ILUIL, *vol. 29, 2006, 307-329*

Historia de las investigaciones sobre dinoflagelados marinos en España

FERNANDO GÓMEZ
Université de la Méditerranée

RESUMEN

En 1903, R. Carús Falcón, médico en Villagarcía de Arosa (Pontevedra), publica las primeras ilustraciones de dinoflagelados marinos en España. El organismo causante de las mareas rojas en la Rías Bajas en 1917 fue motivo de disputas entre R. Sobrino y O. de Buen. En 1942, B. F. Osorio-Tafall describe varias especies durante su exilio en México. En 1945, P. González Guerrero describe Exuviaella cavanillesiana *en la desembocadura del río Guadalete (Puerto de Santa María, Cádiz). La descripción es poco detallada y al aparecer aislada en un trabajo sobre macroalgas epicontinentales ha pasado inadvertida. En los años 60, R. Margalef describió los géneros* Scaphodinium *y* Ceratoperidinium *en las costas de Castellón y dos especies en Puerto Rico. Los estudios de seguimiento de las mareas rojas en Galicia llevan a la descripción de* Gyrodinium impudicum *en 1995.*

ABSTRACT

In 1907 R. Carús Falcón a medical doctor from Villagarcía de Arosa (Pontevedra) published the first illustration of marine dinoflagellates from Spain. There was a discrepany in the accounts of R. Sobrino and O. de Buen regarding the organism responsible for the red tide in the Galician Rias Bajas in 1917. In 1942, B. F. Osorio-Tafall described several species during his exile in México. Later in 1945, P. González Guerrero described Exuviaella cavanillesiana *from the estuary of the Guadalete River (Puerto de Santa María, Cádiz). This description, included in a study of a freshwater Chlorophyta, lacked details and went unnoticed. In the 60's, R. Margalef described the genera* Scaphodinium *and* Ceratoperidinium *from the coasts of Castellón and two new species from Puerto Rico. The monitoring of red tides along the Galician coasts resulted in the description of Gyrodinium impudicum in 1995.*

Palabras clave: Microalgas, Protistas, Dinofíceas, Fitoplancton.

Key words: Microalgae, Protist, Dinophyceae, Phytoplankton.

Recibido el 2 de julio de 2007
Aceptado el 18 de septiembre de 2007

ISSN 0210-8615

1. Introducción a los dinoflagelados

Los dinoflagelados han sido conocidos desde siempre. Según algunas teorías los primeros homínidos comenzaron a consumir mariscos caracterizados por altos contenidos en ácidos grasos poli-insaturados y eso permitió el desarrollo del cerebro humano [BROADHURST et al. 1998]. Algunas especies de dinoflagelados producen toxinas que se acumulan en mariscos y peces. Así que estos primeros homínidos ya sufrieron las consecuencias de estos primeros contactos con los dinoflagelados. Las grandes proliferaciones de dinoflagelados, en su mayor parte asociadas con especies tóxicas, son capaces de producir coloraciones del agua, comúnmente conocidas como mareas rojas. Aunque es común referir como primer ejemplo de mareas rojas a la primera de las plagas que azotaron Egipto en tiempos de Moisés cuando «las aguas del Nilo se transformaron en sangre...» [ÉXODO 7: 19-21, 1491 a.C.], ese ejemplo es muy dudoso que estuviese asociado con dinoflagelados porque las mareas rojas de dinoflagelados son poco frecuentes en aguas fluviales. Años más tarde, los israelitas añadieron el marisco en su lista de alimentos prohibidos, alejándoles de los problemas causados por los dinoflagelados [DEUTERONOMIO 14: 9-10, ~1451 a.C.]. Los antiguos griegos atribuían las mareas rojas a la furia de Neptuno. En la Edad Media se hablaba de la «purga de mar» como una purificación de los fondos marinos y muchas otras teorías aparecieron hasta finales del siglo XIX [SOBRINO 1918a, KOFOID Y SWEZY 1921]. En la sabiduría popular aparecían reglas como evitar comer mariscos en los meses que no tuvieran la letra «r», es decir entre mayo y agosto, cuando los dinoflagelados suelen alcanzar sus mayores abundancias.

Además de las mareas rojas, otro fenómeno visible asociado con los dinoflagelados es la bioluminiscencia. Las primeras referencias conocidas aparecen en el Mediterráneo [ANIXÍMENES 500 a.C., ARISTÓTELES 350 a.C., TITUS LIVIUS 215 a.C., revisado en HARVEY 1957]. En las noches más oscuras durante el verano se veían pequeños destellos luminosos en los rompeolas y las estelas de los barcos dejaban un rastro de luz tenue. Este fenómeno es más llamativo en aguas tropicales como en la Bahía Fosforescente de Puerto Rico o el *Fire Lake* en Bahamas, pero la presión turística terminó por alterar las comunidades de dinoflagelados. En el 77 a.C. el naturalista romano Plinio describe «fuegos que aparecen repentinamente en las aguas». En la novela «*20.000 leguas de viaje submarino*» escrita por Julio Verne en 1869, el capitán Nemo a bordo del «*Nautilus*» describió en su paso por el índico: «*Era un "mar de leche", una balsa de agua que brillaba en la oscuridad…debida a la presencia de miríadas de infusorios*». Recientemente se publicó por primera vez una imagen de satélite de un «*milky sea*» con más de 250 Km. de longitud [MILLER et al. 2005]. En este caso se trataba de biolumi-

niscencia y no del color blanco asociado con la proliferación de algunos cocolitofóridos. A menor escala la bioluminiscencia es un fenómeno común en mares tropicales, especialmente en el Océano Indico, Golfo Pérsico y el Mar del Sur de la China. Los marinos describen como unos «discos» o «ruedas» brillantes se desplazan a ras de las aguas. En el Océano Pacífico *Lingulodinium* (=*Gonyaulax*) *polyedra* tiende a agruparse y migrar verticalmente formando círculos luminosos de centenares de metros de diámetro. No han faltado interpretaciones sobre el origen de estas luces como bases submarinas de OVNIs [RIBERA 1966].

Los dinoflagelados son responsables de barreras de coral de miles de kilómetros, observables incluso desde el espacio, y que constituyen el ecosistema marino con mayor biodiversidad. En un contexto de incremento de la concentración de dióxido de carbono, las zooxantelas, unos dinoflagelados simbióticos en invertebrados marinos (esponjas, anémonas, gasterópodos, turbelarios, etc.) y especialmente en pólipos (*Symbiodinium* spp.) son de una extrema importancia en el ciclo del carbono a través de la formación de los arrecifes de coral. Los dinoflagelados, con más de 1500 especies [GÓMEZ 2005], son tan sólo comparables a las diatomeas en riqueza de especies en el plancton marino [SOURNIA et al. 1991].

2. Primeros estudios en biología marina

Las Ciencias Naturales eran necesarias para la explotación de los recursos naturales, pero su enseñanza en España era exclusivamente sistemática, memorística y no se incentivaba la investigación de laboratorio como las observaciones microscópicas. Llegaban nuevas ideas como las teorías evolutivas de Darwin publicadas en 1859 [GONZÁLEZ DE LINARES 1873], pero la Iglesia Católica, responsable de la enseñanza, consideraba peligrosas esas ideas que negaban la creación divina de los seres vivos. A partir de 1868, la situación política comenzó a ser más favorable al desarrollo y modernización de la ciencia y en 1871 se funda la Sociedad Española de Historia Natural.

En España, hasta hace unas décadas una potencia pesquera mundial tan sólo superada por Japón, las actividades pesqueras y la explotación de los recursos marinos eran una prioridad. Los primeros estudios científicos exploraron el desarrollo de la acuicultura en aguas gallegas [GRAELLS 1870] y llevaron a la instalación de un parque de cultivo de bivalvos en Ortigueira (A Coruña) entre 1876 y 1884. Las observaciones microscópicas de microalgas se restringían a diatomeas fósiles o especies epicontinentales [revisado en AZPEITIA 1911]. J. Puiggari en 1874 había publicado una lista de algunas diatomeas bentónicas como *Nitzschia closterium* en aguas costeras de Barcelona.

El entomólogo Ignacio Bolívar (1850-1944), que digirió el Museo de Historia Natural desde 1901, se interesa por la biología marina y en 1881 publica un trabajo sobre los métodos usados en las campañas oceanográficas del Príncipe Alberto I de Mónaco. El ingeniero Joaquín M. Castellarnau y de Lleopart (1848-1943) realizó una corta estancia en Nápoles en 1883 y en 1885 publica *La Estación Zoológica de Nápoles y sus procedimientos para el examen microscópico*. Anteriormente en 1881 había publicado su *Teoría óptica del microscopio*.

El Ministerio de Fomento financia estancias en laboratorios europeos de naturalistas como Augusto González de Linares (1845-1904) y José Rioja Martín (1866-1945). Por Decreto en 1886 se establece la creación de una Estación Marina y que se nombraría un director que debía elegir el lugar más apropiado de toda la costa española [RIOJA Y MARTÍN 1906, SÁNCHEZ 1908]. El Ministerio había enviado a su candidato, el montañes González de Linares, a estudiar la organización y técnicas de la Stazione Zoologica de Nápoles, quien en 1887 funda la Estación Marítima de Zoología y Botánica Experimentales que después se denominó Estación de Biología Marítima de Santander [MADARIAGA 1986]. Al carecer de embarcaciones para la toma de muestras pelágicas y en una costa muy escarpada, los estudios se limitaron principalmente a invertebrados bentónicos y los pocos resultados apenas se publicaron. Según historiadores como Fraga Vázquez [1996] la escasa capacidad científica de su director y la falta de recursos financieros llevó a un escaso impulso científico. González de Linares dirigió la Estación de Biología Marítima hasta su muerte en 1904, reemplazado por su ayudante J. Rioja [RIOJA Y MARTÍN 1906]. El Ministerio de Fomento y el de Marina financiaron entre 1888 y 1893 el adiestramiento de 12 naturalistas y marinos en la Stazione Zoologica de Nápoles. Por otro lado, Ernesto Caballero (1858-1935), catedrático de Física de Pontevedra, había publicado su *Técnica de las preparaciones microscópicas sistemáticas* en 1897, e ilustró en una escala muy pequeña las diatomeas contenidas en los estómagos de ascidias de la Ría de Pontevedra.

3. Primeras ilustraciones por Carús Falcón

Según mi conocimiento la primera publicación incluyendo ilustraciones de dinoflagelados marinos se debió al esfuerzo individual y sin apoyo institucional. Roque Carús Falcón (1852-1910), médico y naturalista de Villagarcía de Arosa (Pontevedra), disponía de un microscopio *Zeiss* y con una fina malla recogió muestras de plancton en sus excursiones en barco por la Ría de Arosa entre 1899 y 1901. En 1903 financia su libro *Los misterios de la naturaleza. Investigaciones sobre el micro-plankton de la Ría de Arosa* [VILA FARIÑA y VIANA MARTÍNEZ 2001].

La primera descripción de dinoflagelados marinos en España comienza diciendo: «*Peridináceas. Los originales peridíneos, por otro nombre dinoflagelados, si bien se distinguen de las diatomeas por sus formas extravagantes, poco estéticas y feas…*» [CARÚS FALCÓN 1903: 44]. El autor carecía de las guías taxonómicas fundamentales en aquella época como Stein [1883], Gourret [1883] o Schütt [1895]. Muy al estilo de la década anterior, ilustró los dinoflagelados con la epiteca hacia abajo. La primera especie citada fue *Ceratium furca* «ceratium furcus» y también observó *Ceratium fusus*. Ilustró un *Ceratium* con largos cuernos antapicales de distinta longitud que podría tratarse de *Ceratium trichoceros* o *C. buceros*, pero que Carús Falcón consideraba como una variedad de *C. furca* con tres «flagelos». Además ilustra 7 especímenes de *Protoperidinium*, dos de ellos podrían tratarse de *Protoperidinium divergens* (o *P. depressum*), al menos según su figura 164. Su figura 165 representaba un espécimen cuya hipoteca podría incluso corresponder a *Gonyaulax verior* con un larguísimo cuerno apical o más bien *Protoperidinium diabolus* o *P. longipes* con dos enfilados cuernos antapicales y unos extraños apéndices en la región antapical, quizás restos procedentes de otro organismo. Las figuras 166 y 167 se asemejan a la forma de un *Protoperidinium claudicans*, mientras que la figura 168 muestra probablemente un *Protoperidinium ovatum* o *P. decipiens* y la 169 otra especie, bien con cuernos antapicales excesivamente alargados o el extremo apical roto. Carús Falcón muestra una tendencia a representar los apéndices más enfilados que en la realidad como en el caso de *C. fusus* (Fig. 1, su figura 171). Carús Falcón ilustra *Noctiluca scintillans*, aunque no la incluye como dinoflagelado. Recordemos que *Noctiluca* no será considerada como un dinoflagelado hasta Kofoid [1920]. Entre sus figuras de foraminíferos incluye ilustraciones que recuerdan a la forma de dinoflagelados (sus figuras 193, 194 y 200). Incluso su figura 210 se asemeja a la forma de *Dinophysis acuminata* (Fig. 2).

Florentino Azpeitia Moros (1859-1934) en su libro publicado en 1911 *La Diatomología española en los comienzos del siglo XX* comentaba sobre las diatomeas del libro de Carús Falcón: «*sus figuras son tan deficientes, que en la mayoría de ellas no puede reconocerse ni aun el género… lo más prudente es prescindir en absoluto de esas citas…*». Sin embargo, las ilustraciones de diatomeas de Carús Falcón si que permiten reconocer las especies en la mayor parte de los casos, aunque sus identificaciones son a menudo incorrectas, por ejemplo confundiendo tintínidos de los géneros *Heliscostomella* y *Salpingella* con variedades de *Rhizosolenia styliformis*. Cuando Azpeitia publica su revisión en 1911, ni siquiera un género de diatomeas planctónicas tan común como *Chaetoceros* había sido citado por un autor español en nuestras costas. Con su esfuerzo Carús Falcón fue pionero en ilustrar el microplancton marino en España.

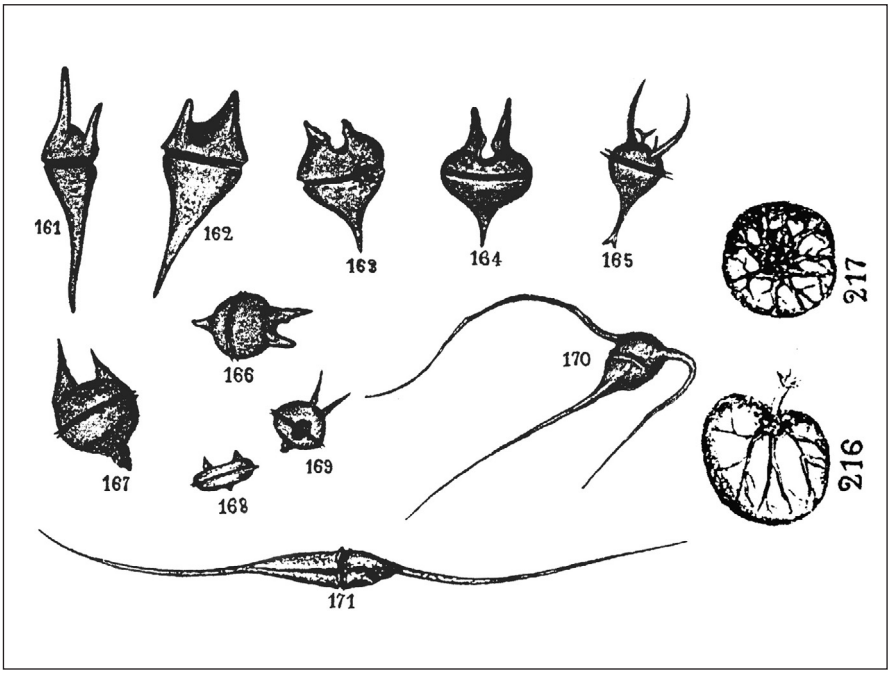

Figura 1

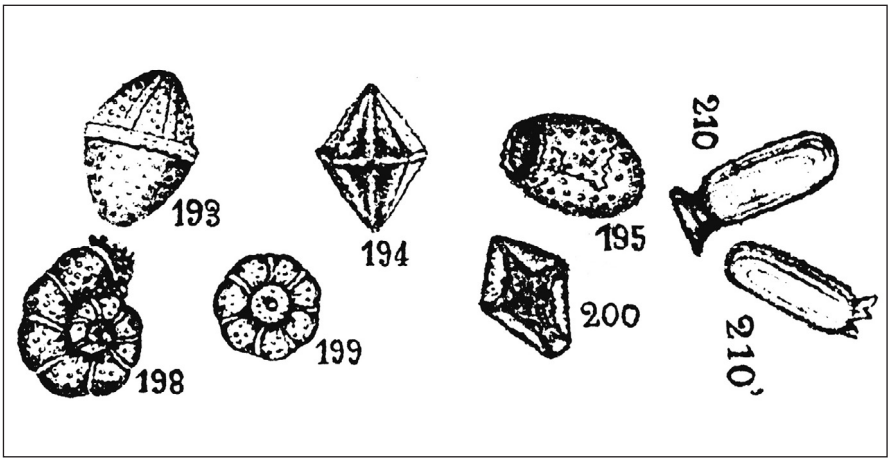

Figura 2

4. Primeros laboratorios costeros

En 1886 uno de los estudiantes de González Linares, Odón de Buen y del Cos (1863-1945), había sido comisionado por el Ministerio de Fomento para realizar trabajos oceanográficos en la fragata *Blanca*, buque escuela de los guardiamarinas españoles. Los resultados científicos fueron escasos porque el viaje se limitó a Europa y el norte de África y Buen, aún muy joven, carecía de suficiente experiencia [BUEN 1887]. Buen visitó la Estación Zoológica de Villefranche sur Mer, fue invitado al laboratorio Aragó en Banyuls sur Mer y realizó campañas oceanográficas con el Prof. De Lacaze-Duthiers (1821-1901), fundador de la Estación Biológica de Roscoff en 1871 y Banyuls sur Mer en 1882. Allí coincidió con uno de los fundadores de la oceanografía moderna. El príncipe Alberto I de Mónaco que había recibido su formación militar en la Marina Española, fomenta la cooperación internacional en materia oceanográfica en el Mediterráneo e introdujo a Buen en las organizaciones marítimas internacionales. Desde 1900, como profesor de Historia Natural en la Universidad de Barcelona, Buen fomentó los estudios prácticos llevando a sus estudiantes a muestreos costeros. En 1906 fundó la primera Estación Marina en la costa mediterránea española: el Laboratorio de Biología Marina de Porto Pí (Mallorca), del que fue nombrado director [SÁNCHEZ 1908]. A partir de 1912, ese laboratorio contaría con una sucursal permanente en Málaga, ambos centros ligados a la Universidad de Barcelona, como antesala de lo que más tarde sería el Instituto Español de Oceanografía fundado en 1914 [PARRILLA-BARRERA 2005]. Buen, que además era senador y concejal, había conseguido fondos para fundar el laboratorio en Baleares, algo que ya había intentado Bolívar, pero que no pudo conseguir al cambiar de signo el Gobierno en 1905 [CASADO DE OTAOLA 1997]. Bolívar hizo gestiones para crear un laboratorio en la costa norte de África en Magador, pero Buen desvió los recursos hacia un laboratorio en Melilla, que sólo llegaría a funcionar dos años por la inestabilidad política y militar en la zona.

En 1914, Buen funda el Instituto Español de Oceanografía, paradójicamente con sede en Madrid. Además de los laboratorios Porto Pí y Málaga, también al Instituto se adscribe el laboratorio de Santander. Eso significaba un cambio drástico en el modelo de uso de los laboratorios costeros, ya que el Instituto se centraba en las investigaciones sobre recursos de interés económico como las pesquerías y su prioridad no era la formación de investigadores, ni los estudios del plancton. Hasta entonces los cursos de formación en biología marina del Museo de Historia Natural se habían impartido en Santander, pero al pasar al Instituto los cursos tuvieron que darse en pequeños laboratorios provisionales en Valencia, A Coruña o San Vicente de la Barquera [DOSIL MANCILLA Y FRAGA VÁZ-

QUEZ 2001]. Los investigadores y estudiantes del Museo de Historia Natural no tenían una salida al mar para desarrollar los estudios de biología marina. Los enfrentamientos llegaron a su grado máximo en 1917. Bolívar, que contaba con el apoyo del Real Sociedad de Historia Natural e incluso el personal del laboratorio de Santander, no consigue recuperar el laboratorio de Santander. Más tarde en 1919, el Museo de Historia Natural intentó sin éxito utilizar el Laboratorio de Hidrobiología de Valencia, pero no pudieron recuperar una salida al mar para sus investigadores hasta 1932 con la creación de la Estación de biología marina de Marín. El Instituto alejado definitivamente de la Sociedad de Historia Natural, crea incluso su propia publicación en 1916 [CASADO DE OTAOLA 1997].

Surgieron algunas iniciativas oceanográficas en ciudades litorales como San Sebastián con la creación de un Museo y un acuario o la Sociedad Oceanográfica de A Coruña (1906-1913). En Barcelona, la mayor ciudad en las costas españolas, también debía existir un laboratorio de biología marina. En 1917 se creo una sección oceanográfica en la Junta de *Ciències Naturals* de Barcelona [CASADO DE OTAOLA 1997]. En 1919 se publicó un folleto describiendo el proyecto del *Institut Oceanogràfic de Catalunya* en Barcelona que no llegaría a ejecutarse [comentado por RIOJA 1919].

Aunque los primeros laboratorios de biología marina no se crearon en las costas gallegas, la enorme productividad de esas aguas y fenómenos como las mareas rojas justificaban un mayor interés institucional. En vista de que el Museo de Ciencias Naturales no conseguía recuperar ninguno de los laboratorios costeros que pasaron al control del Instituto, decidieron crear un nuevo laboratorio. En 1920 Enrique Rioja Lo-Bianco, hijo del sucesor de González de Linares en el laboratorio de Santander, sugirió Marín en Pontevedra porque los problemas asociados a las fluctuaciones en las poblaciones de sardina y las mareas rojas, lo hacían más apropiado para formar a los jóvenes naturalistas. La Estación de Biología Marina de Marín no se fundó hasta 1932 [RIOJA Y MARTÍN 1933, DOSIL MANCILLA Y FRAGA VÁZQUEZ 2001].

5. Mareas rojas en Galicia: R. Sobrino y O. de Buen

Las mareas rojas eran fenómeno muy común en verano en las Rías Bajas y no existían estudios científicos sobre el agente que las causaba. Por supuesto existían explicaciones populares para la *purga do mar* como la necesidad del mar de limpiarse o incluso que el mar «*menstrua*» [SOBRINO 1918a]. J. Murray [1885: 933] remarca la abundancia de *Noctiluca* en aguas del puerto de Vigo a finales de mayo de 1876, durante una escala del *Challenger* en su regreso a Inglaterra. Geor-

ges Pouchet y J. de Guerne [1887] publicaban sus análisis de las vísceras de sardinas capturadas en la costa gallega durante una campaña del príncipe Alberto I de Mónaco en 1886. Entre otros organismos planctónicos, remarcaban una abundante cantidad de *Peridinium polyedricum* y *Peridinium divergens* Ehrenberg (=*Protoperidinium divergens*). *Peridinium polyedricum* Pouchet 1883 es ahora denominado *Goniodoma polyedricum* (Pouchet 1883) Jørgensen 1899 (no *Goniodoma polyedricum* Stein 1883). Georges Pouchet y J. de Guerne no ilustran estos dinoflagelados y alguna duda puede surgir en la identidad de *Peridinium polyedricum* Pouchet. Años antes, Pouchet [1883: fig. 34] había descrito esa especie a partir de muestras de Concarneau y Marsella, pero su ilustración no incluía la vista ventral. La tabulación y el contorno de la célula en vista dorsal de la descripción original no coinciden con *Gonyaulax polyedra* Stein 1883, *Goniodoma polyedricum* es una especie común, pero no hay que descartar que las sardinas hubiesen ingerido *Gonyaulax polyedra*.

En 1916 como solía ocurrir cada verano las aguas de las Rías Bajas se volvieron a colorear de un tono rojizo. Un pontevedrés, Ramón Sobrino Buhigas (1888-1946), entonces profesor y director del museo o gabinete de Historia Natural del Instituto de Pontevedra, aun careciendo de un buen microscopio se interesó por el fenómeno. En un periódico local (*La Correspondencia Gallega*, 7 Julio 1916) Sobrino relataba «*siendo al parecer el Ph. pouchetii la especie que accidentalmente se encuentra en las aguas de nuestra ría y a la que acompañan otras pertenecientes a los géneros Pyrocystes, y Noctiluca*». Quizás Sobrino había leído sobre las proliferaciones de *Phaeocystis* en el Atlántico boreal y extendió el fenómeno a las costas gallegas. Sobrino también atribuyó la bioluminiscencia a *Noctiluca* como tradicionalmente se venía haciendo. Por tanto parece que Sobrino más que en rigurosas observaciones microscópicas se basaba en ejemplos de la bibliografía.

Por otro lado, Buen también interesado por el fenómeno había tomado muestras ese mismo verano en las Rías Bajas a bordo del *Hernán Cortés* equipado con un microscopio binocular *Zeiss* [BUEN 1916a]. Según Buen: «*el microscopio ha revelado que el autor de ese color ocráceo es un protoorganismo del grupo de los radiolarios*» y también comentaba «*haber observado intensa producción de estos interesantes animales en las Salinas de Mallorca*» [BUEN 1916b: 6, 9]. Ni Sobrino ni Buen en sus observaciones microscópicas identificaron al agente causante de la marea roja porque ni *Phaeocystis* prolifera en verano en Galicia ni colorea el agua de un tono rojizo, ni tampoco los radiolarios producen mareas rojas en ningún lugar del mundo, ni en Galicia ni en las salinas de Mallorca. Ambos autores indicaban la presencia de *Noctiluca*, que si bien puede producir una coloración anaranjada-púrpura, no debía ser el responsable primario de la marea roja. *Noctiluca* es un

dinoflagelado heterótrofo de gran tamaño que requiere para su proliferación grandes cantidades de presas como diatomeas o dinoflagelados autótrofos, que si son el origen primario de una marea roja.

Al verano siguiente en 1917, Sobrino ya disponía de un moderno microscopio *Leitz* y la marea roja volvió. Con la ayuda de E. Caballero realizó fotomicrografías que mostraban una densa proliferación de *Lingulodinium* (=*Gonyaulax*) *polyedra*. Sus ilustraciones incluían detalles como el poro ventral en la primera placa apical (Fig. 3). Sobrino [1918a] ilustra la tabulación, aunque sin usar el sistema propuesto por Kofoid en 1909. Otros dinoflagelados presentes durante la marea roja eran *Ceratium fusus*, *C. furca*, *Prorocentrum micans* y dos especies de *Protoperidinium*, *P. divergens* y probablemente *P. steinii*. El hecho de que Sobrino usase «*Ceratium divergens*» y «*Ceratium Michaelis*» para referirse a dos especies de *Protoperidinium*, no es ningún error suyo. Sobrino tan sólo estaba siguiendo las desafortunadas modificaciones introducidas por W. Saville Kent en su popular *Manual of the Infusoria* de 1881-1882. La ilustración de un dudoso «*Ceratium Michaelis*» es poco acertada, no recuerda a *P. steinii* Jørgensen e incluso se asemeja a *Podolampas bipes* (Fig. 3). Sobrino también cita los géneros *Polykrikos*, *Dinophysis* y *Noctiluca*.

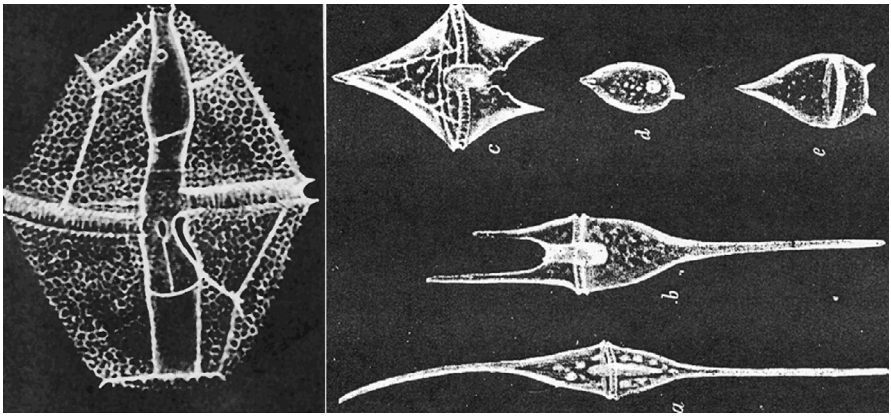

Figura 3

El agente causante de la marea roja estaba claro, al menos en el puerto de Marín aquel verano de 1917. Pocos meses después Sobrino publicó los resultados con el título de *La purga de mar o hematotalasia*. Sin duda realizó un buen trabajo taxonómico identificando correctamente a *Lingulodinium polyedra*, pero más dis-

cutible resultan sus argumentos para relacionar el fenómeno de las mareas rojas con la biología de la sardina, monopolio del recién creado Instituto Español de Oceanografía. Sobrino [1918b: 412] reconoce su error al considerar a *Phaeocystis* como responsable de la marea roja en 1916. Sin embargo, Fernando de Buen [1918: 328] sale en defensa de su padre argumentando «*yo he podido ver, y hemos preparado, abundantes radiolarios, acompañados de escasas peridíneas del plankton recogido durante el verano de 1916, cuando se presentaba la coloración. Al año siguiente, o sea en el verano de 1917, los radiolarios desaparecieron casi por completo. El abundante material de que dispone el Instituto asegurara siempre nuestras afirmaciones con datos perfectamente comprobables*». Fernando de Buen en su réplica a Sobrino alardea del abundante material y recursos de los especialistas del Instituto, pero no proporciona ningún dato como una ilustración o el nombre del supuesto radiolario responsable de la marea roja de 1916, y ni siquiera da resultados de las muestras recogidas en el verano de 1917. Sobrino, tras resolver que el agente causante de la marea roja era un dinoflagelado, al menos en aquel caso, continuaría su labor como profesor de Ciencias en la Universidad de Santiago de Compostela. Dos décadas más tarde, un estudiante de Sobrino sería el primer español en describir nuevas especies de dinoflagelados.

6. Contribución del Instituto Español de Oceanografía

El Instituto Español de Oceanografía realizaba campañas, se tomaban muestras, pero no se publicaban resultados. El primer laboratorio del Mediterráneo, fundado en 1906, no realizó sus primeros estudios de plancton hasta 1928 [NAVARRO Y MASSUTÍ 1929]. Miguel Massutí Alzamora, ayudante del Laboratorio de Biología Marítima de Porto Pí, publicó una lista de dinoflagelados en la Bahía de Palma en 1929, pero explica «*No habiéndome sido posible su estudio con la detención deseada, me limito a las breves notas que siguen, ya que nuestro compañero Doctor Cuesta, del Laboratorio de Santander, tiene en estudio las peridinias de nuestras muestras*» [MASSUTÍ 1930]. Juan Cuesta Urcelay (1897-1970) recibía las muestras de plancton de las campañas del Instituto Español de Oceanografía, pero o no las analizaba o no publicaba los resultados. Hasta Navarro y Massutí [1929] el Instituto no publica listas de especies de fitoplancton.

En 1906 Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) había recibido el premio Nóbel tras desarrollar una tinción con nitrato de plata para el estudio del sistema nervioso. La histología española alcanza un gran desarrollo y sucesores del premio Nóbel, Achúcarro y Río-Hortega, habían creado variantes del método. Investigadores del Instituto Español de Oceanografía como Sánchez y Sánchez [1919] y Cuesta

[1919a] siguen la moda de la época y explican como aplicar el método a los organismos planctónicos. Cuesta [1919b] observa estructuras como los tricocistos. Cuesta también aplica el método de Río-Hortega al estudio del núcleo de especímenes de *Ceratium* y *Peridinium*. Cuesta [1921: 371] comentaba «*El núcleo de Peridinium en su estado de reposo deja difícilmente ver la membrana; la cromatina no se presenta bajo la forma típica en esta clase de seres (principalmente* Ceratium*)*» y «*No en todos los ejemplos anteriormente expuestos se comporta igualmente la membrana nuclear: mientras en unos casos, como las figs. I, 2, 9, etc., persiste, en otros, como en las 6, 7 y 8, aquella desaparece*» [CUESTA 1921: 374]. Sin embargo la membrana nuclear en dinocariontes es persistente. Cuesta estuvo acertado al remarcar la falta de centríolos en *Ceratium*, contrariamente a algún estudio anterior. Estas observaciones en la ultraestructura no llegaban al nivel de los estudios de E. Chatton en Banyuls sur Mer y su discípula B. Biecheler [1934] en su «*Sur le réseau argentophile et la morphologie de quelques Péridiniens*». Cuesta en poco contribuía al estudio del fitoplancton, el sistema del Instituto Español de Oceanografía no formaba ni reclutaba especialistas en fitoplancton.

En el otoño de 1928 el danés Ove Paulsen realiza una estancia en el laboratorio de Málaga invitado por O. de Buen. Paulsen entrega sus resultados sobre el microplancton en las costas de Málaga en 1930 (publicado en 1931), incluyendo la descripción de nuevas especies de diatomeas. Paulsen discute sobre la enrevesada sinonimia de *Ceratocorys gourretii* (=*Phalacroma jourdanii* Schütt, non *Dinophysis jourdanii* Gourret) y posteriormente Schiller [1937: 446] atribuiría la especie *Ceratocorys gourretii* a Paulsen. Paulsen [1931] describe *Ceratocorys kofoidii*, muy probablemente un espécimen inmaduro de *Ceratocorys gourretii*. A partir de especímenes de la costa de Málaga, Paulsen propone *Peridinium simulum* separándolo del fondo de saco en que se había convertido *Peridinium globulus* Stein. Un caso similar fue *Peridinium mariaelebouriae* que Paulsen considera como una de las ilustraciones de Lebour [1925] bajo el nombre de *P. obtusum* Karsten. En apenas unas semanas de muestreos costeros y ya pasado el verano, Paulsen tan sólo pudo investigar una pequeña parte diversidad de dinoflagelados del Mar de Alborán, pero realizó el trabajo más completo sobre fitoplancton en las costas españolas hasta la fecha. Cuando Schiller [1931-1937] publica su revisión sobre dinoflagelados no cita ninguna contribución de un autor español, aunque al menos el trabajo de Sobrino [1918a] debió incluirse.

7. Primeras descripciones de especies: B. F. Osorio-Tafall y P. González Guerrero

El primer español en describir una especie de dinoflagelado, aunque fuera de España, tendría que ser otro pontevedrés. El alcalde de Pontevedra en el periodo republicano, el polifacético Bibiano Fernández Osorio-Tafall [1903-1990], discípulo de Sobrino y profesor del Instituto de Pontevedra, realiza estudios sobre el fitoplancton en la Estación de biología marina de Marín que funcionó entre 1932 y 1935. Ayudado por E. Caballero, publica sus primeros trabajos sobre diatomeas. Osorio-Tafall [1936] cita en su trabajo a *Lingulodinium polyedra*, *Prorocentrum micans* y *Ceratium furca* como las especies de dinoflagelados dominantes en las Rías Bajas en agosto. No parece que le diera tiempo a publicar sus resultados sobre dinoflagelados, cuando el desenlace de la Guerra Civil obliga al exilio de muchos científicos españoles. Odón de Buen, al igual que sus hijos Fernando y Rafael y muchos otros de esos primeros oceanógrafos y naturalistas se exiliaron a países como México. En el exilio, Osorio-Tafall describió varias especies de dinoflagelados en el Golfo de California: *Ceratocorys allenii* (=*C. gourretii*), *Parahistioneis pieltainii*, *Prorocentrum mexicanum*, *Prorocentrum robustum* y *Prorocentrum veloi* [OSORIO-TAFALL 1942a]. También describió *Lophodinium dadayi* (=*Lophodinium polylophum*) en aguas epicontinentales [OSORIO-TAFALL 1942b] y estudió la especie de aguas salobres *Oxyrrhis marina* [OSORIO-TAFALL 1946].

Pedro González Guerrero, investigador del laboratorio de ficología del Jardín Botánico de Madrid, realiza un estudio de las algas epicontinentales de la provincia de Cádiz [ÁLVAREZ COBELAS Y GALLARDO GARCÍA 1985]. En la primavera de 1944 recoge muestras de macroalgas en los márgenes de la desembocadura del río Guadalete en el Puerto de Santa María. González Guerrero ilustra dos especies de dinoflagelados a partir de especímenes libres o epífitos sobre el alga verde *Cladophora* [GONZÁLEZ GUERRERO 1945]. Una de las especies era *Exuviaella marina* Cienkowski, una especie muy común considerada sinónima de la especie tóxica *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge. La otra especie, *Exuviaella cavanillesiana* (dedicada a Antonio J. Cavanilles), fue descrita como nueva para la ciencia. En enero de 1946 González Guerrero toma nuevas muestras en un caño de marea en San Fernando (Cádiz) y vuelve a observar especímenes de *E. cavanillesiana* de menor tamaño, libres o epífitos sobre el alga verde *Lola lubrica* [GONZÁLEZ GUERRERO 1946]. *Exuviaella cavanillesiana* presenta un gran pirenoide central que caracteriza a *Prorocentrum lima* y otras especies cercanas descritas posteriormente como *P. concavum* Fukuyo, *P. emarginatum* Fukuyo o *P. fukuyoi* S. Murray *et* Nagahama (Fig. 4). Los poros en la valva son un carácter morfológico necesario para la diagnosis de las especies bentónicas de *Prorocentrum*.

Lamentablemente González Guerrero [1945] no ilustra los poros y es difícil demostrar la prioridad de *Exuviaella cavanillesiana* frente a otras especies de *Prorocentrum* descritas posteriormente. *Exuviaella cavanillesiana* y *E. marina* fueron las únicas especies de dinoflagelados en un trabajo dedicado a las macroalgas epicontinentales, lo que ha sido responsable de que esta nueva especie pasase inadvertida y hasta mi conocimiento nunca citada en otro trabajo sobre dinoflagelados. Los estudios sobre dinoflagelados marinos no tuvieron continuación por González Guerrero ni por otros investigadores del Jardín Botánico de Madrid.

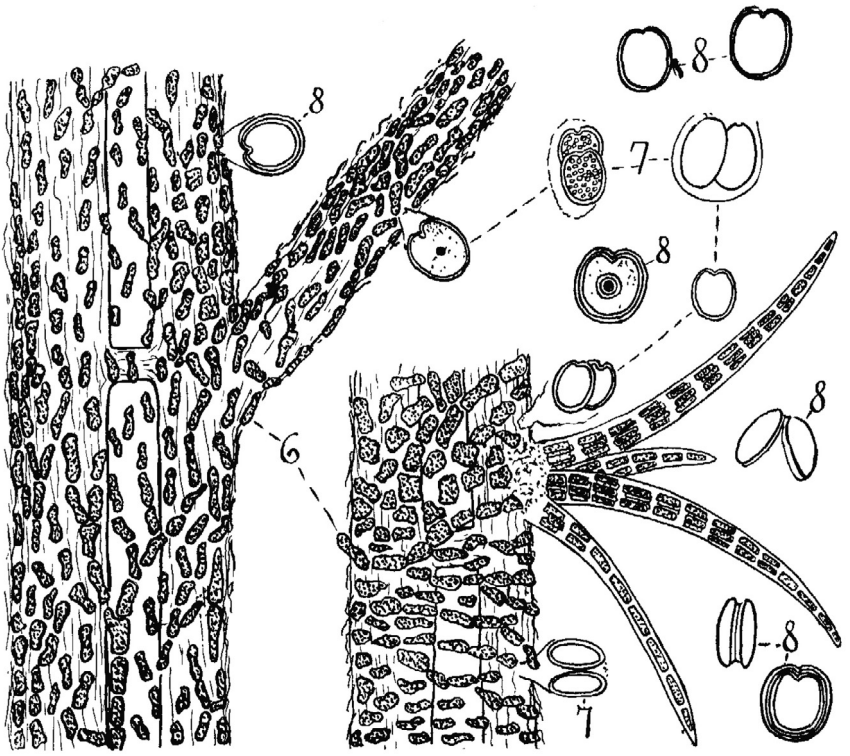

FIG. 7ª – **Exuviaella marina** Cienk. Ejemplares epífitos o desprendidos de la planta soporte.
FIG. 8ª – **Exuviaella Cavanillesiana** mihi. Individuos aislados o epífitos sobre **Cladophora** sp.

Figura 4

8. Estudios del fitoplancton marino por R. Margalef

Medio siglo tras los primeros viajes de adiestramiento a Nápoles, no existía una tradición en estudios taxonómicos de dinoflagelados y nunca se llegó a formar a un fitoplanctólogo marino o al muestreo en aguas oceánicas. Además de los pocos recursos disponibles para investigación, las disputas entre el Instituto Español de Oceanografía y el Museo de Historia Natural en poco habían favorecido el desarrollo de los estudios de fitoplancton. Margalef [1947] evaluaba la contribución de los centros de Santander, Mallorca y Marín concluyendo «*estas instituciones se han limitado especialmente al estudio de las aguas costeras y la labor realizada sobre el plancton ha sido poco considerable*». La Guerra Civil había supuesto la pérdida de científicos, por ejemplo un prometedor Osorio-Tafall, pero por otro lado había terminado con la disputa entre el Instituto Español de Oceanografía y el Museo de Historia Natural, que sin duda se hubiese perpetuado por más tiempo. El vacío creado por el exilio de los primeros científicos marinos, pudo liberar de posibles ataduras conceptuales y permitir que miembros de la siguiente generación pudiesen desarrollar sus ideas con un enfoque libre, como así ocurriría con un excepcional desarrollo en el campo de la ecología. Tras la Guerra Civil, nuevos investigadores debían surgir, pero como antes principalmente debido al talento individual y con escaso apoyo institucional.

A partir de 1945, Ramón Margalef López [1919-2004] comienza a publicar sus estudios sobre el fitoplancton en las costas españolas [MARGALEF 1945] y aparece la primera guía de identificación de fitoplancton [MASSUTÍ Y MARGALEF 1950]. Margalef describe los géneros *Scaphodinium* y *Ceratoperidinium* en Castellón [MARGALEF 1963, 1969] y las especies *Cochlodinium polykrikoides* y *Peridinium volsella* en el Mar Caribe. Margalef [1961, 1969] propone nuevas combinaciones, *Ceratium furca* var. *hircus* (Schröder) Margalef, *Peridinium divergens* var. *acutipes* (P.A. Dangeard) Margalef, *Micracanthodinium quadrispinum* (Pavillard) Margalef, *Diplopsalis minor* (Paulsen) Margalef y *Mesosporos adriatica* (Schiller) Margalef, que no han sido aceptadas por autores posteriores. Los registros de *Scaphodinium mirabile* Margalef 1963 (=*Leptospathium navicula* J. Cachon *et* Cachon-Enjumet 1964) han sido escasos, restringidos al Mediterráneo [GÓMEZ 2003] u observaciones de Margalef en el Atlántico nororiental [MARGALEF 1973]. Sin embargo *S. mirabile* es una especie común en muchas otras áreas geográficas, pero que ha pasado inadvertida por su morfología que difiere de los dinoflagelados más típicos y en casi todos los casos aparece plegada, siendo difícil de reconocer [GÓMEZ Y FURUYA 2004, 2005]. *Ceratoperidinium* es un género poco frecuente, conocido en el Mediterráneo y que hasta muy reciente no ha sido citado en el océano Pacífico [GÓMEZ et al. 2004]. Aunque el nombre

del género hace referencia a dinoflagelados tecados, se trata de una especie carente de placas de celulosa [GÓMEZ et al. 2004]. *Cochlodinium polykrikoides*, describa en las aguas del sur de Puerto Rico, es la especie descrita por Margalef más citada. Según los investigadores coreanos *C. polykrikoides* es responsable de mareas rojas en sus aguas. Sin embargo, parece más probable que la especie *Cochlodinium catenatum* descrita en la Bahía de Tokio por Okamura [1916] sea la misma que prolifera en Corea. Ambas especies presentan un estigma o «red spot». *Peridinium volsella*, actualmente *Protoperidinium volsella* (Margalef) Balech, se caracteriza por unas distintivas extensiones antapicales. *Protoperidinium*, con más de 250 especies, es el género más numeroso. Las diferencias entre las especies se basan en la tabulación, incluso de las minúsculas placas sulcales. La forma de las extensiones no es el carácter morfológico usado habitualmente para la diagnosis de especies de *Protoperidinium*.

Varias especies de dinoflagelados se dedicarían a Margalef: *Peridinium margalefii* E.S. Silva 1965, *Oxytoxum margalefii* Rampi 1969, *Pyrocystis margalefii* Léger 1973, *Ceratoperidinium margalefii* Loeblich III 1980, *Alexandrium margalefii* Balech 1994 y *Scrippsiella ramonii* Montresor 1995. Margalef publicaría trabajos sobre la composición del fitoplancton marino con investigadores como E. Morales, J. Herrera, M. Durán, A. Ballester, J. Castellví y M. Estrada. López [1955] investiga la morfometría de *Ceratium* en Castellón y Balle [1953] realiza estudios sobre la composición del fitoplancton de las campañas del laboratorio de Porto Pí.

9. Avances recientes

La gran producción acuícola gallega, especialmente de mejillón, comenzaba a exportarse y casos de intoxicaciones motivaron un mayor interés institucional. Desde mediados de los años 50 el Consejo Superior de Investigaciones Científicas disponía de un centro en Vigo, el Instituto de Investigaciones Marinas [GUERRA SIERRA Y PREGO REBOREDO 2003], donde Margalef [1956] inicio estudios en las mareas rojas que tuvieron continuidad en décadas posteriores [FIGUEIRAS Y PAZOS 1991]. Desde 1918 el Instituto Español de Oceanografía disponía de un laboratorio en Vigo, precursor del Centro Oceanográfico de Vigo que creado en 1972 acoge al Centro Científico y de Comunicación sobre Algas Nocivas, fruto de un acuerdo de colaboración entre el Instituto Español de Oceanografía y la Comisión Oceanográfica Intergubernamental de la UNESCO. Este Centro mantiene cultivos de referencia de especies tóxicas e imparte cursos de formación a investigadores. La especie tóxica *Gymnodinium catenatum* se detectó en aguas gallegas [ESTRADA et al. 1984]. Este esfuerzo en el seguimiento

de las especies tóxicas lleva a describir *Gyrodinium impudicum* Fraga *et* Bravo, una especie inocua, pero morfológicamente cercana a *G. catenatum* [FRAGA et al. 1995]. También se investiga el ciclo de vida de *Dinophysis* [REGUERA et al. 1995] y los quistes recientes de dinoflagelados [BLANCO 1989]. En A Coruña, el Instituto Español de Oceanografía realiza muestreos radiales en aguas abiertas gallegas y del Mar Cantábrico [VARELA 1982].

Tras el frustrado intento de *Institut Oceanogràfic de Catalunya* en 1919, desde 1951 el Instituto de Ciencias del Mar de Barcelona dependiente del Consejo Superior de Investigaciones Científicas es el centro con el mayor número de investigadores en ciencias marinas de España. Sus investigadores realizan estudios sobre la composición del fitoplancton [ESTRADA 1979, DELGADO Y FORTUÑO 1991], principalmente centrados en aspectos ecológicos y especies tóxicas [GARCÉS et al. 1998, VILA et al. 2001].

Ojeda [1999] investiga los dinoflagelados subtropicales en las Islas Canarias. Aparecen trabajos dispersos en taxonomía de dinoflagelados como la descripción de *Peridiniopsis salina* en aguas salobres de la Ría de Bilbao [TRIGUEROS 2000]. Otros autores realizan estudios citológicos y genéticos de dinoflagelados [COSTAS Y VARELA 1988, ZARDOYA et al. 1995, COSTAS Y GOYANES 2005]. Científicos extranjeros describen nuevas especies como *Karlodinium armiger* a partir del material proporcionado por investigadores españoles [BERGHOLTZ et al. 2006], y otros investigadores españoles en el extranjero describen nuevos géneros como *Gynogonadinium* [GÓMEZ 2007].

Agradecimientos

Mi agradecimiento a Y. Pazos (Xunta de Galicia, Villagarcía de Arosa), S. Fraga (IEO, Vigo), M. Varela (IEO, A Coruña), J. Cort (IEO, Santander), A. García Calvo (Biblioteca, IIM, CSIC, Vigo) y J. Fonfrías (Univ. Complutense) por facilitarme bibliografía y a un/a revisor/a anónimo/a por sus sugerencias.

BIBLIOGRAFÍA

ÁLVAREZ COBELAS, M., GALLARDO GARCÍA, T. (1985) «*In Memoriam* Pedro González Guerrero». *Anales del Jardín Botánico de Madrid, 42*, 3-7.

AZPEITIA Y MOROS, F. (1911) Diatomología española en los comienzos del siglo XX. En: *Asociación Española para el progreso de las Ciencias. Congreso de Zaragoza 1908*, Madrid, 4, 1-320.

BALLE, P. (1953) «Fitoplancton de la Bahía de Palma de Mallorca (año de 1942 [sic])». *Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 61*, 1-23.

BERGHOLTZ, T., DAUGBJERG, N., MOESTRUP Ø., FERNÁNDEZ-TEJEDOR, M. (2006) «On the identity of *Karlodinium veneficum* and the description of *Karlodinium armiger* sp. nov. (Dinophyceae), based on light and electron microscopy, nuclear-encoded LSU rDNA, and pigment composition». *Journal of Phycology, 42*, 170-193.

BIECHELER, B. (1934) «Sur le réseau argentophile et la morphologie de quelques Péridiniens». *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie, 115*, 1039.

BLANCO, J. (1989) «Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia». *Scientia Marina, 53*, 785-819.

BOLÍVAR, I. (1891) «Apuntes acerca de los aparatos de pesca empleados a bordo de la *Hirondelle* por S.A.S. el Príncipe de Monaco». *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural, 20*, 385-421.

BROADHURST, C.L., CUNNANE, S.C., CRAWFORD, M.A. (1998) «Rift Valley lake fish and shellfish provided brain-specific nutrition for early *Homo*». *British Journal of Nutrition, 79*, 3-21.

BUEN, F. DE (1918) «Sobre la coloración roja del agua en las Rías Bajas y la biología de la sardina (Notas a una memoria del Sr. Sobrino)». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 18*, 327-331.

BUEN, O. DE (1887) *De Kristania a Tuggurt*. Fortanet, Madrid.

BUEN, O. DE (1916a) Fosforescencia y color de las aguas. *Faro de Vigo*, núm. 15016, 25 Julio 1916.

BUEN, O. DE (1916b) «Trabajos españoles de Oceanografía. Campaña del «Hernán Cortés» este verano». *Boletín de Pescas, 3*, 1-9.

CABALLERO, E. (1897) «Técnica de las preparaciones microscópicas sistemáticas. Procedimientos originales». *Anales del Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 26*, 217-241.

CARÚS FALCÓN, R. (1903) *Los misterios de la naturaleza. Investigaciones sobre el micro-plankton de la Ría de Arosa*. Impr. Pedro Ferrer, La Coruña.

CASADO DE OTAOLA, S. (1997) *Los primeros pasos de la ecología en España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.

CASTELLARNAU Y DE LLEOPART, J.M. (1881) *Teoría óptica del microscopio y la imagen virtual por Joaquín Mª de Castellarnau*. Crónica Científica, Barcelona.

CASTELLARNAU Y DE LLOPART, J.M. (1885) *La Estación Zoológica de Napolés y sus procedimientos para el examen microscópico*. Impr. Colegio Sordo-Mudos y Ciegos, Madrid.

COSTAS, E., VARELA, M. (1988) «Evidence of an endogenous circannual rhythm in growth-rates in dinoflagellates». *Chronobiologia, 15*, 223-226.

COSTAS, E., GOYANES, V. (2005) «Architecture and evolution of dinoflagellate chromosomes: an enigmatic origin». *Cytogenetics and Genome Research, 109*, 268-275.

CUESTA URCELAY, J. (1919a) «Aplicación de los procedimientos de impregnación argéntica al estudio de las peridíneas». *Boletín de Pescas, 33-34*, 145-150.

CUESTA URCELAY, J. (1919b) «Algunas observaciones sobre la estructura de los *Ceratium*». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Biología, 8*, 262-267.

CUESTA URCELAY, J. (1921) «El cariosoma en las peridíneas». *Boletín de Pescas*, *64*, 369-377.

DELGADO, M., FORTUÑO, J.N. (1991) «Atlas de fitoplancton del mar Mediterráneo». *Scientia Marina, 55 (suppl. 1)*, 1-133.

DOSIL MANCILLA, F.J., FRAGA VÁZQUEZ, X.A. (2001) Constitución de la estación de biología marina de Marín. En: M. Álvarez et al. (eds) *Estudios de Historia das Ciencias e das Técnicas*. Tomo I. Diputación Provincial de Pontevedra.

ESTRADA, M. (1979) «Observaciones sobre la heterogeneidad del fitoplancton en una zona costera del mar Catalán». *Investigaciones Pesqueras, 43*, 637-666.

ESTRADA, M., SÁNCHEZ, F.J., FRAGA, S. (1984) «*Gymnodinium catenatum* Graham en las rías gallegas (NO de España)». *Investigaciones Pesqueras, 48*, 31-40.

FIGUEIRAS, F.G., PAZOS, Y. (1991) «Hydrography and phytoplankton of the Ria de Vigo before and during a red tide of *Gymnodinium catenatum* Graham». *Journal of Plankton Research, 13*, 589-608.

FRAGA VÁZQUEZ, X.A. (1996) La Institucionalización de la biología marina en España. El mito de González de Linares (1845-1904). *Antilia, Revista Española de Historia de las Ciencias de la Naturaleza y de la Tecnología, 2*, art. 1, 1-21

FRAGA, S., BRAVO, I., DELGADO, M., FRANCO, J.M., ZAPATA, M. (1995) «*Gyrodinium impudicum* sp. nov. (Dinophyceae), a non toxic, chain-forming, red tide dinoflagellate». *Phycologia, 34*, 514-521.

GARCÉS, E., DELGADO, M., MASÒ, M., CAMP, J. (1998) «Life history and in situ growth rates of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae, Pyrrophyta)». *Journal of Phycology, 34*, 880-888.

GÓMEZ, F. (2003) «Checklist of Mediterranean free-living dinoflagellates». *Botanica Marina, 46*, 215-242.

GÓMEZ, F. (2005) «A list of dinoflagellates in the world oceans». *Acta Botanica Croatica, 64*, 129-212.

GÓMEZ, F., FURUYA, K. (2004) «New records of *Scaphodinium mirabile* (Dinophyceae), an unnoticed dinoflagellate in the Pacific Ocean». *Phycological Research, 52*, 13-16.

GÓMEZ, F., NAGAHAMA, Y., FUKUYO, Y., FURUYA, K. (2004) «Observations on *Ceratoperidinium* (Dinophyceae)». *Phycologia, 43*, 416-421.

GÓMEZ, F., FURUYA, K. (2005) «Leptodiscaceans (Noctilucales, Dinophyceae) from the Pacific Ocean: First records of *Petalodinium* and *Leptodiscus* beyond the Mediterranean Sea». *European Journal of Protistology, 41*, 231-239.

GÓMEZ, F. (2007) «*Gynogonadinium aequatoriale* gen. *et* sp. nov., a new dinoflagellate from the open western equatorial Pacific». *Algae, 22*, 11-17.

GONZÁLEZ DE LINARES, A. (1873) *Ensayo de una Introducción al Estudio de la Historia Natural*. Ribadeneyra, Madrid.

GONZÁLEZ GUERRERO, P. (1945) «Cianofíceas y algas continentales de Cádiz». *Anales del Jardín Botánico de Madrid, 6*, 237-335.

GONZÁLEZ GUERRERO, P. (1946) «Algas invernales gaditanas». *Anales del Jardín Botánico de Madrid, 7*, 433-456.

GOURRET, M.P. (1883) «Sur les Péridiniens du Golfe de Marseille». *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille, 8*, 1-37.

GRAELLS, M.P. (1870) *Exploración científica de las costas del departamento marítimo del Ferrol, verificada de orden del Almirantazgo en el verano de 1869*. Fontanet, Madrid.

GUERRA SIERRA, A., PREGO REBOREDO, R. (2003) *El Instituto de Investigaciones Pesqueras.* CSIC, Madrid.

HARVEY, E.N. (1957) *A history of luminescence from the earliest times until 1900*. The American Philosophical Society, Philadelphia.

KOFOID, C.A. (1920) «A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca*, and its bearing on the status of the Cystoflagellata (Haeckel)». *University of California Publications in Zoology*, *19*, 317-334.

KOFOID, C.A., SWEZY, O. (1921) The free-living unarmored Dinoflagellata. *Memoirs of the University of California,* 5, 1-562.

LEBOUR, M.V. (1925) *The dinoflagellates of northern seas*. The Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth.

LÓPEZ, J. (1955) «Variación alométrica en *Ceratium tripos*». *Investigaciones Pesqueras, 2*, 131-159.

MADARIAGA, B. (1986) «De la Estación de Biología Marítima al Laboratorio Oceanográfico de Santander: noticias históricas de un centenario (1886-1986)». Instituto Español de Oceanografía, Santander.

MARGALEF, R. (1945) «Fitoplancton nerítico de la Costa Brava catalana (Sector de Blanes)». *Instituto Español de Estudios Mediterráneos, Barcelona, Publicaciones Biológicas, 1*, 1-48.

MARGALEF, R. (1947) *La vida en alta mar*. Seix Barral, Barcelona.

MARGALEF, R. (1956) «Estructura y dinámica de la purga de mar en la Ría de Vigo». *Investigaciones Pesqueras, 5*, 113-134.

MARGALEF, R. (1961) «Hidrografía y fitoplancton de una área marina de la costa meridional de Puerto Rico». *Investigaciones Pesqueras, 18*, 33-96.

MARGALEF, R. (1963) «*Scaphodinium mirabile* nov. gen. nov. sp., un nuevo dinoflagelado aberrante del plancton marino». *Miscelánea Zoológica, Barcelona, 1*, 1-2.

MARGALEF, R. (1965, publicado en 1968) «Composición y distribución del fitoplancton». *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 25-1965/67 *(70-72)*, 141-205.

MARGALEF, R. (1969) «Composición específica del fitoplancton de la costa catalano-levantina (Mediterráneo occidental) en 1962-67». *Investigaciones Pesqueras, 33*, 345-380.

MARGALEF, R. (1973) «Fitoplancton marino de la región de afloramiento del NW de África». *Resultados de Expediciones Científicas del B/O Cornide, 2*, 65-94.

MASSUTÍ, M. (1930) «El plancton de la Bahía de Palma de Mallorca en 1929». *Publicaciones del Instituto Español de Oceanografía. Notas y Resúmenes, Serie II, núm. 43*. Ministerio de Fomento, Madrid.

MASSUTÍ, M., MARGALEF, R. (1950) *Introducción al estudio del plancton marino*. Patronato Juan de la Cierva, Instituto de Biología Aplicada, Barcelona.

MILLER, S.D., HADDOCK, S.H.D., ELVIDGE, C.D., LEE, T.F. (2005) «Detection of a bioluminescent milky sea from space». *Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 102*, 14181-14184.

MURRAY, J. (1885) *Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76*. Narrative 1 (parte 2). Her Majesty's Stationery Office, London.

NAVARRO, F. DE PAULA, MASSUTÍ, M. (1929) «Oceanografía, plancton y pesca en la bahía de Palma de Mallorca en 1928». *Instituto Español de Oceanografía. Notas y resúmenes*, serie II, núm. 33.

OJEDA, A. (1999) «Contribution to the knowledge on dinoflagellates (Dinophyceae) of the order Dinophysiales in the Canary Islands waters». *Boletin do Museo Municipal de Funchal, 51*, 53-84.

OSORIO-TAFALL, B.F. (1936) «Observaciones sobre diatomeas planctónicas del mar de Galicia». *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural, 26*, 61-90.

OSORIO-TAFALL, B.F. (1942a) «Notas sobre algunos dinoflagelados marinos planctónicos marinos de México, con descripción de nuevas especies». *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México, 2*, 435-447.

OSORIO-TAFALL, B.F. (1942b) «Estudios sobre el plancton de México. 1. El género *Lophodinium* Lemm. (Dinophyceae, Peridiniales)». *Ciencia, Revista Hispano-americana de Ciencias Puras y Aplicadas, 3*, 114-119.

OSORIO-TAFALL, B.F. (1946) «Nuevos datos sobre la distribucion del dinoflagelado *Oxyrrhis marina* Duj.». *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 7*, 41-48.

PARRILLA-BARRERA, G. (2005) «Odón de Buen. Forerunner of Spanish Oceanography». *Oceanography, 18*, 128-135.

PAULSEN, O. (1930, publicado en 1931) «Étude sur le microplancton de la Mer d'Alboran». *Trabajos del Instituto Español de Oceanografía, 4*, 1-108.

POUCHET, G. (1883) «Contribution a l'histoire des cilio-flagellés». *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie Normales et Pathologiques de l'Homme et des Animaux, 19*, 399-455.

POUCHET, G., GUERNE, J. DE. (1887) «Sur la nourriture de la Sardine». *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sciences, Paris, 104*, 712-715.

PUIGGARI, J. (1874) «Noticia de algunas Diatomeas y algas microscópicas observadas en Barcelona». *Actas de la Sociedad Española de Ciencias Naturales, 3*, 110-111.

REGUERA, B., BRAVO, I., FRAGA, S. (1995) «Autoecology and some life history stages of *Dinophysis acuta* Ehrenberg». *Journal of Plankton Research, 17*, 999-1015.

RIBERA, A. (1966) *El gran enigma de los platillos volantes*. Pomaire, Barcelona.

RIOJA, E. (1919) «Comentario sobre "De Falquera, A. Villaseca, J., Maluquer, J., 1919. Projecte de Institut Oceanogràfic de Catalunya, Barcelona, 24 páginas, 10 láminas"». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, *19*, 424.

RIOJA Y MARTÍN, J. (1906) «Noticia acerca de la Estación de Biología Marítima de Santander». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, *6*, 335-346.

RIOJA Y MARTÍN, J. (1933) «Nota acerca de la Estación de Biología de Marín». *Conferencias y Reseñas Científicas de la Sociedad Española de Historia Natural, 8*, 127-129.

SÁNCHEZ, D. (1908) «El laboratorio biológico-marino de Baleares y su inauguración». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historial Natural*, *8*, 338-348.

SÁNCHEZ Y SÁNCHEZ, M. (1919) «Un sencillo procedimiento para aplicar los métodos de impregnación a los protozoos del plankton». *Publicaciones del Instituto Español de Oceanografía. Notas y Resúmenes, serie I*, núm. 8.

SCHILLER, J. (1931-1937) Dinoflagellatae (Peridinineae) in monographischer Behandlung. En: L. Rabenhorst (ed.) *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreichs und der Schweiz*. Akademische Verlag., Leipzig.

SCHÜTT, F. (1895) «Die Peridineen der Plankton-Expedition». *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, 4*, 1-170.

SOBRINO BUHIGAS, R. (1916) Fenómeno curioso. La coloración de la Ría. *La Correspondencia Gallega*, núm. 8066, 7-7-1916.

SOBRINO BUHIGAS, R. (1918a) «La purga de mar o hematotalasia». *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 10*, 407-458.

SOBRINO BUHIGAS, R. (1918b) «Réplica a la nota y observaciones de D. F. de Buen a la Memoria "La purga de mar o Hematotalasia"». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural, 18*, 348-356.

SOURNIA, A., CHRÉTIENNOT-DINET, M. J., RICARD, M. (1991) «Marine phytoplankton: how many species in the world oceans?» *Journal of Plankton Research, 13*, 1093-1099.

STEIN, F. RITTER VON (1878) *Der Organismus der Infusionsthiere. III Abt. Der Organismus der Flagellaten*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

TRIGUEROS, J.M. (2000) «*Peridiniopsis salina* (Peridiniales, Dinophyceae), a new species of brackish dinoflagellate from Urdaibai estuary, North Spain». *Phycologia, 39*, 126-133.

VARELA, M. (1982) «Composición y distribución del fitoplancton de las rías de Muros, Arosa y plataforma continental próxima en septiembre de 1978». *Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 7*, 191-122.

VILA, M., GARCÉS, E. MASÓ, M., CAMP, J. (2001) «Is the distribution of the toxic dinoflagellates *Alexandrium catenella* expanding along the NW Mediterranean coast?» *Marine Ecology Progress Series, 222*, 73-83.

VILA FARIÑA, X.L., MARTÍNEZ, V. (2001) *Diccionario biográfico de la comarca de O Salnés*. Servicio de Publicacións Deputación Provincial de Pontevedra, Vicus, Vigo.