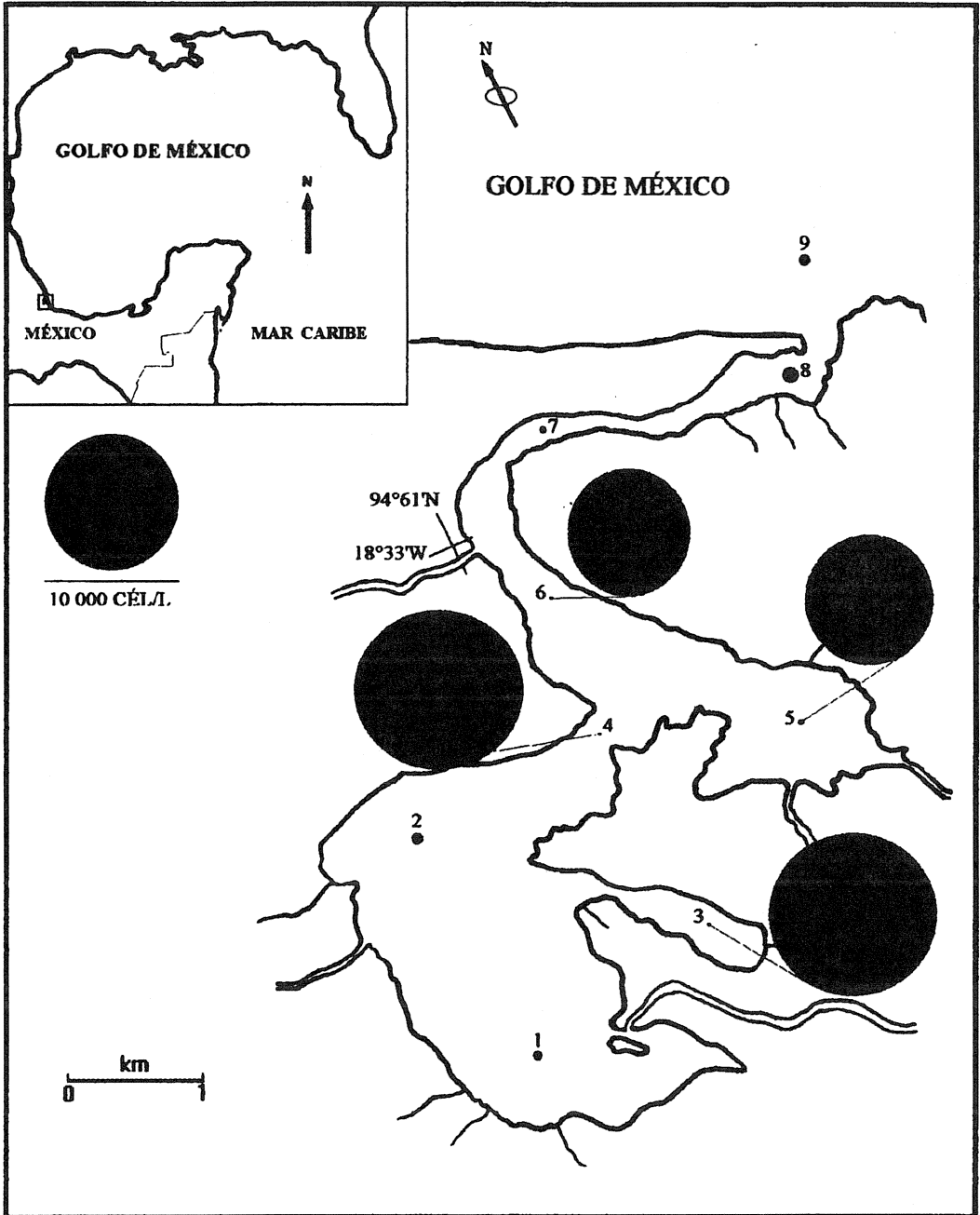


Fig. 3. Distribución y abundancia de *Ceratium furca* var. *hircus* en 1991 en la laguna de Sontecomapan.

hircus. No obstante, la erigió como una variedad de *C. furca* por sus cuernos antiapicales con la punta afilada y la presencia de una membrana rugosa de líneas punteadas (Margalef, 1961). El cuerno antiapical izquierdo es de

especial interés porque es el que se encuentra retraído respecto a la variedad tipo de *C. furca*.

Las divergencias morfométricas y el hecho de encontrar a esta especie en un ambiente salobre, propició una comparación con

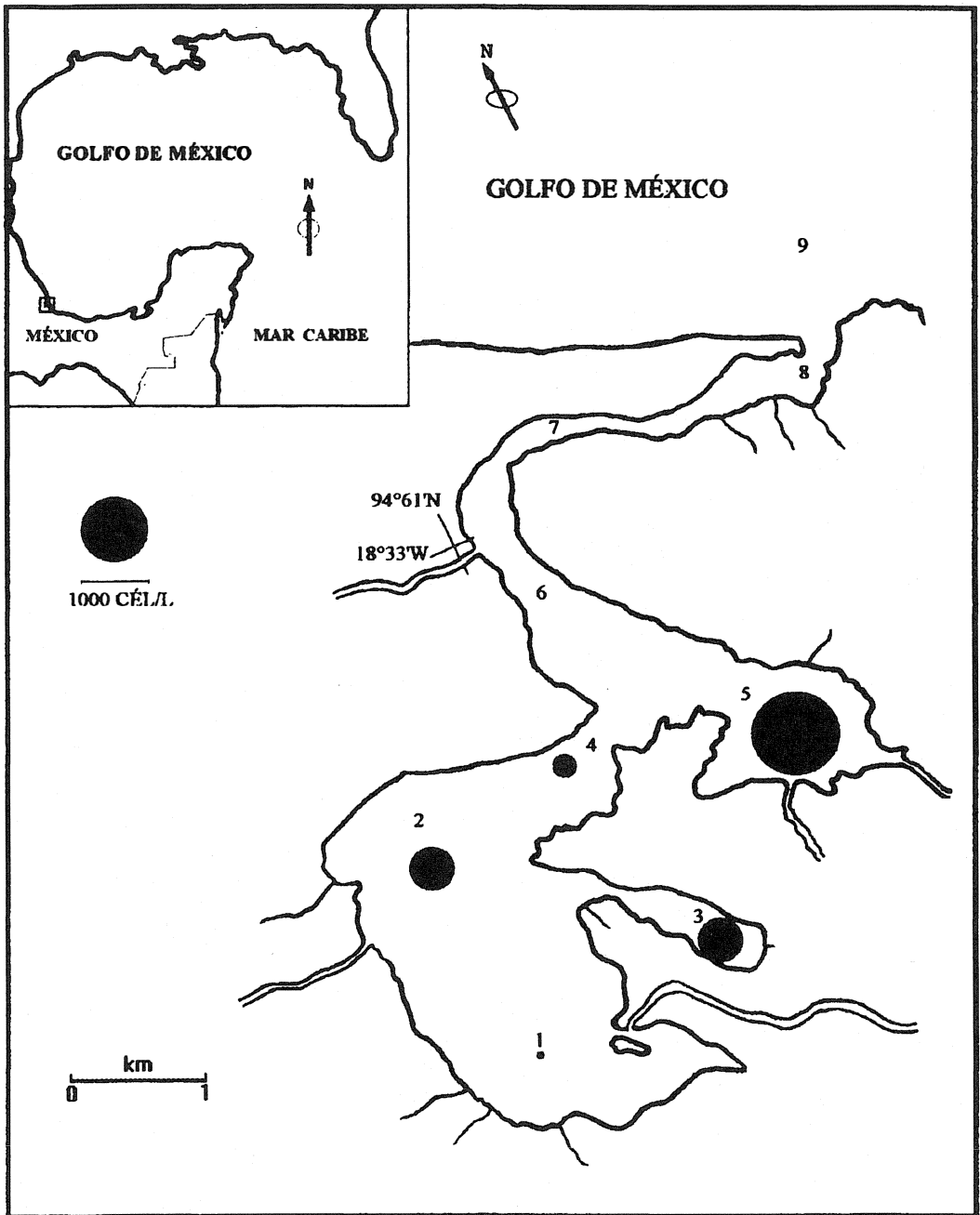


Fig. 4. Distribución y abundancia de *Ceratium furca* var. *hircus* en 1992 en la laguna de Sontecomapan.

especímenes provenientes de un ambiente marino (Bahía Fosforescente). Pese a las diferencias morfométricas advertidas entre los especímenes de Sontecomapan y Bahía Fosforescente, nuestras mediciones están com-

prendidas en el intervalo de variación mencionado por Margalef (1961). Tales diferencias pueden interpretarse como producidas por un conjunto de influencias ambientales particulares en cada uno de estos ambientes.

Algunas semejanzas ecológicas con Bahía Fosforescente también pudieron ser notadas: vegetación de manglar rodeando la bahía, sedimentos finos con abundante depositación de materiales orgánicos, aguas someras, turbias y altas temperaturas. Es decir, es una bahía de baja energía aún cuando presenta comunicación abierta con el mar. La escasa circulación del agua permite la acumulación de una gran cantidad de materia orgánica lo cual le confiere características parecidas a la laguna costera de Sontecomapan.

Aunque *C. furca* var. *hircus* se ha encontrado únicamente en aguas neríticas tropicales, poco profundas, tolerando salinidades de hasta 39 ‰ (Schiller 1937, Margalef 1961, Kuzmina 1972, López-Baluja 1980, y Figueroa 1990), en la laguna de Sontecomapan ha florecido con una abundancia media considerable en condiciones mesohalinas (5-18‰) a polihalinas (18-30‰) (Sistema de Venecia, Perkins 1974), en época de estiaje (mayo-junio). En ese tiempo, la salinidad y la temperatura aumentan así como la transparencia del agua, resultando condiciones favorables para su desarrollo.

La temperatura, entre 28 y 32 °C, ha sido señalada como un factor determinante para la proliferación de *C. furca* var. *hircus* (Kuzmina 1972, López-Baluja 1980). No obstante, la temperatura podría no ser el factor más importante para su desarrollo en la laguna de Sontecomapan, puesto que, al igual que en otras zonas tropicales, la temperatura no experimenta fuertes cambios durante el año.

En cambio, la distribución de *C. furca* var. *hircus* se asocia con condiciones polihalinas (21‰) las cuales determinan una mayor abundancia hacia la parte media de la laguna, la típicamente estuarina (Fig. 3 y 4). El aporte de agua marina al sistema favorece el incremento de fósforo inorgánico como puede apreciarse por su proporción respecto a los nitratos. Al inicio del florecimiento la relación entre nitratos y fosfatos fue de 5.4:1 habiendo cambiado 0.2:1 en su fase final. La disminución del nitrato pudo deberse a su ingestión por los organismos. El hecho de que el florecimiento de *C. furca* var. *hircus* no se haya prolongado más allá de junio se atribuye más a la disminución de la salinidad, debido al comienzo de las lluvias, que a la disponibilidad de los nutrimentos. El pico del florecimiento y su abatimiento se reflejaron notablemente en las mediciones de la clorofila *a*.

A diferencia de la época de secas, las condiciones ambientales en "nortes" y lluvias se caracterizan porque el sistema se diluye, y se incrementa el aporte de nutrimentos terrígenos, incluyendo materia orgánica, por la influencia de ríos y arroyos. Las corrientes fluyen del interior de la laguna hacia la zona marina; de este modo, el sistema adquiere características dulceacuícolas. Durante las tormentas, la dirección de las corrientes se invierte provocando mezcla; las temperaturas y salinidades son las más bajas y la turbidez se incrementa (Reséndez 1982, Castro 1986, Suchil 1990, Morán 1993). En tales condiciones *C. furca* var. *hircus* no se presenta.

Aún cuando la especie se encontró en la zona marina adyacente (Fig. 3) su densidad fue comparativamente más baja que la del interior, lo cual significa que ésta encuentra alguna condición biótica o ambiental particularmente apropiada para su proliferación dentro de la laguna, en condiciones meso-polihalinas (Cuadro 2). En síntesis, el florecimiento comienza en abril, presenta un máximo en mayo y decae en junio, con una duración aproximada de 30 a 45 días.

La disponibilidad de microorganismos como alimento para *C. furca* var. *hircus*, podría ser una de las causas de su ocurrencia dentro de la laguna. Se ha observado la ingestión, a través del área ventral, de algas verde-azules, pequeñas diatomeas, bacterias y principalmente nanociliados en *Ceratum furca*, *C. cornutum*, *C. tripos*, *Gymnodinium sanguinium* y *Gyrodinium uncatelum* (Bockstahler 1993, Gaines & Elbrachter 1987).

Hay otros elementos que podrían ser importantes para explicar la presencia de *C. furca* var. *hircus* en un ambiente salobre. Se ha observado que, por lo general, las especies que colonizan los ambientes más heterogéneos presentan una mayor diversidad genética (Southerland 1986, Noy *et al.* 1987). Sin duda, las lagunas costeras y estuarios se encuentran entre los ambientes más heterogéneos atendiendo no sólo a las variables físicas sino a la extensa e intrincada red de interacciones bióticas que conforman este peculiar ecotono costero (Day & Yañez-Arancibia 1982). Son, así mismo, más tolerantes a la contaminación por agentes orgánicos (detergentes y petróleo crudo) e inorgánicos (metales pesados). Por ejemplo, *Protogonyaulax tamarensis* tiene la

capacidad de tolerar niveles altos de metales sin la protección de complejos orgánicos y esto permite su ocurrencia en el interior o cercanías de diversos estuarios y costas. (Taylor & Pollinger 1987). En el caso de *Gonyaulax tamarensis* la contaminación antropogénica se arguye como un importante regulador de su crecimiento (Mahoney 1988).

Particularmente, en la parte central-sur y en el cuerpo principal de la laguna de Sontecomapan se detectaron valores altos de materia orgánica (1.28-1.88 %), hidrocarburos fósiles aromáticos policíclicos (145-180 ppm), hidrocarburos disueltos/dispersos (1.64-15 ppb), hidrocarburos fósiles totales (145-280 ppm), y metales pesados (zinc 50.3, níquel 89.4 y cromo 77.0 ppm). Los valores más altos fueron de hasta 4 veces mayores a los establecidos para aguas costeras no contaminadas (Ponce *et al.* 1992).

Como puede notarse, pueden ser muchos los factores que confluyen para favorecer el desarrollo de *C. furca* var. *hircus*. Diversidad genética y tolerancia a diversos agentes contaminantes pueden ser características de *C. furca* var. *hircus* compartidas con otros miembros del grupo de los dinoflagelados, pero son aún proposiciones que requieren comprobación. Por otra parte, el hecho de encontrar esta especie en un ambiente de las características de la laguna de Sontecomapan, significa que como especie muestra un nicho más amplio de lo que se había anteriormente reconocido, aún cuando la población que se desarrolla eventualmente en la laguna presente un nicho restringido tanto por el corto espacio de tiempo de su florecimiento como por su distribución espacial la cual comprende las aguas principalmente meso-halinas.

Un breve análisis de su importancia indica que conforma del 6 al 97 % de abundancia de la abundancia total de especies microplanctónicas durante su florecimiento, mientras que especies típicamente estuarinas como *Skeletonema costatum* o *Thalassionema nitzschioides* muestran una relación no mayor al 30 % en las abundancias mayores detectadas.

AGRADECIMIENTOS

El material de Bahía Fosforescente fue proporcionado gentilmente por David U.

Hernández Becerril. Nelson Navarro nos facilitó valiosa información. Jorge Lodigiani nos ayudó con las fotografías. Agradecemos también las valiosas observaciones de Manuel Castillo y José Luis Moreno al manuscrito.

RESUMEN

Ceratium furca var. *hircus*, un dinoflagelado típicamente marino se registró en una laguna costera de México. Los especímenes obtenidos se contrastaron morfométricamente con otros de Bahía Fosforescente (Puerto Rico), mostrando significancia estadística ($p < 0.05$) en diversas características excepto el transdiámetro. Las diferencias encontradas se atribuyen a la diferencia de los ambientes en que crecen. El florecimiento (700 a 3 000 células/l) ocurrió en condiciones de incremento en la relación N:P, 13-35‰ de salinidad y temperaturas entre los 30 y 34 °C. El decaimiento de la población estuvo asociado con el incremento en la proporción de agua dulce en el sistema. No fue abundante en la zona marina adyacente, lo cual indica que esta especie puede encontrar dentro de la laguna condiciones más adecuadas para su proliferación, posiblemente altas concentraciones de fósforo inorgánico, materia orgánica, disponibilidad de microorganismos como alimento y tolerancia a ciertos agentes contaminantes. El hecho de encontrar a *C. furca* var. *hircus* en tales condiciones lleva a ponderar diversas cuestiones autecológicas y al reconocimiento de un nicho ampliado.

REFERENCIAS

- Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. Publicación Especial del Instituto Español de Oceanografía. (No. 1), Madrid.
- Bockstahler, K.R. & D. W. Coats. 1993. Spatial and temporal aspect of myxotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.* 40: 49-60.
- Castro, M.A. 1986. Comportamiento estacional de nitratos, fosfatos y amonio en la laguna de Sontecomapan, Ver. (abril 1983-marzo 1984). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Contreras, F. 1991. Hidrología y nutrientes en lagunas costeras, p. 16-24. In G. Figueroa (ed.). Físicoquímica y biología de las lagunas costeras mexicanas. Serie Grandes Temas de la Hidrobiología I. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México.

- Day, J. W. & A. Yañez-Arancibia. 1982. Coastal lagoons and estuaries: Ecosystem approach. *Ciencia Interamericana OEA* Washington, Vol. Esp. Ciencias del Mar 22:11-26.
- Figuroa, T.G. 1990. Sistemática y distribución del género *Ceratium* Schrank 1973, en el sur del Golfo de México (febrero-diciembre 1987). Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gaines, G. & M. Elbrachter. 1987. Heterotrophic nutrition, p. 225-268. In: F.J.R. Taylor (ed). *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific, Oxford.
- González, M. 1977. Observaciones sobre un comportamiento atípico de *Ruppia maritima* L. en una laguna costera tropical. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 37:53-68.
- Kuzmina, A.I. 1972. Fitoplancton de verano del Golfo de Tonkin (en ruso). Instituto de Zoología de la Academia de Ciencias de la URSS: 198-209
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico. Their origin and classification, p. 182-215. In M. Wiley (ed.). *Estuarine Processes*, v. II. Academic, Press, Nueva York.
- López-Baluja, L. 1980. Distribución Fitogeográfica de *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparde y Lachmann var. *hircus* (Schroder) Margalef (Dinoflagellatae Peridiniidae). Academia de Ciencias de Cuba. Informe técnico No. 121. La Habana.
- Lot-Helgueras, A., C. Vazquez-Yañez & F. Menéndez-Liguori. 1975. Physiognomic and floristic changes near the northern limit mangroves in the Gulf Coast of Mexico. *Proc. Int. Symp. Biol. Management of Mangroves*, Gainesville, Florida. 1:51-61.
- Mahoney, J. B., D. Hollomon & R. Waldbauer. 1988. Is the lower Hudson-Raritan estuary a suitable habitat for *Gonyaulax tamarensis*?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49: 179-186.
- Margalef, R. 1961. Hidrografía y fitoplancton de un área de la costa meridional de Puerto Rico. *Inv. Pesquera.* 18: 33-96.
- Menéndez, L. F. 1976. Los manglares de la laguna de Sontecomapan, Los Tuxtlas, Veracruz. Estudio florístico-ecológico. Tesis de Licenciatura, Univ. Nal. Autón. México, México.
- Morán, S.A. 1993. Caracterización hidrológica y espacio-temporal con base en los nutrientes y clorofila *a* de la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D.F.
- Noy, R., B. Lavie & E. Nevo. 1987. The niche-width hypothesis revisited: genetic diversity in the marine gastopods *Littorina punctata* (Gmelin) and *L. neritoides* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109:109-116.
- Perkins, E. J. 1974. *The Biology of Estuaries and Coastal Waters*. Academic, Londres.
- Ponce, G., A. González & L.G. Calva. 1992. Evaluación de los niveles de metales pesados e hidrocarburos fósiles en la laguna de Sontecomapan, Veracruz. Resúmenes de la III Reunión Nacional Alejandro Villalobos, México, D.F.
- Reséndez, M.A. 1982. Hidrobiología e ictiología de la laguna de Zontecomapan, Ver. Méx. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Méx.* México 53. Ser. Zol. 1:385-417.
- Schiller, J. 1937. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung: teil 2. Rabenhorst Kryptogamen-flora, Leipzig. 10: 1-589.
- Southerland, M. T. 1986. Behavioral niche expansion in *Desmognathus fuscus* (Amphibia: Caudata: Plethodontidae). *Copeia.* 1: 235-237.
- Suchil., M. A. 1990. Determinación de variación estacional de fitoplancton y su relación con los parámetros físicos y químicos de las lagunas de : Sontecomapan y del Ostión. Ver. para el año de 1985. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D.F.
- Taylor, F.J.R. & U. Pollinger. 1987. Ecology of Dinoflagellates, p. 399-529. In F.J.R. Taylor (ed.). *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol.* 9: 1-38.