



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrados
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía

**Distribución espacio-temporal de ensambles de quistes de dinoflagelados
productores de floraciones algales nocivas en sedimentos costeros del sur de
Chile (región de Los Lagos) durante los últimos ~150 años**

PABLO CÉSAR SALGADO GARRIDO
CONCEPCIÓN-CHILE
2011

Profesores Guía: Dr. Marco Salamanca Orrego
Dra. Carina Lange Mann
Departamento de Oceanografía,
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

Universidad de Concepción
Dirección de Postgrados

La tesis de *“Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía”* titulada *“DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE ENSAMBLES DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS PRODUCTORES DE FLORACIONES ALGALES NOCIVAS EN SEDIMENTOS COSTEROS DEL SUR DE CHILE (REGIÓN DE LOS LAGOS) DURANTE LOS ÚLTIMOS ~150 AÑOS”* del Sr. *“PABLO CÉSAR SALGADO GARRIDO”* y realizada bajo la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, ha sido aprobada por la siguiente Comisión de Evaluación:

Dr. Marco Salamanca O.
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Dra. Carina Lange M.
Profesor Guía
Universidad de Concepción

Prof. Víctor A. Troncoso.
Miembro Comité de Tesis
Universidad de Concepción

Dr. Leonardo Guzmán M.
Miembro Comité de Tesis
Instituto de Fomento Pesquero

Dr. Jose Luis Iriarte M.
Evaluador Externo
Universidad Austral de Chile

Dr. Rubén Escribano V.
Director
Programa Postgrado en Oceanografía
Universidad de Concepción

Concepción, Noviembre, 2011



Dedicada a mis Padres,

*Ovidio y María,
a mi hermano Felipe,
y a mis amadas
Marcela y Antonia.*



Agradecimientos

Deseo expresar mis más sinceros agradecimientos a mi familia, a mis padres Ovidio y María, y a mi hermano Felipe por todo su cariño e incondicional apoyo durante todo este proceso. A mis amores Marcela y ‘Antonita’, por ser mis grandes compañeras, que aunque la distancia nos separó durante mis dos años de estudio, siguieron conmigo de la mano en cada momento. Sin ellas este trabajo hubiese sido aún más difícil.

A mis “profes” Dr. Marco Salamanca y Dra. Carina Lange, por ser mis guías en este tortuoso camino del descubrimiento de los quistes de dinoflagelados; a los miembros de mi comisión evaluadora, al profesor Víctor Alfredo Troncoso, quien con su experiencia, enseñanzas y amistad colaboró enormemente en el desarrollo de esta tesis, y al Dr. Leonardo Guzmán, quien durante mis años de trabajo en *mareas rojas* me ha instado a continuar perfeccionándome en esa área, también agradezco al Dr. José Luis Iriarte por aceptar ser mi evaluador externo.

Quisiera agradecer a mis compañeros de Postgrado por su amistad, ayuda y apoyo incondicional: Pamela Labbé, Paula Mendoza, Isabel Cornejo, Gonzalo Saldías, Ramiro Riquelme, Lénin Flores, Héctor Valdivia, Benjamín Srain y Arístides Márquez.

Debo agradecer también a todos los profesores del programa de Postgrado en Oceanografía, por que de forma directa o indirectamente, me entregaron sus enseñanzas y tendieron la mano en los momentos que necesité, en especial a: Marco Salamanca, Carina Lange, Marcus Sobrazo, Wolfgang Schneider, Silvio Pantoja, Laura Farías, Osvaldo Ulloa, Carmen Morales, Rubén Escribano y Leonardo Castro.

Mi Magíster no hubiese sido posible sin el apoyo que me brindó el Instituto de Fomento Pesquero al otorgarme la posibilidad de estudiar durante estos dos años, y mantener mi puesto de trabajo en Punta Arenas.

Finalmente, es mi deseo presentar mis agradecimientos a la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción, por haberme otorgado la Beca de estipendio, que sin ella no hubiese podido realizar este desafío.

Currículum Vitae

Pablo César Salgado Garrido

Nacido el 9 de Enero, 1979, en Coronel, Chile

1997-2003: Licenciado en Biología Marina, Universidad de Concepción, Chile.

1997-2003: Biólogo Marino, Universidad de Concepción, Chile.

2008-2011: Magíster en Ciencias con mención en Oceanografía, Universidad de Concepción, Chile.

PUBLICACIONES

Salgado, P., V.A. Troncoso, M. Montresor, M. Salamanca, & C.B Lange. 2011. First record of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) resting cysts in coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé, Los Lagos region, southern Chile (~41–43° S). *Gay. Bot.* 67(1): 102–105.

Salgado, P., V.A. Troncoso, M. Montresor, M. Salamanca, C.B Lange, K. Saez & L. Guzmán. 2011. Distribución espacio-temporal de ensamblajes de quistes de dinoflagelados en sedimentos costeros recientes del Mar Interior de Chiloé, sur de Chile (~41–43° S) (En prep.).

ÁREAS DE INVESTIGACIÓN

Floraciones de algas nocivas
Ecología de dinoflagelados nocivos
Paleoceanografía.



PRESENTACIONES EN REUNIONES CIENTÍFICAS

Salgado, P. 2011. Contribución al conocimiento de quistes de dinoflagelados actuales en sedimentos costeros del Mar Interior de Chiloé, región de Los Lagos (~41–43° S). Workshop: Floraciones de Algas Nocivas en el Sur de Chile: Avances y desafíos. 12–13 de Enero, Puerto Montt, Chile. Expositor.

Salgado P., G. Pizarro, L. Guzmán, & I. Bravo. 2010. Primer registro de células de resistencia del dinoflagelado *Prorocentrum lima* en sedimentos de la costa austral de Chile. XXX Congreso de Ciencias del Mar. Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción. Expositor.

Salgado P. & M. Salamanca. 2005. Primera reconstrucción histórica reciente de Floraciones Algas Nocivas (FANs) mediante quistes de dinoflagelados en sedimentos marinos del sur de Chile, región de Los Lagos. XXV Congreso de Ciencias del Mar. XI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar COLACMAR. Viña del Mar, Chile. Expositor.

CURSOS INTERNACIONALES

2012: Taxonomía de Fitoplancton Tóxico Marino. Centro Oceanográfico de Vigo, España. (Aceptado, Junio 2012)

2010: Desarrollo de sistemas alternativos *in vitro* para la detección de biotoxicidad de microalgas. Drs. Jorge Diogène, Mònica Campàs, Pablo de la Iglesia, Kart Andree. IRTA, España.

2009: Hidrodinámica de Fiordos. Dr. Arnoldo Valle-Levinson, University of Florida, USA.

2005: Identificación de Quistes de Dinoflagelados Modernos. Dr. Marina Montresor, Stazione Zoologica Anton Dohrn, Napoles.

BECAS

2011-2011 Beca Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID). Curso Taxonomía de Fitoplancton Tóxico Marino (Junio, 2012).

2008-2010 Beca de la Dirección de Postgrados, Universidad de Concepción, Chile.



Índice de Contenidos

Resumen.....	I
Abstract.....	III
1.- INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Floraciones algales nocivas (FANs) a nivel mundial.....	1
1.1.2. Eventos FANs en Chile.....	3
1.2. Generalidades dinoflagelados.....	5
1.2.1. Ciclo de vida de dinoflagelados.....	8
1.2.2. Expansión global de dinoflagelados.....	11
1.2.3. Registro de dinoflagelados en sedimentos.....	11
1.3. Sedimentos marinos recientes y geocronología.....	12
1.4. Hipótesis de trabajo y objetivos.....	14
1.4.1. Hipótesis de trabajo.....	14
1.4.2. Objetivo general.....	14
1.4.3. Objetivos específicos.....	14
2.- MATERIALES Y MÉTODOS	
2.1. Área de estudio y escenario ambiental.....	15
2.2. Obtención de muestras.....	18
2.3. Tratamiento de muestras.....	20
2.4. Identificación de quistes de dinoflagelados.....	20
2.4.1. Identificación de quistes mediante microscopía electrónica de barrido (MEB).....	21
2.5. Determinación de materia orgánica total (MOT).....	21
2.6. Determinación de sedimentos finos (limo y arcilla).....	22
2.7. Datación de sedimentos mediante ^{210}Pb	22
2.8. Análisis de datos.....	23

3. RESULTADOS.....	24
3.1. Capítulo 1. First record of <i>Lingulodinium polyedrum</i> (Dinophyceae) resting cysts in coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé, Los Lagos Region, southern Chile (~41°–43° S).....	24
3.2. Capítulo 2. Distribución espacio-temporal de ensambles de quistes de dinoflagelados en sedimentos costeros recientes del Mar Interior de Chiloé, sur de Chile (~41–43° S).....	29
4.- DISCUSIÓN.....	99
4.1. Composición de ensambles de quistes de dinoflagelados.....	99
4.2. Distribución espacial de quistes.....	102
4.3. Distribución temporal de quistes.....	104
4.4. Conclusiones.....	107
5.- REFERENCIAS.....	108



Índice de Figuras

Figura 1. Esquema de transferencia de toxinas marinas.....	2
Figura 2. Secuencia de eventos de VPM en el extremo sur-austral de Chile.....	5
Figura 3. Morfología externa y terminología en un dinoflagelado tecado.....	6
Figura 4. Ciclo de vida de un dinoflagelado, ejemplo de <i>Alexandrium</i> spp.....	10
Figura 5. Área de estudio indicando la ubicación de cada una de las áreas y estaciones involucradas en esta tesis.....	17

Índice de Tablas

Tabla 1. Posición y descripción de las estaciones de muestreo.....	19
--	----



Resumen

Distribución espacio-temporal de ensamblajes de quistes de dinoflagelados productores de floraciones algales nocivas en sedimentos costeros del sur de Chile (región de Los Lagos) durante los últimos ~150 años

Pablo César Salgado Garrido

2011

Prof. Dr. Marco Salamanca O.

Prof. Dra. Carina Lange M.

Con la finalidad de investigar la distribución espacio-temporal de ensamblajes de quistes de dinoflagelados en el Mar Interior de Chiloé (MICH, ~41–43° S) se obtuvieron 24 testigos de sedimento desde tres áreas costeras semi cerradas sujetas a alto impacto humano, bahías Huenquillahue e Ilque (BHI), canales Dalcahue y Hudson (CDH), y Bahía Quellón y sus alrededores (BQ), en marzo de 2009. El análisis de 599 muestras de sedimentos arrojó la presencia de 49 morfotipos, de los cuales 24 fueron identificados a nivel de especie, representando 10 géneros. Entre ellas se distinguen 25 especies heterótrofas, 9 especies autótrofas, y 15 no identificadas taxonómicamente. Se presenta una detallada descripción de morfotipos que no han sido previamente descritos en la literatura. En este estudio se registró la presencia de quistes del dinoflagelado tóxico *Alexandrium catenella*, y de los potencialmente tóxicos para aguas del sur de Chile *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum*. Este último, registrado por primera vez en el sur de Chile. En general, los ensamblajes de quistes de dinoflagelados fueron dominados por especies heterótrofas, siendo *Protoperdinium minutum* y *P. conicum* los más frecuentes y abundantes en las tres áreas. Sin embargo, también se destaca la presencia de los autótrofos *Gonyaulax cf. spinifera* y *P. reticulatum* en BHI, registrando las más altas abundancias (9320 y 485 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo) de quistes y de especie respectivamente. Igualmente, la especie tóxica *A. catenella* registró en BQ la más alta abundancia (302 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo) en el sur de Chile. La abundancia de quistes totales varió sustancialmente entre las áreas de estudio y dentro de cada una, siendo más elevada en sitios con mayor contenido de limo y arcilla. La diversidad de morfotipos decreció de sur (BQ) a norte (BHI), planteando que Islas Desertores actuarían como una

barrera natural al transporte de sedimentos finos (con quistes). Basados en las tasas de sedimentación de los testigos obtenidos en las áreas de estudio (BHI, sitio 4 = $\sim 0,25 \text{ cm año}^{-1}$; CDH, sitio 11 = $\sim 0,24 \text{ cm año}^{-1}$; BQ, sitio 20 = $\sim 0,49 \text{ cm año}^{-1}$, y sitio 24 = $\sim 0,5 \text{ cm año}^{-1}$), se puede concluir que los quistes de *A. catenella* se encuentran constantemente en sedimentos de BQ presentando abundancias variables desde ca.1929, descartándose, por lo tanto, la teoría de una expansión geográfica de la especie desde sur (regiones de Aysén y Magallanes) a norte, tanto por causas naturales (corrientes) y/o antropogénicas (transplante de mariscos, fomites o *wellboats*). De acuerdo a nuestros resultados de distribución espacial y temporal de quistes de dinoflagelados, consideramos la franja costera de Bahía Quellón y sus alrededores, como una zona de retención de partículas finas, incluyendo quistes, siendo un área de potenciales eventos de floraciones tóxicas debido a la presencia de quistes de *A. catenella*, *P. reticulatum* y *L. polyedrum*.

Palabras clave: dinoflagelados, quiste de resistencia, *Alexandrium catenella*, sedimento, Mar Interior de Chiloé.



Abstract

Spatial and temporal distribution of dinoflagellate cyst assemblages producers of harmful algal bloom events in coastal sediments from southern Chile (Los Lagos Region) over the past ~150 years.

Pablo César Salgado Garrido

2011

Prof. Dr. Marco Salamanca O.

Prof. Dr. Carina Lange M.

In order to investigate the spatial and temporal distribution of dinoflagellate cyst assemblages in the Inner Sea of Chiloé (MICH, ~41–43° S) 24 sediment cores were collected in March 2009 from three semi-enclosed coastal areas subject to high human impact, Ilque and Huenquillahue bays (BHI), Hudson and Dalcahue channels (CDH), and Quellón Bay and surrounding area (BQ). The analysis of 599 samples showed the presence of 49 morphotypes of which 24 were identified at the species level, representing 10 genera. Among them were 25 heterotrophs, 9 autotrophs, and 15 unidentified species. We present a detailed description of morphotypes that have not been previously described in the literature. This study showed the presence of cysts of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*, and the potentially toxic for southern Chile *Protoceratium reticulatum* and *Lingulodinium polyedrum*. The latter, recorded for the first time in southern Chile. In general, the cyst assemblages were dominated by heterotrophs, being *Protoperidinium minutum* and *P. conicum* the most abundant and common in the three areas. It also highlights the presence of *Gonyaulax cf. spinifera* and *P. reticulatum* in BHI, recording the highest cysts and species abundances (9320 and 485 cysts mL⁻¹ wet sediment, respectively) in southern Chile. Similarly, *A. catenella* at BQ yielded the highest abundance (302 cysts mL⁻¹ wet sediment) in southern Chile. Total cyst abundances varied substantially between and within areas, being higher at sites with higher silt and clay content. The diversity of morphotypes decreased from south (BQ) to north (BHI), suggesting that Desertores Islands act as a natural barrier to the transport of fine sediment (with cysts). Based on estimated sedimentation rates of the sediment cores collected in the study area (BHI,

site 4 = $\sim 0.25 \text{ cm yr}^{-1}$; CDH, site 11 = $\sim 0.24 \text{ cm yr}^{-1}$; BQ, site 20 = $\sim 0.49 \text{ cm yr}^{-1}$, and site 24 = $\sim 0.5 \text{ cm yr}^{-1}$), we conclude that *A. catenella* cysts has been constantly present in BQ sediments with variable abundances since ca.1929. Thus, we rule out the theory on a geographic expansion from the south (Aysen and Magallanes regions) to north due to natural (currents) and/or anthropogenic (seafood transplant, fomites or wellboats) causes. According to our results on the spatial and temporal distribution of dinoflagellate resting cysts, we consider Quellón Bay and the surrounding coastline as a retention area of fine particles, including cysts, being a potential area of toxic bloom events due to the presence of *A. catenella*, *P. reticulatum* y *L. polyedrum* cysts.

Key words: dinoflagellates, resting cyst, *Alexandrium catenella*, sediment, Inner Sea of Chiloé.



1.- INTRODUCCIÓN

1.1. Floraciones Algales Nocivas (FANs) a nivel mundial

Fitoplancton es un término acuñado en 1897 para describir un grupo diverso polifilético de organismos fotosintéticos mayormente unicelulares que derivan con las corrientes en aguas marinas y dulces (Falkowski & Raven, 1997). Aunque representan menos del 1% de la biomasa fotosintética de la tierra, estos organismos microscópicos son responsables de la mayor parte de flujo de materia orgánica a los niveles tróficos más altos y al océano interior (más del 45% de nuestra producción primaria neta anual del planeta) (Field et al., 1998). Estimaciones sugieren que alrededor de 5000 especies conforman el fitoplancton marino en todos los océanos (Sournia, 1995; Tett & Barton, 1995), de los cuales se tiene conocimiento que solamente unas 300 (6%) especies pueden alcanzar elevadas concentraciones en la columna de agua y, alrededor de 60–80 (2%) de éstas, tener la capacidad de ser nocivas al producir biotoxinas, provocar daño físico, anoxia, o reducción en la irradiación, entre otras (Smayda, 1997). Las floraciones pueden ser definidas como un parche visible, o no, de microalgas en aguas costeras que impactan negativamente la salud humana, los ecosistemas marinos y las actividades productivas asociadas a ellos, tales como, acuicultura, pesca y turismo. El súbito crecimiento poblacional de forma excesiva, puede llevar a la formación de densas floraciones de microalgas, eventos que son conocidos comúnmente como *mareas rojas*, y que técnicamente han sido denominadas Floraciones Algales Nocivas (FANs). Hay variados tipos de eventos FANs: 1) los producidos por especies, generalmente diatomeas, que presentan formas particulares (e.g., largas espinas: *Chaetoceros convolutus*, frústulos muy silificados: *Leptocylindrus* spp.) y que producen daños físicos (asfixia por alta producción de mucus), o eventualmente una mayor susceptibilidad a éstos, en bajas concentraciones; 2) los producidos por especies que no son tóxicas, pero que pueden dominar la comunidad planctónica al encontrarse en altas concentraciones agotando el oxígeno y los nutrientes (Smayda, 1997) provocando un cambio de color del agua (e.g. rojo, pardo, café, verde) con sus pigmentos; y 3) los de especies tóxicas, que aunque no producen altas concentraciones celulares, ni cambian el color del agua, sí contaminan los mariscos con toxinas provocando efectos adversos en la salud humana. En general, el impacto de las

floraciones puede incluir mortalidad en masa de peces y mariscos en cultivos, o silvestres, alteraciones de estructuras tróficas marinas, muerte de mamíferos, aves marinas, y además, pueden causar severas intoxicaciones en humanos (Hallegraeff et al., 1995). Los humanos pueden ser expuestos a estas toxinas a través del consumo de mariscos contaminados causando una variedad de trastornos gastrointestinales y neurológicos. Los mariscos filtradores, tales como, moluscos bivalvos (e.g., Cholgás, Choros, Almejas, Ostiones, Ostras), pueden ingerir microalgas tóxicas y bioacumular niveles de toxinas en sus tejidos que pueden ser letales para predadores de niveles mayores de la red trófica (Fig.1).

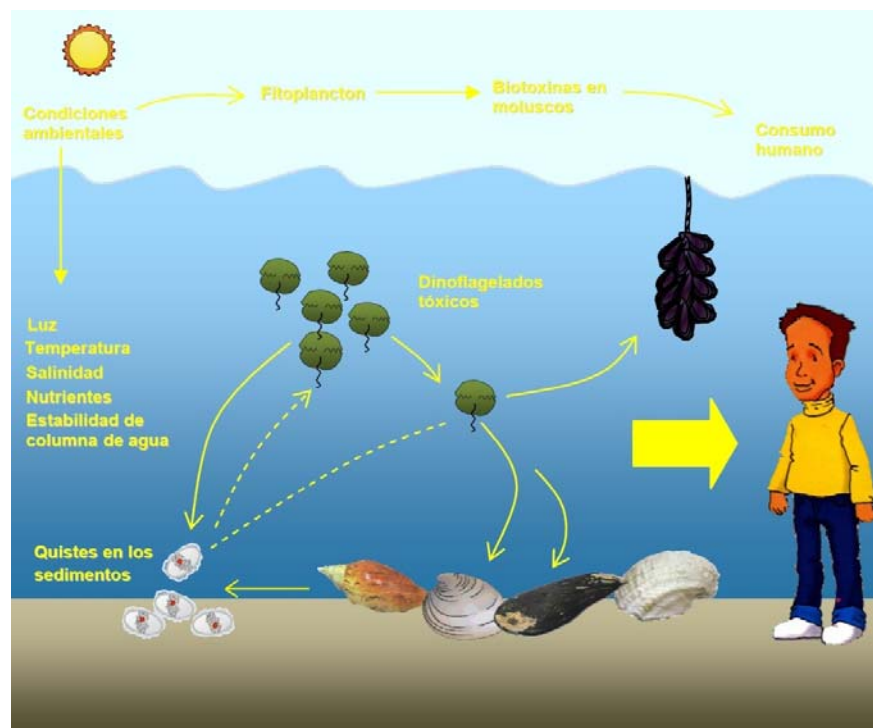


Figura 1. Esquema de transferencia de toxinas marinas (modificado de Shumway, 1995).

A nivel global, los incidentes de eventos FANs dentro de aguas costeras parecen haber incrementado durante las últimas décadas, albergando profundos cambios sociales y con implicancias económicas y para la salud pública (GEOHAB, 2001). Dentro de los problemas más significativos en la salud humana provocados por microalgas tóxicas están: el veneno paralizante de mariscos (VPM), veneno diarreico de mariscos (VDM), veneno amnésico de mariscos (VAM), veneno neurotóxico de mariscos (VNM), y la ciguatera de los peces (VCP).

Cada uno de estos síndromes es causado por diferentes especies y/o cepas de microalgas tóxicas que ocurren globalmente en aguas costeras, siendo el VAM, el único producido por especies de diatomeas (e.g., *Pseudo-nitzschia* spp.), a diferencia de los otros (VPM, VDM, VNM, VCP) que son producidos por dinoflagelados. Entre los principales grupos del fitoplancton, los dinoflagelados son los principales productores de proliferaciones a nivel mundial, destacando como un grupo particularmente nocivo (Smayda, 1997). Sin embargo, entre las ~2000 especies existentes descritas actualmente (Taylor et al., 2007), sólo unas 70 de ellas son toxigénicas (Moestrup et al., 2004).

1.1.2. Eventos FANs en Chile

Dentro de los dinoflagelados tóxicos a nivel mundial, el género *Alexandrium* Halim es su principal agente. Este género presenta 31 especies descritas (Steidinger & Tangen, 1997), 11 de las cuales son productoras de VPM (Erdner et al., 2010), y cuya área de distribución se ha extendido rápidamente en diversas partes del mundo (Cho et al., 2008). Este agente, además de presentar el mayor número de especies tóxicas (Figueroa et al., 2005), es el mayor productor de saxitoxinas (STX) y sus derivados, asociado a síndromes de VPM en zonas subárticas, templadas y tropicales (Taylor et al., 1995). La alta concentración de toxinas paralizantes en los mariscos, y la ingesta de éstos por el ser humano, puede llevar a producir debilidad muscular, parálisis respiratorio, coma, y eventualmente la muerte (Haley et al., 1999).

Hasta el año 1970, brotes tóxicos de VPM habían sido conocidos sólo en aguas templadas de Europa, Norte América y Japón. Sin embargo, desde comienzo de los 70, proliferaciones producidas por organismos de este género empezaron a ser registradas en gran parte del hemisferio sur, presentándose en países como Australia, Nueva Zelanda (Baldwin, 1987; Hallegraeff et al., 2003) y en costas de varios países en Sudamérica (Persich et al., 2006). Registros históricos para América del Sur señalan que Chile fue el primer país en sufrir estos brotes tóxicos. El primer evento ocurrió el año 1972 en el extremo sur del país, en la región de Magallanes y Antártica Chilena (Estrecho de Magallanes en el sector de Bahía Bell). En esa ocasión, el agente fuente primaria fue identificado como *Gonyaulax* (= *Alexandrium*)

catenella, (Guzmán et al., 1975a, 1975b; Guzmán & Lembeye, 1975; Lembeye et al., 1975). Desde esa ocasión, el litoral Chileno y particularmente el extremo sur del país, esto es, las regiones administrativas de Los Lagos, Aysén y Magallanes (entre los 40° y 56° de latitud sur) (Fig. 2), no han permanecido ajenas a estos eventos y sus implicancias, siendo especialmente relevantes durante la década del 90 (Guzmán et al., 2002). Años posteriores al primer evento del 72, la región de Magallanes tuvo incidentes aislados en 1981 y 1989, expandiéndose definitivamente en toda la región desde 1991 hasta la actualidad (Guzmán et al., 2002) (Fig. 2). Seguidamente, en la década del 90 la región de Aysén se ha visto afectada por una serie de eventos asociados al síndrome paralizante producido por *Alexandrium catenella* (Whedon & Kofoid) Balech 1985 (Lembeye et al., 1998) (Fig. 2). Continuando con esta aparente expansión geográfica de *A. catenella* de sur a norte, queda de manifiesto el 2002, el primer evento tóxico registrado en el Mar Interior de Chiloé (región de Los Lagos), teniendo como límite norte en esa ocasión, los 42°10'S (Clément et al., 2002; Villarroel, 2004; Buschmann, 2005; Lembeye, 2006). En esa oportunidad, el brote causó 51 intoxicados, una muerte provocada por consumo de mariscos con VPM, y pérdidas superiores a 1800 toneladas métricas de salmón cultivado (Fuentes et al., 2008). Las toxicidades fueron superiores a 28.000 µg STX eq. × 100 gr⁻¹ (máximo permitido= 80 µg STX eq. 100 gr⁻¹ carne) en bivalvos provenientes de la localidad de Quellón ubicada sur de la Isla de Chiloé (Seguel & Sfeir, 2003), encontrándose además en ese mismo sector, las más altas abundancias (789 células × mL⁻¹) de células vegetativas en la columna de agua (Fuentes et al., 2004). Desde el año 2002 en adelante *A. catenella* reapareció nuevamente en diciembre de 2006 y marzo-abril de 2009, en brotes que se extendieron por unas cuatro semanas (Guzmán et al., 2010).

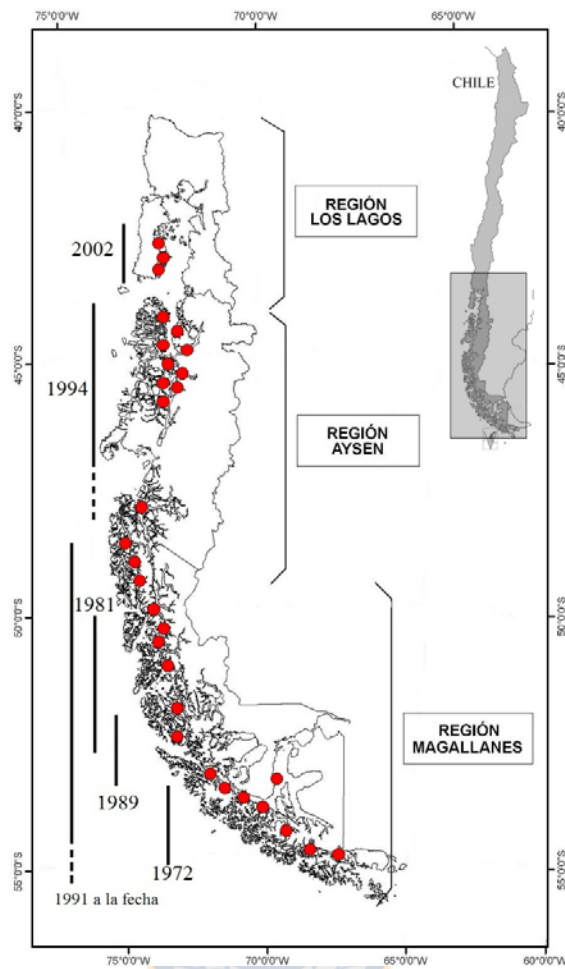


Figura 2. Secuencia de eventos de VPM en el extremo sur-austral de Chile (regiones de Los Lagos, Aysén y Magallanes). Círculo rojo indica brote de VPM. (Modificado de Guzmán et al., 2002)

1.2. Generalidades Dinoflagelados

Los dinoflagelados son organismos protistas pertenecientes a la división Dinoflagellata (Fensome et al., 1993). La mayoría habita en ambientes acuáticos desde lagos a océanos abiertos, encontrándose en todas las latitudes desde el Ecuador hasta los mares polares. Sin embargo, la mayoría son de ambientes marinos: aproximadamente 2000 especies son conocidas por vivir en aguas marinas actuales, mientras que sólo unos pocos cientos son de agua dulce. En ambientes marinos y dentro de las comunidades planctónicas, los

dinoflagelados muestran una diversidad particularmente alta junto con una alta variabilidad en morfologías y adaptaciones fisiológicas a un amplio rango de ambientes (e.g., Sournia, 1995; Smayda & Reynolds, 2003; de Vernal & Marret, 2007). Las especies pertenecientes a este grupo son usualmente abundantes en ambientes neríticos, incluyendo estuarios, mares interiores y de plataformas continentales. Esto se debe a la alta tolerancia de muchas especies a bajas salinidades, además de la disponibilidad de nutrientes y a la estratificación de las masas de agua (e.g., de Vernal & Marret, 2007).

Los dinoflagelados son uno de los grupos que presentan mayor movilidad en la columna de agua. Durante su fase vegetativa o móvil, poseen dos flagelos, uno alrededor del cíngulo y otro longitudinalmente paralelo al sulco (Fig. 3) permitiéndoles nadar con movimientos en espiral a velocidades que varían desde pocos centímetros a unos pocos metros por hora (Lewis et al., 2006). Este particular movimiento en espiral le da el origen a su nombre proveniente de la palabra griega *dinos*, que significa giro. Adicionalmente al uso de sus flagelos, los dinoflagelados utilizan adaptaciones fisiológicas de flotabilidad para migrar verticalmente en aguas superficiales con la finalidad de optimizar sus actividades metabólicas y de alimentación (e.g. captura de presas y escape de predadores) (Lewis et al., 2006).

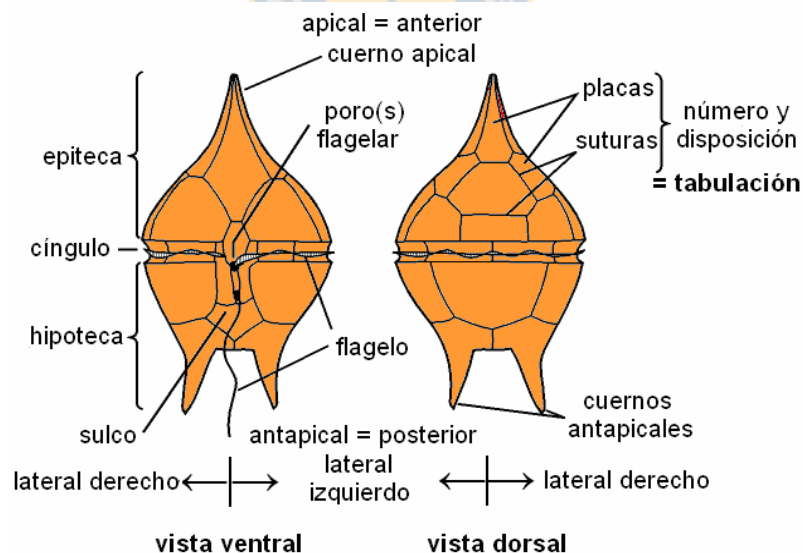


Figura 3. Morfología externa y terminología en un dinoflagelado tecado (modificado de Evitt, 1985).

Las estrategias de alimentación de los dinoflagelados son muy diversas. Aproximadamente la mitad de ellos son fotosintéticos, sin embargo, especies completamente autótrofas son muy raras (Schnepf & Elbrächter 1992). Los dinoflagelados fotosintéticos son mixótrofos generalmente basándose en una combinación de nutrición heterotrófica y fotosintética (Jeong et al., 2004, 2005, 2010). Ellos son considerados al menos potencialmente capaces de realizar una nutrición osmotrófica o fagotrófica, o ambas (Graham et al., 2009). Los dinoflagelados autótrofos son de gran relevancia debido a que representan una parte importante de la producción primaria junto con diatomeas y coccolitofóridos (e.g., Parsons et al., 1984; Taylor & Pollinger, 1987). La otra mitad de los organismos pertenecientes a este gran grupo son heterótrofos, alimentándose sobre otros organismos, sobre sustancias orgánicas disueltas, o también sobre otros dinoflagelados (e.g., Taylor & Pollinger, 1987; Gaines & Elbrächter 1987, Graham et al., 2009). Los dinoflagelados suelen vivir hasta la parte inferior de la zona eufótica debido a que taxa autótrofos son dependientes de la penetración de la luz y a que el hábitat de las especies heterótrofas parece estar estrechamente ligada a las diatomeas, sobre las cuales ellas particularmente se alimentan, y/o a la zona máxima de clorofila (e.g., Gaines & Elbrächter, 1987). La mayoría de las familias actualmente incluye ambos taxa, autótrofos y heterótrofos (Schnepf & Elbrächter, 1999; Smayda & Reynolds, 2003), considerándose a los dinoflagelados, como un grupo perteneciente tanto a fitoplancton como al microzooplancton.

Otra característica de los dinoflagelados es la composición y la estructura de la pared; primeras clasificaciones fueron hechas de acuerdo a la presencia (llamados tecados) o ausencia (atecados o desnudos) de una cubierta celular rígida. Los dinoflagelados tecados, además de diferenciarse de los atecados por la presencia de placas, también lo hacen porque generalmente la epiteca e hipoteca presentan prolongaciones denominadas cuernos (Fig. 3). Las placas de naturaleza celulósica que forman parte de la pared de estos organismos, son consideradas como la característica taxonómica más importante, ya que su forma, número y posición es propia de cada especie. La morfología de los dinoflagelados atecados es difícil, ya que su condición de organismos desnudos hace difícil su preservación, con la formalina se destruyen o pierden su forma original, lo cual hace que sean más difíciles de estudiar. Por convención la estructura celular de los atecados se divide en dos regiones una superior o epicono y una inferior o hipocono. Dentro de este grupo destacan géneros del orden gymnodiniales (e.g.,

Karenia, *Gymnodinium*) que han sido asociados a diversos eventos FANs en costas Mediterráneas, de Estados Unidos, México, entre otros países (Stumpf et al., 2003; Pierce et al., 2003; Reñé et al., 2010).

Los dinoflagelados que producen floraciones y que reiteradamente se presentan en áreas específicas son especies adaptadas o aclimatadas a sus regímenes ambientales (e.g., temperatura del agua, salinidad, luz, patrones de circulación del agua, y nutrientes) (Levandowsky & Kaneta, 1987). Estos organismos logran sus mayores niveles de crecimiento poblacional (10^7 – 10^8 células \times L) en aguas calmas o a lo largo de bordes de frentes formados en la unión de aguas estratificadas de océano abierto y de zonas costeras. La mayoría de los productores de floraciones son especies fotosintéticas (e.g., *Alexandrium* spp.). No obstante algunas poblaciones de especies heterótrofas (e.g., *Protoperdinium depressum*, *Oxyrrhis marina*) pueden alcanzar también elevadas concentraciones en estuarios y zonas costeras (Tomas et al., 1999, Graham et al., 2009). En cambio otras (e.g., *Dinophysis* spp.) aunque no alcanzan altas concentraciones pueden causar reiterados problemas de intoxicaciones diarrogénicas en humanos debido a su alta toxicidad celular (Pizarro et al., 2008; Hackett et al., 2009). Varias características contribuyen a la alta capacidad de los dinoflagelados autótrofos para formar floraciones. El eficiente movimiento flagelar acoplado con la capacidad fototáctica les da a este grupo, a diferencia de otras algas planctónicas, una mayor capacidad para migrar verticalmente a través de grandes profundidades en la columna de agua y así poder recolectar partículas orgánicas y/o nutrientes inorgánicos desde la columna de agua.

1.2.1. Ciclo de vida de dinoflagelados

Durante el ciclo de vida de los dinoflagelados (Fig.4) el principal modo reproductivo es la división asexual, no obstante la reproducción sexual también ha sido observada en muchas especies (Joyce, 2004). De los ~2000 dinoflagelados existentes actualmente unos 200 (10%) tienen la capacidad de reproducirse sexualmente (Dale, 1983) produciendo, durante esta etapa, un quiste de resistencia que les permite alternar entre hábitats planctónicos y bentónicos (Anderson, 1998) (Fig. 4). En muchas especies el quiste de resistencia es el resultado de la reproducción sexual (Turpin et al., 1978; Pfiester & Anderson, 1987; Kremp & Heiskanen, 1999). Sin embargo, también se han reportado quistes de resistencia asexualmente formados

(Kremp & Parrow, 2006). La fase asexual del ciclo de vida termina cuando las condiciones ambientales cambian desfavorablemente (e.g., limitación de nutrientes; Anderson et al., 1984; Turpin et al., 1978), donde se induce la sexualidad y la formación de gametos (Persson et al., 2008). Luego de la gametogénesis las células se fusionan formando una gran célula cigótica biflagelada longitudinalmente (planocigoto) la cual a los pocos días pierde sus flagelos y se convierte en un quiste de resistencia bentónico (hipnocigoto) (Fig.4). En una floración el proceso de enquistamiento comienza en la etapa máxima del crecimiento exponencial (Dale, 1983) manteniéndose constantes los flujos de enquistamientos durante los períodos de mantenimiento y declinación del evento (Garcés et al., 2004). Luego los quistes sedimentan preferentemente en sectores someros semi cerrados con baja fajas forzantes hidrológicas donde se acumulan y forman bancos de quistes que son la fuente para recurrentes floraciones. Los quistes antes de ser capaces de germinar y reestablecer poblaciones móviles requieren cumplir un período de latencia obligatorio (PLO) (Montresor & Marino, 1996; Kremp, 2000). Durante este período que es variable según las especies (de semanas a varios meses), y que es considerado como una etapa de maduración del quiste (von Stosch, 1973; Blackburn et al., 1989), no ocurre la germinación incluso bajo condiciones favorables (e.g., cambio de temperatura, luz, o resuspensión causada por turbulencia) debido a una inhibición endógena activa que está relacionada a factores fisiológicos y morfológicos (Hallegraeff et al., 1998). Una vez finalizado el PLO el quiste se encuentra apto para poder germinar permaneciendo en estado quiescente a la espera de condiciones óptimas para el crecimiento vegetativo. Una vez las condiciones son apropiadas se produce el exquistamiento, emergiendo una gran célula diploide (planomeiocito) que se dividirá meióticamente y será el inóculo para futuras floraciones.

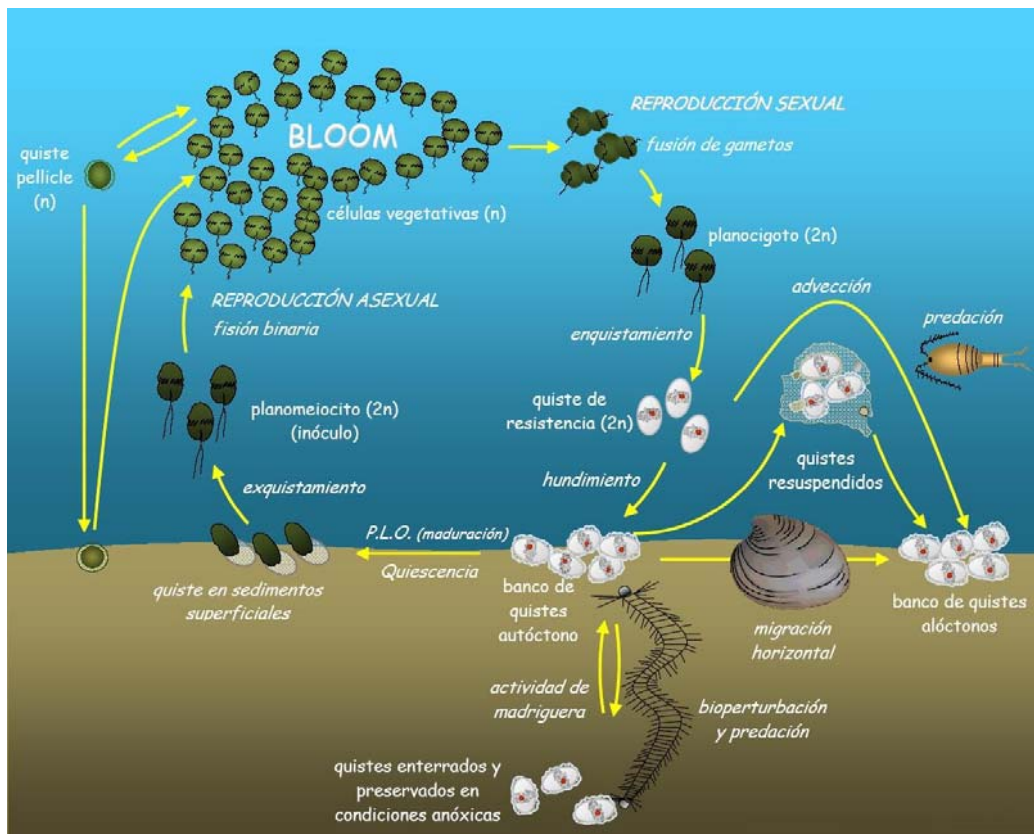


Figura 4. Ciclo de vida de un dinoflagelado, ejemplo de *Alexandrium* spp. (Modificado de Genovesi et al., 2006).

Durante el ciclo de vida también existe la formación de un quiste pellicle (=quiste temporal) que es una célula vegetativa que pierde sus flagelos y sus tecas adquiriendo una forma mas o menos esférica, revistiéndose además de una membrana externa transparente muy resistente, la cual puede ser reconocida por su núcleo característico en forme de U, al menos para *A. catenella* (Guzmán et al., 1976; Bravo et al., 2010). La pérdida de los flagelos es una de las modificaciones del aspecto externo inducidas por cambios bruscos e intensos en la columna de agua (e.g., temperatura, salinidad), como también al ingresar al tracto digestivo de mariscos filtradores los cuales afectan al estado fisiológico de la célula (Guzmán et al., 1976). Estas células pueden restablecer la población móvil en un corto período de tiempo tras el retorno a las condiciones ambientales propicias para el crecimiento. Su capacidad de recuperación rápida constituye una de las principales características de los quistes pellicle (Matsuoka & Fukuyo, 2000). La capacidad de los dinoflagelados para enquistarse mediante la

reproducción sexual, o para formar quistes pellicle bajo condiciones adversas (Anderson & Wall, 1978; Schmitter, 1979; Nagasaki et al., 2000), explica posiblemente la amplia distribución global incluso en ambientes extremadamente adversos (Wyatt & Jenkinson, 1997; Sellner et al., 2003; Graham et al., 2009).

1.2.2. Expansión global de dinoflagelados

Los florecimientos de dinoflagelados nocivos, incluido *Alexandrium* spp., se han expandido a todos los océanos y mares del mundo. Posibles explicaciones incluyen un incremento en monitoreos y conocimiento de las FANs, un aumento en la eutrofización costera (Anderson et al., 2002), transporte natural producido por corrientes (Franks & Anderson, 1992; Vila et al., 2001), dispersión asistida por humanos (e.g., Lilly et al., 2002), y cambios climáticos globales (Hallegraeff, 1993; Wyatt, 1993). Un importante factor en esta expansión global es sin duda, la producción del quiste de resistencia como parte de su ciclo de vida (Fig.4). A los quistes de resistencia se le han atribuido importantes y variados roles, entre ellos, producir dispersión de las especies (Anderson & Wall, 1978; Hallegraeff & Bolch, 1992; Hallegraeff, 1993), dar inicio y término a las floraciones (Anderson et al., 1995; Ishikawa & Taniguchi, 1996; Wang et al., 2007), proporcionar sobrevivencia bajo condiciones adversas (Dale, 1983; Nehring, 1993), y producir la recombinación genética (Anderson et al., 1995). Por lo tanto, dada la relevancia ambiental de estas células, la información sobre la distribución y las abundancias de quistes en los sedimentos es esencial para entender la ecología y la dinámica de las floraciones de muchas especies de dinoflagelados, en especial las tóxicas. Estudios de ensambles de quistes son también útiles debido a que pueden dar alertas tempranas ante la presencia de especies nocivas en un área, como también poder revelar especies que no han sido bservadas en el plancton, especies de vida corta, frágiles, o difíciles de identificar (Hesse et al., 1996).

1.2.3. Registro de dinoflagelados en sedimentos

Las especies que forman quistes de resistencia no son igualmente distribuidas entre los órdenes de dinoflagelados actuales, siendo mucho más comunes para los Peridiniales,

Gonyaulacales, y Gymnodiniales, y muy raros para Dinophysiales y Prorocentrales (Head, 1996). En los sedimentos el registro de las especies ocurre debido a que los quistes de resistencia están compuestos de un material orgánico altamente resistente llamado dinosporina, el cual es un complejo biomacromolecular resistente a procesos diagenéticos y biológicos (Kokinos et al., 1998; Dale, 2001; Tsujino et al., 2002; Tsujino & Uchida, 2004). Los quistes de resistencia pueden permanecer viables durante varios años bajo extremas condiciones de anoxia, bajas temperaturas y oscuridad (Anderson et al., 1987; Lewis et al., 1999; Dale, 2001; McQuoid et al., 2002). Esto ocurre debido a que la actividad metabólica de los quistes es drásticamente reducida, la actividad fotosintética es inhibida, y la tasa de respiración es disminuida (Binder & Anderson, 1990). Importantes cambios morfológicos resultan de esta reducción en la actividad metabólica (Anderson, 1980). Ocurre un engrosamiento de la pared celular, una reducción de su pigmentación fotosintética y una disminución del contenido celular debido al consumo de sus productos de reservas (e.g., lípidos y almidón) (Turpin et al., 1978; Kim et al., 2005). Esto le da a cada especie una característica propia que servirá para su posterior identificación en los ensambles de quistes que se encuentran en los sedimentos.

1.3. Sedimentos marinos recientes y geocronología

Los sedimentos marinos constituyen el último reservorio de una gran cantidad de sustancias y elementos que son producidos y/o liberados al mar tanto de origen natural como antropogénico (Salamanca, 1989; Salamanca & Jara, 2003) quedando registrados en ellos innumerables procesos que van ocurriendo lentamente a lo largo del tiempo. Un buen ejemplo son los eventos FANs de dinoflagelados, los cuales dejan sus quistes de resistencia en los sedimentos evidenciando de esta forma, la presencia de sus poblaciones vegetativas en una región. Los quistes se comportan como partículas finas (Dale, 1983). Debido a esto, es importante destacar que la presencia de quistes va a ser mayor en lugares protegidos (e.g., bahías) donde existen corrientes débiles, profundidades someras donde suelen acumularse sedimentos finos tales como limos y arcillas; y menos abundantes en zonas de fuertes corrientes donde los procesos de sedimentación suelen acumular arenas gruesas (Nehring, 1993). Los patrones de sedimentación y los cambios en los aportes en áreas donde ocurren

estos procesos, pueden ser estudiados mediante un trazador natural que se asocie a las partículas que están sedimentando. En una escala de 100–120 años el isótopo natural más utilizado para datación de los últimos ~150 años, es el ^{210}Pb de la serie del ^{238}U , el cual tiene una vida media de 22.3 años y cuya principal fuente es el aporte atmosférico por decaimiento de su precursor, el gas inerte ^{222}Rn (Turekian et al., 1977; Salamanca, 1993). La geocronología de este isótopo es ampliamente usada para determinar las edades de las capas de sedimento (e.g., Zaborska et al., 2007). La datación está basada en la determinación en forma cuantitativa de la distribución vertical de un determinado radioisótopo (^{210}Pb) contenido en la columna sedimentaria. Debido a su desintegración natural, y asumiendo que no hay removilización post-depositacional, los sedimentos más antiguos situados en niveles más profundos contienen una proporción menor de dicho radioisótopo (Crickmore et al., 1990). Sin embargo, procesos como la resuspensión o mezcla biogénica de los sedimentos pueden alterar los registros naturales, removilizando las sustancias que están presentes en él (Aller et al., 1980; Matisoff, 1982) perdiendo la información retenida por los sedimentos de un área en particular (Salamanca, 2003).



1.4. Hipótesis de Trabajo y Objetivos

1.4.1. Hipótesis de Trabajo

1. La distribución espacial de ensamblajes de quistes de *Alexandrium catenella* preservados en sedimentos costeros de la región de Los Lagos está determinada principalmente por barreras topográficas y el sistema de corrientes presentes en el Mar Interior de Chiloé.

2. Los quistes de *Alexandrium catenella* preservados en sedimentos costeros de la región de Los Lagos se encuentran acompañados por un ensamblaje particular de quistes de dinoflagelados que se repite en el tiempo desde los comienzos de sus registros.

1.4.2. Objetivo General

Conocer la distribución espacio-temporal de ensamblajes de dinoflagelados productores de eventos FANs en la región de Los Lagos, basándose en el registro sedimentario de sus quistes preservados en sedimentos costeros recientes de tres áreas semi cerradas representativas del Mar Interior de Chiloé (~41–43° S) sujetas a alto impacto humano, Bahías Huenquillahue e Ilque, canales Dalcahue y Hudson, y Bahía Quellón y sus alrededores.

1.4.3. Objetivos Específicos

1. Identificar y cuantificar quistes de resistencia de taxa de dinoflagelados encontrados en sedimentos costeros.
2. Determinar la geocronología de testigos de sedimentos mediante técnica del ^{210}Pb en relación a la abundancia de quistes de taxa de dinoflagelados.
3. Determinar el contenido de materia orgánica total (MOT) y contenido de sedimento fino (limos y arcillas) en relación a la abundancia de quistes de taxa de dinoflagelados.
4. Determinar la variabilidad espacial y temporal de los ensamblajes de quistes de *A. catenella* y otros taxa de dinoflagelados en sedimentos costeros.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio y escenario ambiental

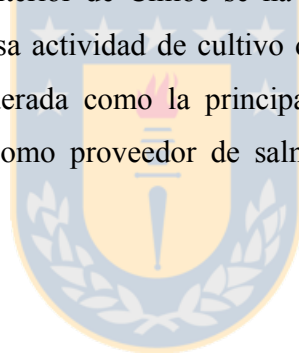
El sur de Chile (~41–55° S) se encuentra ubicado en el Océano Pacífico Sureste, y su accidentada línea de costa presenta una variedad de ambientes, tales como golfos, bahías, fiordos, canales, estrechos y estuarios. En la región norte (~41–43° S), se encuentra el Mar Interior de Chiloé (Fig. 4), presentando una extensión aproximada de 15800 km², compuesta principalmente por cuatro micro-cuencas (Fiordo Reloncaví, Seno Reloncaví, y Golfos Ancud y Corcovado) interconectadas por angostos pasajes entre islas que dan origen a constricciones batimétricas y umbrales. Las características geomorfológicas del Mar Interior de Chiloé fueron formadas como resultado de la erosiva actividad glacial y por el hundimiento tectónico de valles longitudinales (Borgel, 1970; Silva et al., 2009).

Dentro del Mar Interior de Chiloé, la constricción más importante es el Paso Desertores (5 km ancho, profundidad máxima 200 m) que actúa como barrera al flujo de agua entre los golfos Ancud y Corcovado. El intercambio de agua con el Océano Pacífico adyacente ocurre a través de Canal Chacao, hacia el norte de la Isla de Chiloé (4 km ancho, profundidad máxima 50 m), y a través del paso Boca del Guafo hacia el sur (66 km ancho, 150 m profundidad). Los primeros modelos de circulación general en aguas interiores, incluido el Mar Interior de Chiloé, incluyen el flujo de aguas estuarinas (AE) hacia el océano y la penetración de aguas oceánicas hacia el interior de los canales, tanto para la circulación vertical como horizontal (ver Sievers & Silva, 2008). De acuerdo a las características oceanográficas, Silva et al. (1998) separaron la circulación general horizontal en tres niveles que representan de manera simple la circulación neta o residual (ver Sievers & Silva, 2008, Fig. 2a). El primero corresponde a la capa superficial entre 0 y 20–30 m de profundidad, el segundo o intermedio entre 30 y 150 m, y el tercero desde 150 m hasta el fondo. El nivel superficial constituido de AE, que a medida que se aleja de las fuentes de agua dulce hacia el océano va aumentando su salinidad, fluye hacia fuera de los canales y golfos. El nivel intermedio compuesto por Agua Subantártica (ASAA) que ingresa al golfo Corcovado por la boca del Guafo, se bifurca en dos ramas fluyendo una hacia el norte hasta el Seno Reloncaví, y la otra hacia el sur. En el tercer nivel ingresa Agua Ecuatorial Subsuperficial (AESS), también por la Boca del Guafo, cuyo

desplazamiento hacia la región interior está limitado por la topografía submarina, llenando sólo las zonas profundas (> 150 m) del extremo sur del Golfo Corcovado (e.g., Sievers & Silva, 2008).

Esta región marina presenta un área relativamente somera (50–250 m profundidad), que recibe agua dulce desde fuertes precipitaciones (2000–5000 mm año⁻¹) y de la descarga de ríos del Estuario de Reloncaví y Canal Comau en invierno y principios de primavera (Dávila et al., 2002). En el área, los vientos son relativamente fuertes todo el año, presentando principalmente viento norte durante invierno, y sur en primavera (Strub et al., 1998) produciendo una columna de agua bien mezclada.

Las condiciones geográficas e hidrográficas naturales del Mar Interior de Chiloé, y del sur de Chile en general, siendo éstas, poseer áreas protegidas y aguas cristalinas no contaminadas y frías, han sido factores determinantes para el desarrollo de la actividad acuícola en Chile. En el Mar Interior de Chiloé se ha desarrollado desde comienzos de la década de los ochenta una intensa actividad de cultivo de salmónidos, mitílidos y pelillo, lo cual la ha llevado a ser considerada como la principal región acuicultora de Chile, y el segundo país a nivel mundial como proveedor de salmón cultivado (Buschmann & Fortt, 2005).



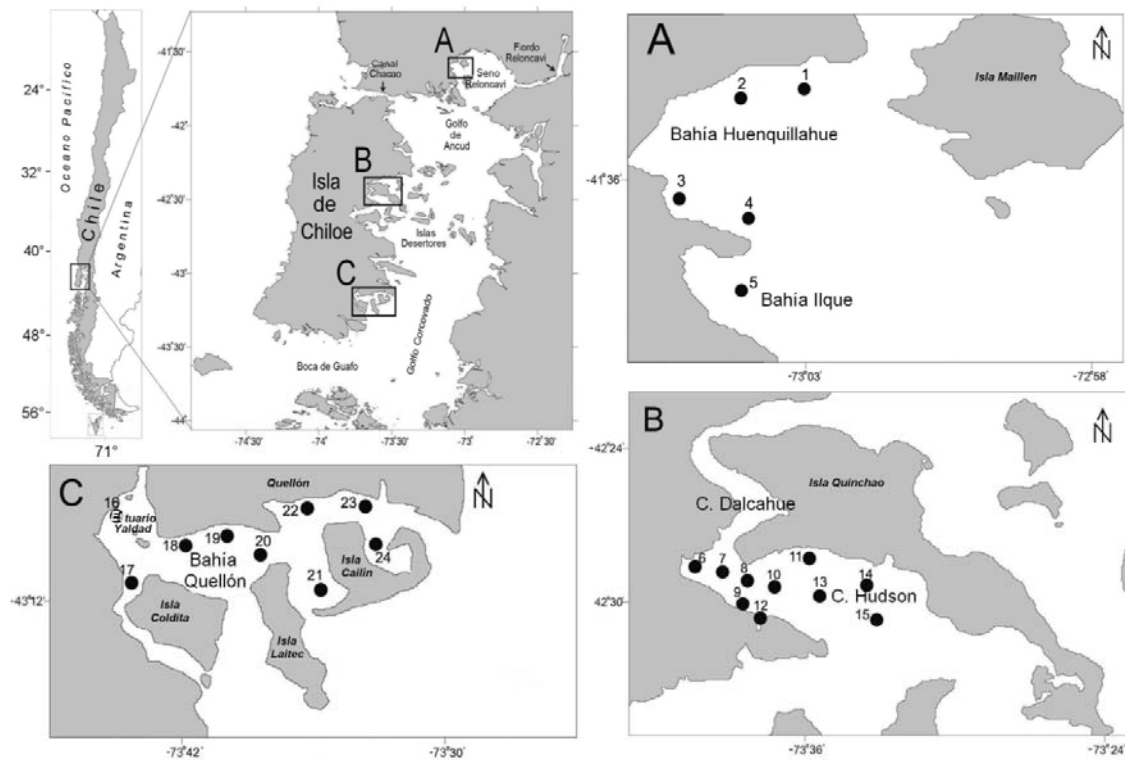


Figura 5. Sitios de muestreo en el Mar Interior de Chiloé, sur de Chile. A: Bahías Huenquillahue e Ilque, B: canales Dalcahue y Hudson, C: Bahía Quellón y alrededores.

En el Seno de Reloncaví, región norte del Mar Interior de Chiloé, se encuentran las bahías Huenquillahue e Ilque (BHI). Estas bahías se ubican al S-O de la ciudad de Puerto Montt, y presentan profundidades promedio de 50 m para Bahía Huenquillahue, y 25 m para Bahía Ilque. Ambas tienen una orientación E-O, abiertas hacia el este, con longitudes (N-S) aproximadas de 6 y 3 Km, y anchos (E-O) aproximados de 3 y 2 Km respectivamente. En la región centro, se encuentran los canales Dalcahue y Hudson (CDH), ubicados al NE de la ciudad de Castro en Isla de Chiloé. Estos canales tienen principalmente una orientación N-S, con zonas más angostas y someras (~15 m de profundidad promedio) al norte, y unas más anchas y profundas (~50 m de profundidad promedio) en el sur. La tercera área de estudio, ubicada al sur de la isla de Chiloé, es Bahía Quellón y sus alrededores (BQ), y es un área semiprotegida que presenta una profundidad promedio de 30 m. Esta bahía tiene una orientación E-O, abierta hacia el este, con una longitud (E-O) de ~6 Km y ~5 Km de ancho (N-S) en su boca. Su ancho disminuye hacia el oeste formando un somero y angosto canal

hacia el norte en su cabeza (Estero Yaldad), donde el pequeño río Yaldad (30 Km de largo) otorga la única fuente de agua dulce a la bahía (Cáceres et al., 2008). En Bahía Quellón se presenta una intensa actividad de cultivos de peces y mitílidos sobre todo en el área de Yaldad. Lo mismo ocurre en las dos áreas de estudio comentadas anteriormente.

2.2. Obtención de muestras

Veinticuatro testigos de sedimento imperturbados de 11–41 cm de largo fueron obtenidos desde BHI, CDH, y BQ (Fig.4). Los testigos fueron colectados mediante un muestreador de fondo KC haps (KC-Denmark) con un tubo de muestra de policarbonato (13.3 cm DI; área de muestreo 127 cm²) en marzo de 2009. Se obtuvieron 5 testigos desde BHI, 10 testigos desde CDH y 9 testigos desde BQ (Fig. 1, Tabla 1).



Tabla 1. Ubicación, profundidad de la columna de agua (Profundidad) y largo de testigos (Largo) en sitios de muestreo en el Mar Interior de Chiloé.

Sitio	Área	Latitud (S)	Longitud (O)	Profundidad (m)	Largo (cm)
1	BHI	41°34'	73°02'	65	40
2	BHI	41°34'	73°03'	100	20
3	BHI	41°36'	73°05'	64	11
4	BHI	41°36'	73°03'	46	40
5	BHI	41°37'	73°03'	47	13
6	CDH	42°28'	73°40'	4	16
7	CDH	42°28'	73°39'	21	21
8	CDH	42°28'	73°38''	17	19
9	CDH	42°29'	73°38'	19	13
10	CDH	42°29'	73°37'	20	15
11	CDH	42°28'	73°35'	22	30
12	CDH	42°30'	73°37'	4	36
13	CDH	42°29'	73°36'	56	29
14	CDH	42°29'	73°34'	83	36
15	CDH	42°30'	73°33'	77	40
16	BQ	43°07'	73°44'	20	29
17	BQ	43°11'	73°44'	16	28
18	BQ	43°08'	73°41'	10	14
19	BQ	43°08'	73°39'	31	17
20	BQ	43°09'	73°38'	62	41
21	BQ	43°11'	73°34'	42	13
22	BQ	43°07'	73°35'	18	19
23	BQ	43°07'	73°33'	67	19
24	BQ	43°09'	73°32'	34	39

2.3. Tratamiento de muestras

En cada sitio de muestreo, y sobre la embarcación, una vez colectados los testigos de sedimento, se procedió a seccionarlos en su totalidad cada 1 cm de profundidad, desde la superficie hasta el fondo, guardando las muestras en frío (4°C) y oscuridad hasta ser procesadas. Para la identificación y cuantificación de los quistes de resistencia, se procesó una cantidad conocida de sedimento siguiendo el método biológico de limpieza y concentración descrito por Matsuoka y Fukuyo (2000). El sedimento para trabajar fue diluido en agua de mar filtrada, y sonicado por 15 min usando un baño de ultrasonido (Misonix® 3510E-MT) con la finalidad de disgregar los quistes de las partículas de sedimento. Posteriormente se procedió a pasar la muestra por una serie de tamices filtrando a través de mallas nitex de 250 μm , 90 μm y 20 μm . La fracción retenida en la fracción 20–90 μm fue lavada en varias oportunidades con agua de mar filtrada y traspasada a una placa Petri donde se procedió a agitar cuidadosamente en forma circular con la finalidad que las partículas más pesadas se acumulen en el centro, y los quistes y las partículas más ligeras floten en el agua de mar circulante. Luego se vertió cuidadosamente el agua sobrenadante, con los quistes en suspensión, sobre un contenedor de vidrio graduado donde se anotó su volumen final. De este volumen, se extrajo una alícuota de 1 mL, la cual fue analizada utilizando una cámara de conteo Sedgewick-Rafter, bajo aumentos de 100x a 400x utilizando un microscopio óptico (ML) Carl Zeiss Axiostar plus (Göttingen, Germany), con contraste de fases y cámara digital para la obtención de microfotografías. Los resultados de los análisis de cuantificación se presentan en quistes mL^{-1} de sedimento húmedo (quistes mL^{-1} s.h.) correspondiendo a un promedio de tres conteos.

2.4. Identificación de quistes de dinoflagelados

La identificación de los quistes de resistencia de dinoflagelados actuales encontrados en muestras de sedimento del Mar Interior de Chiloé, fue basada en sus características morfológicas (e.g., tipo de pared, procesos, color) referidas en publicaciones especializadas (e.g., Wall & Dale, 1968; Wall et al., 1973; Bolch & Hallegraeff, 1990; Nehring, 1997; Matsuoka & Fukuyo, 2003; Orlova et al., 2004; Joyce, 2004; McMinn et al., 2010) usando nombres biológicos y paleontológicos para su designación. Adicionalmente, se confirmó la

identidad de los quistes dudosos, o totalmente desconocidos, mediante experimentos de cultivos monoclonales utilizando medio L1 sin presencia de silicatos, a temperatura de 15 °C, y ciclos de luz:oscuridad de 12:12 horas, con una intensidad de luz de 50 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El estado trófico de las células vegetativas germinadas fue establecido sólo cuando se permitió asociar el quiste de resistencia con la especie de dinoflagelado autótrofo o heterótrofo conocido.

2.4.1. Identificación de quistes mediante Microscopía Electrónica de Barrido (MEB)

Complementariamente a la identificación de quistes mediante características morfológicas y experimentos de cultivo, se utilizó microscopía de barrido (MEB) para la certera identificación de especies de interés. Los quistes de resistencia fueron tratados preliminarmente mediante ultrasonido para separarlos de material orgánico, posteriormente fueron aislados mediante micropipetas, para posteriormente ser fijados en agua de mar filtrada conteniendo 2.5% de glutaraldehído. Los quistes una vez fijados fueron colocados en filtros, deshidratados mediante una serie graduada de etanol (10–100%), secados con CO₂ en un secador de punto crítico, y metalizados con oro. Los análisis de las muestras se realizaron en un microscopio electrónico de barrido JEOL JEM 6830 LV. El procesamiento de las muestras y sus análisis fueron llevados a cabo en el Laboratorio de Microscopía de la Universidad de Concepción, Chile.

2.5. Determinación de materia orgánica total (MOT)

La determinación de MOT se realizó para los tres primeros centímetros de sedimento en cada estación. Para el análisis se pesaron 10 g de sedimento húmedo y se llevaron a peso constante en una estufa a 60°C. Luego, se pesaron de la muestra inicial 5 g, los cuales fueron utilizados para determinar el contenido de material orgánico (Hakanson & Jansson, 1983). Los resultados son expresados como porcentaje de MOT de cada sitio.

2.6. Determinación de sedimentos finos (limos y arcillas).

La determinación granulométrica de los sedimentos de las áreas de estudio se realizó mediante la técnica de tamizado de acuerdo a la escala Wentworth (Wentworth, 1922). Para este análisis se ocuparon los tres primeros centímetros superficiales de sedimento de cada estación. Inicialmente, la muestra húmeda se procedió a secar en una estufa a una temperatura de 60°C. Luego, la muestra ya seca se pesó y tamizó en un homogenizador CISA modelo RP.08, con conjunto de tamices con apertura de malla de 4000, 2000, 1000, 500, 250, 125 y 63 μm por un tiempo de 10 minutos, con la finalidad de separar la muestra por tamaño de grano. El material retenido en cada tamiz se pesó, y se calculó el contenido de tamaño de partícula correspondiente respecto al total de la muestra.

2.7. Datación de sedimentos mediante ^{210}Pb

La edad de depositación de los sedimentos en las tres áreas de estudio fue determinada mediante el método de datación de ^{210}Pb en cuatro testigos de sedimento (Sitio 4, Sitio 11, Sitio 20 y Sitio 24) de 30–40 cm de longitud. Para determinar la edad y las tasas de acumulación de los sedimentos, se midieron las actividades del ^{210}Pb en 12 muestras seleccionadas a lo largo de cada columna sedimentaria. Las actividades del ^{210}Pb se evaluaron principalmente por espectrometría alfa de su hija ^{210}Po usando ^{209}Po como trazador (Flynn 1968), suponiendo equilibrio secular entre ^{210}Pb y ^{210}Po . Se pesaron 0,5 gr de sedimento seco de cada estrato seleccionado y se llevaron a un recipiente de teflón para ser digeridos con una mezcla de HCL, HNO_3 , y HF con ^{209}Po . Las soluciones fueron auto-depositadas en discos de plata a 75 °C por 2.5 h en presencia de ácido ascórbico. Las actividades obtenidas fueron corregidas por el decaimiento de ^{210}Pb (vida media: 138 d) entre la depositación y el conteo. Las actividades del ^{210}Po fueron cuantificadas mediante un espectrómetro alfa Canberra Quad, modelo 7404, requiriendo 24–48 horas para obtener el conteo deseado. El conteo de las actividades fue realizado en el Laboratorio de Oceanografía Química de la Universidad de Concepción, Chile.

2.8. Análisis de datos

La distribución espacial (horizontal) de los ensambles de quistes de dinoflagelados, y particularmente de *A. catenella*, en las áreas de estudio fue determinado mediante promedios de abundancias obtenidos de la capa superior (11 cm) de cada testigo. Esta sección corresponde a la longitud mínima obtenida de los testigos. Diferencias en el tiempo entre ensambles de quistes de las áreas de estudio fueron probadas usando testigos de sedimento (Sitio 4, 11, 20 y 24) con longitudes de 30–40 cm. A partir de datos de abundancias de quistes registrados en cada profundidad, se realizaron análisis de correspondencia y conglomerados, utilizando en esta última, la distancia (50% distancia máxima) de Bray-Curtis. Para estos análisis se utilizaron las especies más abundantes de las tres áreas, construyendo una matriz con 31 tipos de quistes. Este conjunto de especies representaron el 98% del total de los quistes identificados. Los análisis se realizaron con el software InfoStat V.9.



3.- RESULTADOS

3.1. Capítulo 1

First record of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) resting cysts in coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé, Los Lagos Region, southern Chile (~41°–43°S)

Primer registro de quistes de resistencia de *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) en sedimentos costeros del Mar Interior de Chiloé, Región de Los Lagos, sur de Chile (~41°–43°S)

Pablo Salgado¹, Víctor A. Troncoso², Marina Montesor³, Marco Salamanca² & Carina B. Lange^{2,4}

(Artículo publicado en revista Gayana Botánica)

V.A.T. desarrolló el proyecto de investigación (FONDEF MR-0711010) que lleva a este estudio. V.A.T y P.S. colectaron las muestras de sedimento. P.S. realizó el análisis de las muestras y el aislamiento de los quistes. M.M. contribuyó a la identificación del quiste. V.A.T., M.S., M.M. y C.B.L. contribuyeron con ideas para el marco teórico del estudio. P.S. escribió el manuscrito. Todos los autores discutieron los resultados y comentaron el manuscrito.

RESUMEN

Quistes de resistencia del dinoflagelado potencialmente tóxico *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge son registrados por primera vez en sedimentos costeros del Mar Interior de Chiloé. Se entrega información de su abundancia, distribución, descripción y fotomicrografías de la especie. Se confirma la presencia de *L. polyedrum* en aguas costeras del sur de Chile.

First record of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) resting cysts in coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé, Los Lagos Region, southern Chile (~41°-43°S)

Primer registro de quistes de resistencia de *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) en sedimentos costeros del Mar Interior de Chiloé, Región de Los Lagos, sur de Chile (~41°-43°S)

PABLO SALGADO¹, VÍCTOR A. TRONCOSO², MARINA MONTRESOR³, MARCO SALAMANCA² & CARINA B. LANGE^{2,4}

¹Programa de Postgrado en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile / Instituto de Fomento Pesquero - IFOP, Enrique Abello 0552, Casilla 101, Punta Arenas, Chile.

²Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

³Stazione Zoologica Anton Dohrn, Villa Comunale, 80121, Nápoles, Italia.

⁴Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (FONDAP-COPAS), Programa COPAS Sur-Austral, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.

pablo.salgado@ifop.cl

RESUMEN

Quistes de resistencia del dinoflagelado potencialmente tóxico *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge son registrados por primera vez en sedimentos costeros del Mar Interior de Chiloé. Se entrega información de abundancia, distribución, descripción y fotomicrografías de la especie. Se confirma la presencia de *L. polyedrum* en aguas costeras del sur de Chile.

Lingulodinium polyedrum (Syn. *Gonyaulax polyedra* Stein) is a dinoflagellate that has been associated with the production of yessotoxins (YTXs) (Yasumoto & Takizawa 1997), red tide and resting cysts during its life cycle (Lewis & Hallett 1997). Worldwide the YTXs producers have been identified as *Protoceratium reticulatum* (Claparède et Lachmann) Bütschli, *L. polyedrum* and *Gonyaulax spinifera* Dodge (Paz *et al.* 2004, Rhodes *et al.* 2006). In southern Chile, Yasumoto & Takizawa (1997) confirmed the presence of YTXs in shellfish, being the main suspicious species to date, *P. reticulatum*, which has been recorded regularly in vegetative (Guzmán *et al.* 2010) and cyst (Alves-de-Souza *et al.* 2009) stages. Unlike *L. polyedrum* has been cited only in a publication (see Avaria 1992) and *G. spinifera* seen only sporadically (Guzmán *et al.* 2010), currently both species are absent in studies of cysts in coastal sediments.

The first record of *L. polyedrum* resting cysts in coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé (ISoCh) between ~41° and 43°S (Fig. 1) is presented.

The ISoCh is composed of four micro-basins (Reloncaví Fjord, Reloncaví Sound, and Ancud and Corcovado Gulfs), interconnected by narrow passages between islands giving origin to bathymetric constrictions and sills. Within the ISoCh, the most important constriction is the Desertores

Passage (5 km wide, maximum depth 200 m). The water exchange with the adjacent Pacific Ocean occurs through the Chacao Channel, to the north of Chiloé Island (4 km, maximum depth 50 m), and through the Boca del Guafo Passage to the south (66 km, 150 m depth). In the ISoCh the surface water mass (between 0 and 20-30 m depth; Estuarine Water) moves out from fresh water sources and approaches the ocean, while deep water mass (30-150 m depth; Subantarctic Water) that enter through the Boca del Guafo Passage splits into two branches: one flowing north as far as Seno Reloncaví and the other flowing south. Finally, the most deep water mass (from 150 m to the bottom; Equatorial Subsurface Water) also come through Boca del Guafo and its displacement to the interior region is limited by the submarine topography, occupies only the deep areas (> 150 m) (e.g. Sievers & Silva 2008, Silva *et al.* 2009).

Undisturbed sediment samples were collected using a KC haps bottom corer in March 2009. The samples were stored in the dark at 4°C until further analysis. For cysts identification and enumeration, sample preparation involved sonication, wet sieving (120 µm onto a 20µm) following the biological method for cysts cleaning and concentrating (Matsuoka & Fukuyo 2000). The cysts were counted in a Sedgewick-Rafter chamber using an optical microscope

(LM) equipped with a digital camera. Further analysis included scanning electron microscopy (SEM), for which the cysts were fixed (2.5% glutaraldehyde), dehydrated, critical point-dried, sputter-coated with gold and examined with a JEOL JEM 6830 LV scanning electron microscope. Cysts identification was based on its characteristic morphology referring to the specialized publications that describe the species (e.g. Kokinos & Anderson 1995, Lewis & Hallett 1997). The results presented here correspond to the integrated analysis of the upper five centimeters of the sedimentary cores collected.

Analysis of sediment samples recorded *L. polyedrum* resting cysts (Figs. 2-4) from Huenquillahue and Ilque Bays (HIBs), Dalcahue and Hudson Channels (DHCs), and Quellón Bay (QB). Cysts were spherical in shape (32-36 µm in diameter excluding processes), transparent, with a double-layered wall. The cyst wall had a granulose surface ornamented with numerous thick hollow processes variable in length (6-12 µm) that tapered distally to a point (Fig. 3). The tips of processes had small granules (Fig. 4). The living

cysts had a prominent red accumulation body (Fig. 2).

The horizontal distribution and concentrations of *L. polyedrum* resting cysts in HIBs, DHCs and QB, is shown in Figs 1B, C, D, respectively. Relatively higher densities were observed in QB and lower ones in HIBs. Cysts concentration ranged from not detected (ND) to 7 cysts ml⁻¹ wet sediment in HIBs, ND to 14 in DHCs, and ND to 15 in QB.

Overall, cysts were commonly recorded in 12 out of 24 sampling sites covering the northern, central and southern areas of the ISoCh. The occurrence and densities of cysts decreased from south to north, with the highest densities in the southern area (QB) and minimal densities in the northern bays (HIBs). This S-N pattern may be related to transport by local current and topographic barriers such as the Desertores Passage, which may have acted as a natural barrier restricting the transport of cysts to the north. Thus, according to our results on the distribution of resting cysts, localized areas such as the coastal fringe of QB can be defined as cysts accumulation area.

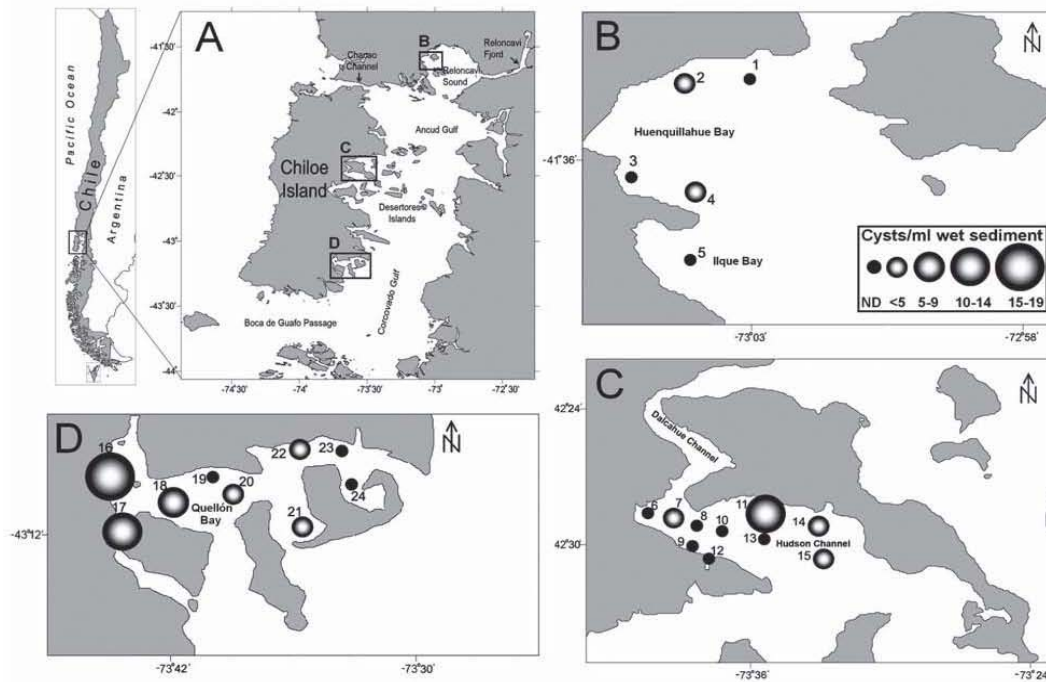
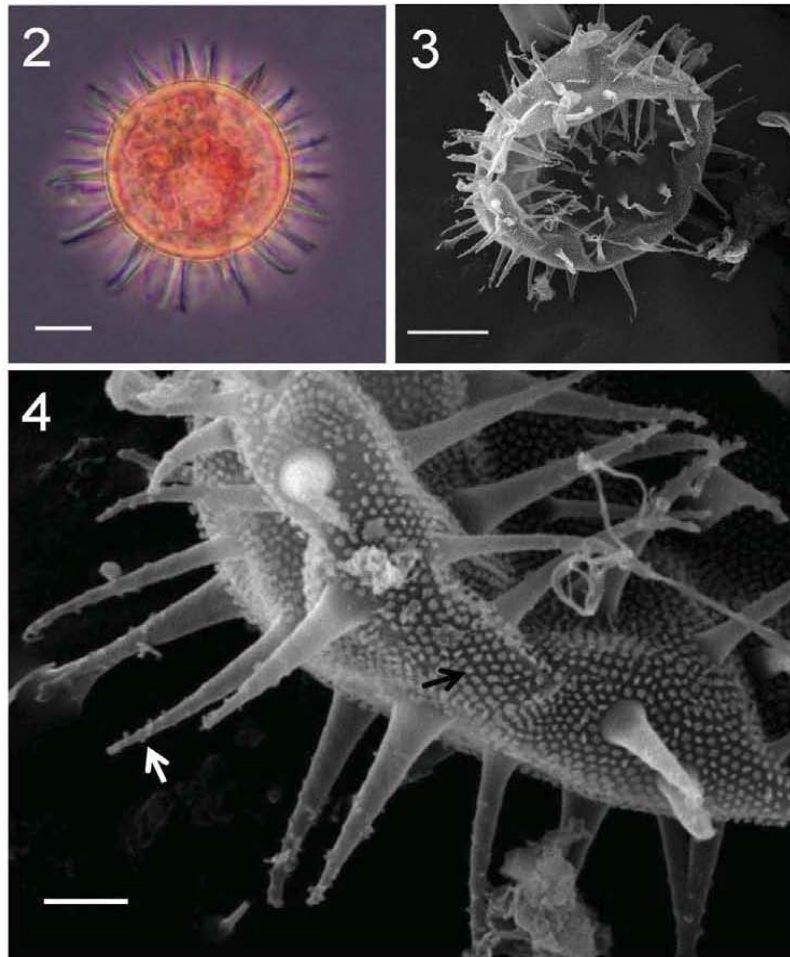


FIGURE 1. Distribution and abundance of *L. polyedrum* resting cysts in coastal sediments from Los Lagos Region, southern Chile. A: Map of the sampling area. B: Huenquillahue and Ilque Bays (HIBs). C: Dalcahue and Hudson Channels (DHCs). D: Quellón Bay (QB). Numbers on dots refer to coring sites (total of 24).

FIGURA 1. Distribución y abundancia de quistes de resistencia de *L. polyedrum* en sedimentos costeros de la Región de Los Lagos, sur de Chile. A: Mapa del área de muestreo. B: Bahías Huenquillahue e Ilque (HIBs), C: Canales Dalcahue and Hudson (DHCs), D: Bahía Quellón (QB). Los números en puntos se refieren a sitios muestreados (un total de 24).



FIGURES 2-4. *Lingulodinium polyedrum* resting cysts from Quellón Bay. (2) LM. Living cyst showing a double-layered wall. (3) SEM. Collapsed cyst with numerous processes. (4) SEM. Detailed tips of processes with small granules (white arrow), and granulate surface of cyst body (black arrow). Scale bars: Figures 2 and 3, 10 μ m; Figure 4, 2 μ m.

FIGURAS 2-4. Quistes de resistencia de *L. polyedrum* desde Bahía Quellón. (2) ML. Quiste viable mostrando pared de doble capa. (3) MEB. Quiste colapsado con numerosos procesos. (4) MEB. Detalle de puntas de procesos con pequeños gránulos (flecha blanca), y superficie granulada del cuerpo del quiste (flecha negra). Barra de escala: Figuras 2 y 3, 10 μ m; Figura 4, 2 μ m.

Since dinoflagellate cysts are formed by plankton stages, the finding of *L. polyedrum* resting cyst in sediments supports the presence of vegetative cells of this potentially YTXs producer species in the water column of the southern Chilean coast. The absence of records of this species in studies and phytoplankton monitoring programs for nearly two decades in Los Lagos Region could be due to several reasons; i.e., it could have been overlooked or incorrectly identified, or seawater samples may have been collected at

shallower depths than appropriate, as it is well known that *L. polyedrum* may migrate deep in the water column (Lewis & Hallett 1997).

Knowing the abundance and distribution of *L. polyedrum* resting cysts in sediments of the ISoCh, in addition to its toxin profile, is essential for understanding the ecology and predicting the dynamics of future blooms that could impact human health and economy of the region.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by project FONDEF MR0711010 (V.A.T).

REFERENCES

- ALVES-DE-SOUZA, C., D. VARELA, F. NAVARRETE, P. FERNÁNDEZ & P. LEAL. 2009. Distribution, abundance and diversity of modern dinoflagellate cyst assemblages from southern Chile (43-54° S). *Botanica Marina* 51: 399-410.
- AVARIA, S. 1992. Marea Roja: Perspectiva Científica. *Revista de Sanidad de la Defensa Nacional*. 9: 92-99
- GUZMÁN, L., G. VIDAL, X. VIVANCO, V. ARENAS, L. IRIARTE, S. MERCADO, C. ALARCÓN, H. PACHECO, M. PALMA, C. ESPINOZA, P. MEJAS, E. FERNÁNDEZ-NIÑO, J. MONSALVE, V. HINOJOSA & C. ZAMORA. 2010. Manejo y monitoreo de las mareas rojas en las regiones de Los Lagos, Aysén y Magallanes. Informe Final, III etapa, 238 pp. + Figuras + Tablas + Anexos. Ministerio de Economía. Subsecretaría de Pesca. Instituto de Fomento Pesquero.
- KOKINOS, J. & D. ANDERSON. 1995. Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* (= *L. machaerophorum*). *Palynology* 19: 143-146.
- LEWIS, J. & R. HALLETT. 1997. *Lingulodinium polyedrum* (*Gonyaulax polyedra*) a blooming dinoflagellate. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 35: 97-161.
- MATSUOKA, K. & Y. FUKUYO. 2000. Technical Guide for Modern Dinoflagellate Cyst Study. HAB/WESTPAC/IOC, Japan. 77 pp.
- PAZ, B., P. RIOBÓ, M. FERNÁNDEZ, S. FRAGA & J. FRANCO. 2004. Production and release of yessotoxins by the dinoflagellates *Protoceratium reticulatum* and *Lingulodinium polyedrum* in culture. *Toxicon* 44: 251-258.
- RHODES, L., P. McNABB, M. DE SALAS, L. BRIGGS, V. BEUZENBERG & M. GLADSTONE. 2006. Yessotoxin production by *Gonyaulax spinifera*. *Harmful Algae* 5:148-155.
- SIEVERS, H. & N. SILVA. 2008. Waters masses and circulation in austral Chilean channels and fjords. In: N. Silva & S. Palma (eds.), *Progress in the Oceanographic Knowledge of Chilean Inner Waters, from Puerto Montt to Cape Horn*, pp. 53-58. Comité Oceanográfico Nacional – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- SILVA, N., J. HARO & R. PREGO. 2009. Metals background and enrichment in the Chiloé Interior Sea sediments there any segregation between fjords, channels and sounds? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 469-476.
- YASUMOTO, T. & A. TAKIZAWA. 1997. Fluorometric measurement of yessotoxins in shellfish by high-pressure liquid chromatography. *Bioscience, Biotechnology, Biochemistry* 61: 1775-1777.

Recibido: 27.10.10
Aceptado: 30.12.10

3.2. Capítulo 2

Distribución espacio-temporal de ensambles de quistes de dinoflagelados en sedimentos costeros recientes del Mar Interior de Chiloé, sur de Chile (~41–43° S)

Spatial and temporal distribution of dinoflagellate cyst assemblages in recent coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé, southern Chile (~41–43° S)

Pablo Salgado, Víctor A. Troncoso, Marco Salamanca, Carina B. Lange, Marina Montresor, Katia Sáez C. & Leonardo Guzmán

Manuscrito para ser sometido en la revista *Gayana Botánica*

V.A.T. desarrolló el proyecto de investigación (FONDEF MR-07I1010) que lleva a este estudio. V.A.T y P.S. colectaron las muestras de sedimento. P.S. realizó el análisis de las muestras y el aislamiento de los quistes. M.S. realizó el análisis de ^{210}Pb y construyó el modelo de edad-profundidad. M.M. contribuyó a la identificación de los quistes. V.A.T., M.S., M.M. C.B.L., y L.G. contribuyeron con ideas para el marco teórico del estudio. K.S. realizó el análisis estadístico del estudio. P.S. escribió el manuscrito. Todos los autores discutieron los resultados y comentaron el manuscrito.

Resumen

Este estudio sobre ensambles de quistes de dinoflagelados fue llevado a cabo en tres áreas costeras semi cerradas representativas del Mar Interior de Chiloé (MICH) sujetas a alto impacto humano, bahías Huenquillahue e Ilque (BHI), canales Dalcahue y Hudson (CDH) y Bahía Quellón y alrededores (BQ). Testigos de sedimento fueron obtenidos desde 5 estaciones en BHI, 10 estaciones en CDH y 9 estaciones en BQ, en marzo de 2009. De los 49 morfotipos encontrados en los sedimentos de las tres áreas, 24 fueron identificados a nivel de especie, representando 10 géneros. Entre ellos hubo 25 especies heterótrofas, 9 especies autótrofas y 15

especies no identificadas taxonómicamente. Se presentan morfotipos que no han sido previamente descritos en literatura.

Fueron detectados quistes del dinoflagelado tóxico *Alexandrium catenella* y de los potencialmente tóxicos para el sur de Chile *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum*. Los ensambles de quistes fueron dominados por especies heterótrofas, siendo *Protoperidinium minutum* y *P. conicum* los más frecuentes y abundantes en las tres áreas. Se destaca la presencia de *Gonyaulax cf. spinifera* y *P. reticulatum* en BHI, registrando para ambos en el sur de Chile, las más alta abundancias (9320 y 485 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo) de quistes y de especie respectivamente. Igualmente, *A. catenella* registró en BQ las más alta abundancias (302 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo) para el sur de Chile. La abundancia de quistes totales varió sustancialmente entre las áreas y dentro de cada área, siendo más alevada en sitios con mayor contenido de limo y arcilla. La diversidad de morfotipos decreció de sur (BQ) a norte (BHI), planteando que Islas Desertores actuarían como barrera natural al transporte de sedimentos finos (con quistes). Se presenta además un grupo particular de especies que han acompañado temporalmente a *A. catenella* en BQ. Basados en las tasas de sedimentación de las áreas de estudio (BHI, sitio 4 = ~0,25 cm año⁻¹; CDH, sitio 11 = ~0,24 cm año⁻¹, BQ, sitio 20 = ~0,49 cm año⁻¹ y sitio 24 = ~0,5 cm año⁻¹), podemos concluir que los quistes de *A. catenella* se encuentran presentes constantemente en sedimentos de BQ desde ca.1929 con abundancias variables, descartando así la teoría de una expansión geográfica de la especie desde sur (regiones de Aysén y Magallanes) a norte por causas naturales (corrientes), y/o antropogénicas (transplante de mariscos o *wellboats*). De acuerdo a nuestros resultados de distribución espacial y temporal de quistes de dinoflagelados, consideramos la franja costera de Bahía Quellón y sus alrededores, como una zona de retención de partículas finas, entre ellas los quistes, siendo un área de potenciales eventos de floraciones tóxicas debido a la presencia de quistes de *A. catenella*, *P. reticulatum* y *L. polyedrum*.

Palabras clave: dinoflagelados, quistes, sedimento, Mar Interior de Chiloé, *Alexandrium catenella*

1 DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE ENSAMBLES DE QUISTES DE
2 DINOFLAGELADOS EN SEDIMENTOS COSTEROS RECIENTES DEL MAR INTERIOR
3 DE CHILOÉ, SUR DE CHILE (~41–43° S)

4

5 SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF DINOFLAGELLATE CYST
6 ASSEMBLAGES IN RECENT COASTAL SEDIMENTS FROM THE INNER SEA OF
7 CHILOÉ, SOUTHERN CHILE (~41–43° S)

8

9 Pablo Salgado^{1*}, Víctor A. Troncoso², Marco Salamanca², Carina B. Lange^{2,3}, Marina
10 Montresor⁴, Katia Sáez C.⁵ & Leonardo Guzmán⁶

11

12 ¹Programa de Postgrado en Oceanografía, Departamento de Oceanografía, Universidad de
13 Concepción, Casilla 160–C, Concepción, Chile / Instituto de Fomento Pesquero – IFOP,
14 Enrique Abello 0552, Casilla 101, Punta Arenas, Chile.

15 ²Departamento de Oceanografía, Universidad de Concepción, Casilla 160–C, Concepción,
16 Chile.

17 ³Centro de Investigación Oceanográfica en el Pacífico Sur-Oriental (FONDAP–COPAS),
18 Programa COPAS Sur–Austral, Universidad de Concepción, Casilla 160–C, Concepción, Chile

19 ⁴ Stazione Zoologica Anton Dohrn, Villa Comunale, 80121, Nápoles, Italia

20 ⁵Departamento de Estadística, Universidad de Concepción, Casilla 160–C, Correo 3,
21 Concepción, Chile.

22 ⁶Instituto de Fomento Pesquero – IFOP, Balmaceda 252, Puerto Montt, Chile.

23

24 *Autor correspondiente: pablo.salgado@ifop.cl

25

26 RESUMEN

27

28 Este estudio sobre ensamblajes de quistes de dinoflagelados fue llevado a cabo en tres
29 áreas costeras semi cerradas representativas del Mar Interior de Chiloé (MICH) sujetas a alto
30 impacto humano, bahías Huenquillahue e Ilque (BHI), canales Dalcahue y Hudson (CDH) y
31 Bahía Quellón y alrededores (BQ). Se obtuvieron testigos de sedimento desde 5 estaciones en
32 BHI, 10 estaciones en CDH y 9 estaciones en BQ en marzo de 2009. De los 49 morfotipos
33 encontrados en los sedimentos de las tres áreas, 24 fueron identificados a nivel de especie,
34 representando 10 géneros. Entre ellos hubo 25 especies heterótrofas, 9 especies autótrofas y 15
35 especies no identificadas taxonómicamente. Se presentan morfotipos que no han sido
36 previamente descritos en literatura.

37 Se detectaron quistes del dinoflagelado tóxico *Alexandrium catenella* y de los
38 potencialmente tóxicos para el sur de Chile *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium*
39 *polyedrum*. Los ensamblajes de quistes fueron dominados por especies heterótrofas, siendo
40 *Protoperidinium minutum* y *Protoperidinium conicum* los más frecuentes y abundantes en las
41 tres áreas. Se destaca la presencia de *Gonyaulax* cf. *spinifera* y *Protoceratium reticulatum* en
42 BHI, registrando para ambos en el sur de Chile, las más altas abundancias (9320 y 485 quistes
43 mL⁻¹ sedimento húmedo) de quistes y de especies respectivamente. Igualmente, *A. catenella*
44 registró en BQ la más alta abundancia (302 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo) para el sur de
45 Chile. La abundancia de quistes totales varió sustancialmente entre las áreas y dentro de cada
46 área, siendo más elevada en sitios con mayor contenido de limo y arcilla. La diversidad de
47 morfotipos decreció de sur (BQ) a norte (BHI), planteando que Islas Desertores actuarían
48 como barrera natural al transporte de partículas en suspensión (e.g., quistes). Se presenta
49 además un grupo particular de especies que han acompañado temporalmente a *A. catenella* en
50 BQ. Basados en las tasas de sedimentación de las áreas de estudio (BHI, sitio 4 = ~0,25 cm
51 año⁻¹; CDH, sitio 11 = ~0,24 cm año⁻¹, BQ, sitio 20 = ~0,49 cm año⁻¹ y sitio 24 = ~0,5 cm año⁻¹), se puede concluir que los quistes de *A. catenella* se encuentran presentes constantemente en
52 sedimentos de BQ desde ca. 1929 con abundancias variables, descartando así la teoría de una
53 expansión geográfica de la especie desde sur (regiones de Aysén y Magallanes) a norte por
54 causas naturales (corrientes), y/o antropogénicas (fomites para acuicultura, transplante de
55 mariscos o *wellboats*). De acuerdo a nuestros resultados de distribución espacial y temporal de
56

57 quistes de dinoflagelados, se considera la franja costera de Bahía Quellón y sus alrededores,
58 como una zona de retención de partículas finas, entre ellas los quistes, siendo un área de
59 potenciales eventos de floraciones tóxicas debido a la presencia de quistes de *A. catenella*, *P.*
60 *reticulatum* y *L. polyedrum*.
61
62 Palabras clave: dinoflagelados, quiste de resistencia, sedimento, Mar Interior de Chiloé,
63 *Alexandrium catenella*



64 ABSTRACT

65

66 This study reports on dinoflagellate cyst assemblages from three semi-enclosed coastal
67 areas representative of the Inner Sea of Chiloé (MICH) subject to high human impact, Ilque
68 and Huenquillahue bays (BHI), Hudson and Dalcahue channels (CDH), and Quellón Bay and
69 surrounding area (BQ). Sediment cores were collected at five stations in BHI, ten stations in
70 CDH and nine stations in BQ, in March 2009. Of the 49 morphotypes found in the sediments
71 collected in the three areas, 24 were identified at the species level, representing 10 genera.
72 Among them were 25 heterotrophs, 9 autotrophs, and 15 taxonomically unidentified species.
73 Morphotypes that have not been previously described in the literature are presented.

74 Cysts of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*, and the potentially toxic for
75 southern Chile *Protoceratium reticulatum* and *Lingulodinium polyedrum* were detected. In
76 general, the cyst assemblages were dominated by heterotrophs, being *Protoperidinium*
77 *minutum* and *Protoperidinium conicum* the most abundant and common at the three areas.
78 This study highlights the presence of *Gonyaulax* cf. *spinifera* and *Protoceratium reticulatum*
79 in BHI, recording for both in southern Chile, the highest cysts and species abundances (9320
80 and 485 cysts mL⁻¹ wet sediment) respectively. Similarly, *A. catenella* recorded at BQ yielded
81 the highest abundance (302 cysts mL⁻¹ wet sediment) in southern Chile. Total cyst abundances
82 varied substantially between and within areas, being higher at sites with higher silt and clay
83 content. The diversity of morphotypes decreased from south (BQ) to north (BHI), suggesting
84 that Desertores Island act as a natural barrier to the transport of fine particles (e.g., cysts).
85 Based on estimated sedimentation rates of sediment cores in the study areas (BHI, site 4 = ~
86 0.25 cm yr⁻¹; CDH, site 11 = ~ 0.24 cm yr⁻¹; BQ, site 20 = ~ 0.49 cm yr⁻¹, and site 24 = ~ 0.5
87 cm yr⁻¹), we conclude that *A. catenella* cysts has been constantly present in BQ sediments with
88 variable abundances since ca.1929, thus we rule out the theory on a geographic expansion
89 from the south (Aysen and Magallanes regions) to north due to natural (currents) and/or
90 anthropogenic (fomites for aquaculture, wellboats or seafood transplant) causes. According to
91 our results on the spatial and temporal distribution of dinoflagellate resting cysts, we consider
92 the Quellón Bay and surroundings coastline as a retention area of fine particles, including
93 cysts, being a potential area of toxic bloom events due to the presence of *A. catenella*, *P.*
94 *reticulatum* y *L. polyedrum* cysts.

95

96 Key words: dinoflagellate, resting cyst, sediment, Inner Sea of Chiloé, *Alexandrium catenella*.



97 INTRODUCCIÓN

98

99 Los dinoflagelados son unos de los principales grupos del fitoplancton en ecosistemas
100 marinos, y un importante grupo de microalgas que pueden causar floraciones algales nocivas
101 (FANs) y contaminar mariscos con toxinas en áreas costeras. De las aproximadamente 60–80
102 especies del fitoplancton que producen FANs, los dinoflagelados representan el 75% (45–60
103 taxa) de ellas, destacándose como un grupo particularmente nocivo (Smayda 1997). Durante
104 las últimas décadas a nivel global, eventos FANs de este grupo han incrementado su
105 distribución geográfica, frecuencia e intensidad, afectando negativamente los ecosistemas
106 acuáticos e intereses de la sociedad, tales como la pesca, acuicultura, salud humana, y turismo,
107 y de la cual Chile no ha permanecido ajeno (ver Guzmán *et al.* 2002, Suarez *et al.* 2002).
108 Posibles explicaciones para el aumento de estos eventos a nivel mundial incluyen, un mayor
109 número de monitoreos y conocimiento del tema, aumento en la eutrofización costera
110 (Anderson *et al.* 2002), transporte natural producido por corrientes (Franks & Anderson, 1992,
111 Vila *et al.* 2001), dispersión asistida por humanos (e.g. Lilly *et al.* 2002) y fenómenos
112 climáticos oceanográficos de gran cobertura espacial (Guzmán *et al.* 2010). Sin embargo, uno
113 de los factores más importantes es sin duda, la formación de una célula de resistencia no móvil
114 durante su ciclo de vida, la cual les permite alternar entre hábitats planctónico y bentónico
115 enfrentando condiciones adversas (Anderson 1998).

116 Muchos dinoflagelados presentan un ciclo de vida heteromórfico compuesto de una
117 fase vegetativa asexual, con reproducción por fisión binaria, y una fase sexual que involucra la
118 reproducción mediante fusión de gametos, generando así, un hypnocigoto o quiste de
119 resistencia bentónico (Turpin *et al.* 1978, Pfiester & Anderson 1987, Kremp & Heiskanen
120 1999). La sexualidad en estos organismos está principalmente vinculada a la influencia de
121 factores ambientales, tales como variaciones en nutrientes, temperatura y salinidad (Anderson
122 1998, Ellegaard *et al.* 1998, Sgrosso *et al.* 2001), siendo regulada por condiciones exógenas y
123 endógenas (Adachi *et al.* 1999, Kremp & Heiskanen 1999, Uchida 2001). Se sabe además que
124 las células vegetativas de algunos dinoflagelados pueden formar quistes pellicle sexual y
125 asexual durante su ciclo (Garcés *et al.* 2002, Figueroa & Bravo 2005, Bravo *et al.* 2010). Entre
126 las aproximadamente 2000 especies de dinoflagelados existentes actualmente, más de 200 son
127 conocidas por producir quistes de resistencia (Dale 1983). Sin embargo, se espera que este

128 número aumente aún más, debido a que muchos tipos de quistes ya descritos en la literatura
129 aún no han sido relacionados con sus respectivas fases vegetativas y numerosos más siguen
130 descubriéndose periódicamente.

131 Los roles ecológicos que se le han atribuido a los quistes de resistencia han sido muy
132 variados: producir dispersión de la especie (Hallegraeff 1993), dar inicio y término a
133 floraciones (Anderson *et al.* 1995, Ishikawa & Taniguchi 1996, Wang *et al.* 2007),
134 proporcionar sobrevivencia bajo condiciones adversas (Dale 1983, Nehring 1993), y producir
135 recombinación genética mediante la fusión de gametos (Anderson *et al.* 1995). Por lo tanto,
136 dada la relevancia ambiental que cumplen este tipo de células, información sobre la correcta
137 identificación, distribución y abundancias de quistes en los sedimentos en áreas de interés es
138 esencial para impulsar modelos de predicción (McGillicuddy *et al.* 2005, Stock *et al.* 2005) y
139 entender la ecología y la dinámica de floraciones de muchas especies, en especial las nocivas.
140 Adicionalmente, los quistes pueden dar alerta temprana ante la presencia de especies tóxicas,
141 revelar especies no observadas en el plancton, de vida corta, frágiles, o difícil de identificar
142 (Hesse *et al.* 1996), quedando de manifiesto esto último, debido a que en ciertos géneros (e.g.
143 *Scrippsiella*) las diferencias morfológicas entre especies son más obvias a nivel de quiste que
144 en estados vegetativos (Lewis 1991).

145 Los quistes una vez formados en la columna de agua, caen y sedimentan
146 preferentemente en sectores semiprotegidos caracterizados por presentar bajas forzantes
147 hidrodinámicas. En los sedimentos, pueden permanecer viables durante varias décadas bajo
148 extremas condiciones de anoxia, bajas temperaturas y oscuridad (Anderson *et al.* 1987, Lewis
149 *et al.* 1999, Dale 2001, McQuoid *et al.* 2002, Ribeiro *et al.* 2011). Esto, debido a que la pared
150 celular está compuesta de dinosporina, un complejo biomacromolecular altamente resistente a
151 procesos diagenéticos y biológicos (Kokinos *et al.* 1998, Dale 2001, Tsujino *et al.* 2002,
152 Tsujino & Uchida 2004), sumado además, a que la actividad metabólica es drásticamente
153 reducida, la actividad fotosintética inhibida y la tasa de respiración disminuida (Binder &
154 Anderson 1990). Consecuentemente, este conjunto de características le otorgan a los quistes el
155 potencial para poder registrar el pasado, convirtiéndolos en una valiosa herramienta para la
156 reconstrucción paleoambiental (Edwards 1992, Dale 1996).

157 La distribución de quistes de resistencia en los sedimentos representa el registro
158 integrado de poblaciones planctónicas en tiempo y espacio, proporcionando además,

159 información biogeográfica en escalas que no son logradas por estudios convencionales de
160 plancton (Dale 1983).

161 Nuestra investigación presenta la primera distribución espacio-temporal de ensambles
162 de quistes de dinoflagelados registrados en testigos de sedimentos obtenidos en la costa
163 occidental del MICH ($\sim 41\text{--}43^\circ \text{S}$), con la finalidad de observar eventos de floraciones algales
164 nocivos ocurridos en el pasado cercano y predecir posibles eventos en un futuro en una de las
165 zonas comerciales más productivas de Chile en el ámbito de cultivo de salmónidos,
166 desembarcos de mariscos y turismo.



167 MATERIALES Y METODOS

168

169 *Área de estudio y escenario ambiental*

170

171 El MICH (41–43° S) esta compuesto por cuatro micro-cuencas (Fiordo Reloncaví, Seno
172 Reloncaví, y Golfos Ancud y Corcovado), interconectadas por angostos pasajes entre islas
173 que dan origen a constricciones batimétricas y umbrales (Fig. 1). Dentro del MICH, la
174 constricción más importante es el Paso Desertores (5 km ancho, profundidad máxima 200 m)
175 que actúa como barrera al flujo de agua entre los Golfos Ancud y Corcovado. El intercambio
176 de agua con el Océano Pacífico adyacente ocurre a través de Canal Chacao, hacia el norte de
177 la Isla de Chiloé (4 km ancho, profundidad máxima 50 m), y a través del paso Boca del Guafo
178 hacia el sur (66 km ancho, 150 m profundidad) (e.g. Sievers & Silva 2008, Silva *et al.* 2009).

179 De acuerdo a Silva *et al.* 1995, los mares interiores del sur de Chile (~41–56° S),
180 incluido el MICH, presentan una variedad de sistemas de canales y fiordos que están
181 caracterizados por una circulación estuarina que está determinada por un flujo de salida de
182 agua dulce superficial (agua estuarina, AE), por sobre un flujo de entrada de agua oceánica.
183 Esta característica es potenciada debido a que el MICH recibe agua dulce desde fuertes
184 precipitaciones (2000–5000 mm año⁻¹) y de la descarga de ríos del Estuario de Reloncaví y
185 Canal Comau en invierno y principios de primavera (Dávila *et al.* 2002). En el área, los
186 vientos son relativamente fuertes todo el año, presentando principalmente viento norte durante
187 invierno y sur en primavera produciendo una columna de agua bien mezclada (Strub *et al.*
188 1998) y un corto período de estratificación durante los meses de verano (Enero-Marzo) (Iriarte
189 & González 2008). Menor radiación solar y temperatura del aire se encuentran durante
190 invierno, aumentando ambas variables a finales de primavera y verano (Iriarte *et al.* 2005).

191 Las condiciones geográficas naturales, aguas cristalinas no contaminadas y frías, han
192 sido factores determinantes para el desarrollo de la actividad acuicultora del sur de Chile. En
193 el MICH se ha desarrollado desde comienzos de la década de los ochenta una intensa actividad
194 de cultivo de salmónidos, mitílidos y pelillo, lo cual la ha llevado a ser considerada como la
195 principal región acuicultora de Chile, y el segundo país a nivel mundial como proveedor de
196 salmón cultivado (Buschmann & Fortt 2005).

197

198 *Muestreo y tratamiento de sedimentos*

199

200 Veinticuatro testigos de sedimento imperturbados de 11–41 cm de largo fueron
201 obtenidos en tres zonas costeras representativas del MICH (Fig.1) usando un muestreador de
202 fondo KC haps (KC-Denmark) con tubo de muestra de policarbonato (13.3 cm DI; área de
203 muestreo 127 cm²) en marzo de 2009. Se obtuvieron 5 testigos desde BHI, 10 testigos de CDH
204 y 9 testigos de BQ (Tabla 1). Los testigos fueron seccionados en su totalidad cada 1 cm de
205 profundidad desde la superficie, guardando las muestras en frío (4° C) y oscuridad hasta ser
206 procesadas. Un total de 599 muestras fueron analizadas en un período de siete meses. Para la
207 identificación y cuantificación de los quistes de resistencia, se procesó una cantidad conocida
208 de sedimento de cada sección, siguiendo el método biológico de limpieza y concentración
209 descrito por Matsuoka & Fukuyo (2000). El sedimento fue diluido en agua de mar filtrada,
210 sonicado por 15 min usando un baño de ultrasonido (Misonix® 3510E-MT), y filtrado a través
211 de mallas nitex de 250 µm, 90 µm y 20 µm. La fracción retenida en la fracción 20–90 µm fue
212 lavada con agua de mar filtrada y traspasada a un contenedor de vidrio graduado anotando su
213 volumen final. De este volumen, una alícuota de 1 mL fue analizada utilizando una cámara de
214 conteo Sedgewick-Rafter bajo 100x a 400x de aumento utilizando un microscopio óptico
215 (ML) Carl Zeiss Axiostar plus (Göttingen, Germany), con contraste de fases y cámara digital.
216 Los resultados son presentados en quistes mL⁻¹ sedimento húmedo (s.h.), correspondiendo
217 éstos, a un promedio de tres conteos. Adicionalmente, fue determinado el contenido de materia
218 orgánica total (MOT) mediante técnica de calcinación (Hakanson & Jansson 1983), y el
219 contenido de limo y arcilla mediante técnica de tamizado (Wentworth, 1922) para los tres
220 primeros centímetros de sedimento en cada estación.

221

222 *Identificación de quistes de resistencia*

223

224 La identificación de los quistes de resistencia estuvo basada en las características
225 morfológicas (tipo y color de pared, procesos, arqueopilo) referidas en publicaciones
226 especializadas (e.g. Wall & Dale 1968, Wall *et al.* 1973, Bolch & Hallegraeff 1990, Nehring
227 1997, Matsuoka & Fukuyo 2003, Orlova *et al.* 2004, Joyce 2004, McMinn *et al.* 2010), usando
228 nombres biológicos y paleontológicos para su designación. Para quistes dudosos se confirmó

229 la identidad mediante cultivos monoclonales utilizando medio L1 sin silicatos, temperatura a
230 16°C y ciclos de luz:oscuridad de 12:12 horas con intensidad de $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El estado
231 trófico fue establecido sólo cuando se permitió asociar el quiste con especies de
232 dinoflagelados autótrofos o heterótrofos conocidos.

233 Adicionalmente, se observaron los procesos y cuerpo del quiste bajo microscopía
234 electrónica de barrido (MEB). Para esto, los quistes de resistencia fueron limpiados mediante
235 ultrasonido, aislados con micropipetas y fijados en agua de mar filtrada conteniendo 2.5% de
236 glutaraldehído. Los quistes fijados fueron colocados sobre un filtro, deshidratados en una serie
237 graduada de etanol (10–100%), secados con CO_2 en un secador de punto crítico, metalizado
238 con oro y analizados en un microscopio electrónico de barrido JEOL JEM 6830 LV. Las
239 muestras fueron procesadas y analizadas en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de la
240 Universidad de Concepción, Chile.

241

242 *Cronología de sedimentos mediante ^{210}Pb*

243

244 La edad de depositación de sedimentos en las áreas de estudio fue determinada
245 mediante el método de datación de ^{210}Pb en testigos de sedimento (Sitios 4, 11, 20 y 24) de
246 30–40 cm de largo. Para determinar la edad y las tasas de acumulación de los sedimentos, se
247 midieron las actividades del ^{210}Pb en 12 muestras seleccionadas a lo largo de cada columna
248 sedimentaria. Las actividades del ^{210}Pb se evaluaron principalmente por espectrometría alfa de
249 su hija ^{210}Po usando ^{209}Po como trazador (Flynn 1968), suponiendo equilibrio secular entre
250 ^{210}Pb y ^{210}Po . La actividad del ^{210}Po fue cuantificada mediante un espectrómetro alfa Canberra
251 Quad, modelo 7404, requiriendo 24–48 horas para obtener el conteo deseado. El conteo de las
252 actividades fueron realizadas en el Laboratorio de Oceanografía Química de la Universidad de
253 Concepción, Chile.

254

255 *Análisis de datos*

256

257 La distribución espacial (horizontal) de los ensambles de quistes de dinoflagelados en
258 las áreas de estudio fue determinada mediante promedios de abundancias obtenidos de la capa
259 superior (0–11 cm) de cada testigo. Esta sección corresponde a la longitud mínima obtenida de

260 los testigos colectados (ver Tabla 1) permitiendo una correcta comparación de las áreas.
261 Diferencias de los ensambles de quistes en las áreas de estudio, fueron probadas usando
262 testigos de sedimento (Sitio 4, 11, 20 y 24) de 30–40 cm de largo. A partir de datos de
263 abundancias de quistes registrados en cada profundidad, se realizaron análisis de
264 correspondencia y conglomerados, utilizando en este último, la distancia (50% distancia
265 máxima) de Bray-Curtis. Para estos análisis se utilizaron las especies más abundantes de las
266 tres áreas, construyendo una matriz con 31 tipos de quistes. Este conjunto de especies
267 representaron el 98% del total de los quistes identificados. Los análisis se realizaron con el
268 software InfoStat V.9.



269 RESULTADOS

270

271 *Análisis de sedimentos*

272

273 Como resultado de las mediciones de la actividad de ^{210}Pb de las áreas de estudio, la
274 tasa de sedimentación fue calculada en $0,25 \text{ cm año}^{-1}$ en BHI, $0,24 \text{ cm año}^{-1}$ en CDH, y $0,49$ y
275 $0,5 \text{ cm año}^{-1}$ en BQ (sitio 20 y 24 respectivamente), suponiendo una tasa constante para cada
276 área. Consecuentemente, la edad de depositación se estimó en ca.1853 en BHI, ca.1891 en
277 CDH, y ca.1929 y ca.1933 en BQ (sitio 20 y 24 respectivamente).

278 Los análisis del contenido de MOT en muestras de sedimentos superficiales de cada
279 estación variaron entre $1,64$ y $3,14\%$ en BHI, entre $1,56$ y $6,8\%$ en CDH, y entre $1,91$ y $8,14\%$
280 en BQ. Igualmente, para el contenido de limo y arcilla, los resultados mostraron una variación
281 entre $1,6$ y $18,9\%$ en BHI, entre $0,6$ y $49,9\%$ en CDH, y entre $2,5$ y 64% en BQ. Los
282 resultados de MOT y limo y arcilla de cada estación son presentados en la tabla 1.

283

284 *Quistes totales y composición de ensambles*

285

286 Se registró la abundancia y diversidad de ensambles de quistes de dinoflagelados en
287 599 muestras, provenientes de 24 testigos de sedimento distribuidos en BHI, CDH y BQ
288 (Fig.1). Se identificaron 49 tipos de quistes de resistencia en total representando 10 géneros
289 distintos pertenecientes a tres órdenes (Gonyaulacales, Gymnodiniales y Peridiniales). Entre
290 ellas hubo 9 especies autótrofas, 25 heterótrofas y 15 no identificadas taxonómicamente (ver
291 Tabla 2 para una detallada lista de todos los quistes registrados en el MICH). Fotomicrografías
292 de estos quistes son presentadas en las figuras 2–81.

293 De acuerdo a los resultados de abundancia de quistes totales registrados en sedimentos
294 superficiales en el MICH, la distribución espacial de quistes muestra que las mayores
295 abundancias fueron alcanzadas en la estación 2 (hasta $8000 \text{ quistes mL}^{-1} \text{ s.h.}$) de BHI, en la
296 estación 10 (hasta $420 \text{ quistes mL}^{-1} \text{ s.h.}$) de CDH, y en la estación 16 (hasta $1550 \text{ quistes mL}^{-1}$
297 s.h.) de BQ. En términos generales, las mayores abundancias por área se localizaron en BHI, y
298 las menores en CDH (ver Figura 82). Entre todas las muestras analizadas la riqueza de especie
299 varió de 0 a 27, encontrando la mayor riqueza en BQ (27) y menor en CDH (16).

300 Debido a que muchos de los quistes registrados en este trabajo han sido bien
301 documentados en la literatura, aquí daremos una descripción morfológica sólo de aquellos que
302 no han sido previamente descritos.

303

304 *Protoperidinium* sp.1 (Figura 39)

305

306 Quiste con típica forma peridinioide, 55–45 μm de largo, 57–47 μm de ancho (n=7).
307 Presentan un ápice levemente puntiagudo y una región sulcal poco pronunciada separada por
308 dos lóbulos antapicales simétricos. Moderadamente comprimidos dorsoventralmente. La pared
309 del quiste es lisa, y de color café oscuro. Este quiste es similar a *Peridinium*
310 (= *Protoperidinium*) *poncticum* descrito por Wall *et al.* 1973 (Lámina 1, Fig. 16–20). Sin
311 embargo, en esta ocasión, al no ser observado el arqueopilo, preferimos designar este quiste
312 como *Protoperidinium* sp.1.

313

314 *Protoperidinium* sp. 2 (Figuras 40–41)

315

316 Quiste con forma de corazón, comprimidos dorsoventralmente, 46–36 μm de largo,
317 45–38 μm de ancho (n=12) (Fig. 40). Presenta un ápice puntiagudo con lados levemente rectos
318 y una región sulcal moderadamente pronunciada con cuernos antapicales asimétricos. La pared
319 es lisa, de color café-marrón pálido. Presenta un arqueopilo hexagonal, precingular, ubicado
320 en la región dorsal media bajo el ápice anterior (Fig. 41).

321

322 *Protoperidinium* sp. 3 (Figuras 42–43)

323

324 La forma del cuerpo del quiste es típicamente peridinioide con lados rectos del
325 epicono, 61–55 μm de largo (n=6), 60–54 μm de ancho (n=6) (Fig. 42). Es levemente
326 comprimido dorsoventralmente (Fig. 43). La región sulcal está separada por cuernos
327 antapicales, y la región cingular es poco excavada (Fig. 43). Presenta una pared lisa sin
328 ornamentos, de color café claro. El arqueopilo no fue observado en este tipo de quiste.

329

330 *Protoperidinium* sp. 4 (Figura 44)

331

332 Quiste con forma peridinioide, 70–60 μm de largo (n=5), 62–55 μm de ancho (n=5). Se
333 caracteriza por presentar una región cingular fuertemente lobulada, y cuernos apical y
334 antapicales redondeados. La pared es lisa de color café claro-rosa. El arqueopilo no fue
335 observado.

336

337 *Protoperidinium* sp. 5 (Figura 45)

338

339 Quiste esférico, 42–38 μm de diámetro (n=6). Pared lisa de color café claro. Presenta la
340 forma típica de quistes pertenecientes a *Protoperidinium* con forma esférica. La estructura del
341 arqueopilo es hexagonal (Fig. 45).

342

343 *Protoperidinium* sp. 6 (Figuras 46–47)

344

345 Quiste semiesférico, 49–45 μm de diámetro (n=7) (excluyendo procesos), con pared
346 lisa, color café claro, y ornamentada con varias filas paralelas de procesos cortos (5–3 μm
347 largo) en forma de espinas. Presenta un arqueopilo precingular.

348

349 Quistes no identificados

350

351 Quiste tipo A (Figuras 56–57)

352

353 Este quiste mostró una forma esférica, 50–41 μm de diámetro (n=5), con pared
354 transparente y lisa. En su interior presentó un cuerpo de acumulación rojo-anaranjado, y
355 compuestos de reserva (lípidos y almidón) (Fig. 56). La apariencia de estos quistes fue similar
356 a la descrita por Bravo *et al.* (2006) para la especie *Alexandrium margalefi* Balech (ver Fig.5,
357 pag. 296), quienes mencionan la presencia de una sustancia externa mucilaginosa para sus
358 especímenes, no siendo vista en esta oportunidad. Sin embargo, es común que luego del
359 proceso de sonicado de las muestras, esta sustancia mucilaginosa desaparezca, tal como
360 ocurrió en ocasiones con quistes de *A. catenella*. El arqueopilo para nuestro quiste tipo A no
361 fue observado.

362

363 Quiste tipo B (Figura 58)

364

365 El cuerpo del quiste es redondo, 29–22 μm de diámetro (excluyendo procesos) (n=4),
366 color pardo, con contenido celular granular en su interior. La superficie del cuerpo del quiste
367 está cubierta con numerosos procesos gruesos y rectos, 8–6 μm de largo (n=12), con
368 terminación plana. El arqueopilo no fue observado.

369

370 Quiste tipo C (Figuras 59–60)

371

372 Este quiste presentó una forma circular en vista apical (Fig. 59), 44–42 μm de diámetro
373 (n=5), y reniforme en vista lateral (Fig. 60), 38–32 μm de ancho (n=5). La pared es
374 transparente, sin ornamentos superficiales. En su interior fue visible un gran cuerpo de
375 acumulación rojo-anaranjado (17–15 μm de diámetro) y compuestos de reserva (lípidos y
376 almidón) de tonos pálidos. El arqueopilo no fue observado.

377

378 Quiste tipo D (Figuras 61–62)

379

380 Los quistes de este tipo son subsféricos, 70–49 μm de diámetro (n=4), de pared
381 rugosa, sin procesos, y color café-anaranjado. Se observó un arqueopilo de tipo cásmico (Fig.
382 61).

383

384 Quiste tipo E (Figura 63)

385

386 Quiste esférico, 44–37 μm de diámetro, café-pardo en color. El cuerpo del quiste
387 presentó una marcada paratabulación con septos que reflejarían la tabulación de la célula
388 vegetativa (Fig. 63). La apariencia de estos quistes fue similar a la descrita por Montresor
389 (1995) para la especie *Alexandrium pseudogonyaulax* (Biecheler) Horiguchi ex Yuki et
390 Fukuyo. Debido a la ausencia del arqueopilo en nuestros especímenes y al fracaso de la
391 germinación mediante cultivos, preferimos denominarlo como quiste no identificado.

392

393 Quiste tipo F (Figuras 64–65)

394

395 El cuerpo del quiste es esférico, 31–26 μm de diámetro (excluyendo los procesos)
396 (n=5), de pared lisa, color pardo, con procesos sólidos, largos y curvos (Fig. 64), 11–8 μm de
397 largo (n=20), con terminaciones redondeadas. El arqueopilo no fue observado.

398

399 Quiste tipo G (Figuras 66–67)

400

401 Quiste son subesférico, 51–44 μm de diámetro (excluyendo los procesos). La pared es
402 lisa, color café claro-marrón, cubierta por numerosos procesos rígidos con terminaciones
403 planas, 9–7 μm de largo (n=20). Arqueopilo hexagonal precingular (Fig. 66).

404

405 Quiste tipo H (Figuras 68–69)

406

407 Este quiste presentó una forma lenticular, de color café claro, comprimidos dorso-
408 ventralmente, 39–34 μm desde ápice a antápice (n=10), 44–39 μm de transdiámetro (n=10), y
409 23–21 μm desde superficie dorsal a ventral (n=5), de pared superficial lisa. Las características
410 de este quiste coinciden morfológicamente con las pertenecientes a quistes del grupo de los
411 diplopsalidos, sin embargo, debido a que no fue posible observar el arqueopilo en ninguno de
412 nuestros especímenes, decidimos nombrarlo como quiste no identificado tipo H. Este quiste se
413 asemeja a *Protoperidinium excentricum*, excepto por una hendidura en la zona sulcal.

414

415 Quiste tipo I (Figuras 70–71)

416

417 Quiste de forma lenticular, color café oscuro, comprimidos dorsoventralmente, 56–48
418 μm desde ápice a antápice (n=18), 66–57 μm de transdiámetro (n=12), y 46–41 μm desde
419 superficie dorsal a ventral (n=6), de pared superficial lisa. Las características de este quiste
420 coinciden con quistes pertenecientes al grupo de los diplopsálidos, sin embargo, como no fue
421 posible observar el arqueopilo lo denominamos como quiste no identificado tipo I.

422

423 Quiste tipo J (Figuras 72–73)

424

425 Quiste de forma semiovalada en vista apical, 59–54 μm largo (n=4), 53–51 μm ancho
426 (n=4), y comprimido en vista lateral, 46–43 μm alto (n=4). Presentó una pared lisa, color
427 pardo-anaranjado. En su interior se observó numerosos compuestos de reserva y un cuerpo de
428 acumulación anaranjado. Los quistes presentaron una leve hendidura en uno de sus extremos,
429 pudiendo ser ésta la región sulcal. El arqueopilo no fue observado.

430

431 Quiste tipo K (Figuras 74–75)

432

433 Quiste semiesférico, 57–53 μm diámetro (n=5), transparente, con una gruesa pared lisa
434 compuesta por tres capas. Presentó en su interior numerosos compuestos de reserva y un gran
435 cuerpo de acumulación rojo (22–15 μm diámetro). El arqueopilo no fue observado.

436

437 Quiste tipo L (Figura 76)

438

439 Quiste esférico, 44–41 μm diámetro (n=4) (excluyendo procesos), color café oscuro, y
440 pared lisa con numerosos procesos cortos (7–5 μm largo, n=20) gruesos en su base y con
441 terminaciones en punta. El arqueopilo no fue observado.

442

443 Quiste tipo M (Figuras 77–78)

444

445 Este quiste presentó una forma esférica, 36–34 μm diámetro (n=5), con una gruesa
446 pared transparente y lisa. En su interior presentó un gran cuerpo de acumulación rojo 15–12
447 μm diámetro (n=5), con numerosos compuestos de reserva. El arqueopilo no fue observado.

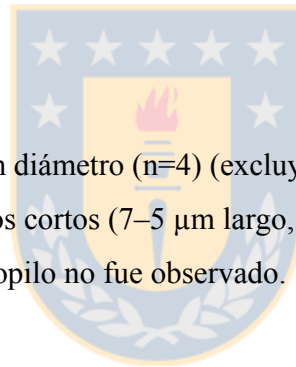
448

449 Quiste tipo N (Figuras 79–80)

450

451 Este quiste presentó una forma esférica, 78–71 μm diámetro (n=6), con una pared lisa
452 café claro, densamente ornamentada con procesos delgados y curvos (Fig. 80), 13–12 μm
453 largo (n=12). El arqueopilo no fue observado.

454



455 Quiste tipo O (Figura 81).

456

457 Quiste reniforme a ovoidal, 68–65 μm transdiámetro, comprimido apical-
458 antapicalmente (55–53 μm). La pared del quiste es lisa, café, y ornamentada con numerosos
459 procesos delgados en forma de espinas 15–12 μm de largo (n=20). El arqueopilo no fue
460 observado.

461

462 *Bahías Huenquillahue e Ilque (BHI)*

463

464 En los 5 sitios muestreados en BHI, se registraron 40 tipos de quistes representando 8
465 géneros de dinoflagelados. El número de morfotipos de quistes en los testigos varió entre 17 y
466 36, con un promedio de 27. Las densidades de quistes registrados a lo largo de los testigos del
467 área fueron generalmente altas, variando entre 137 a 11505 quistes mL^{-1} s.h. (promedio =
468 2438). La mayor densidad (11505 quistes mL^{-1} s.h.) se registró en el sitio 2 a la profundidad
469 de 7 cm, y la menor (137 quistes mL^{-1} s.h.) en el sitio 3 a los 10 cm de profundidad. Los tres
470 tipos de quistes más abundantes en BHI correspondieron a las especies *Gonyaulax* cf.
471 *spinifera*, *Protoperidinium minutum* (Kofoid) Loeblich y *Protoceratium reticulatum*
472 (Claparède & Lachmann) Bütschli. En general los quistes pertenecientes a dinoflagelados
473 heterótrofos dominaron los ensambles en el área (Tabla 2). Se encontraron dos quistes de
474 especies potencialmente tóxicas para aguas chilenas: *Protoceratium reticulatum* y
475 *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge. La figura 84 (a1–a3) muestra la distribución espacial
476 y abundancia de estos quistes.

477

478 *Canales Dalcahue y Hudson (CDH)*

479

480 En los 10 sitios muestreados en CDH, se registraron 46 tipos de quistes representando
481 10 géneros de dinoflagelados. El número de morfotipos de quistes en los testigos de sedimento
482 varió entre 8 y 37, con un promedio de 27. Las densidades de quistes registrados a lo largo de
483 los testigos del área fueron comparativamente más bajas que las otras dos áreas, variando entre
484 0 a 787 quistes mL^{-1} s.h. (promedio = 160). La mayor densidad (787 quistes mL^{-1} s.h.) se
485 registró en el sitio 9 a la profundidad de 12 cm, y la menor (0 quistes mL^{-1} s.h.) en el sitio 11 y

486 12 a los 10 y 18–23 cm de profundidad respectivamente. Los tres tipos de quistes más
487 abundante en CDH correspondieron a las especies *Protoperidinium minutum*, *Protoperidinium*
488 *conicum* (Gran) Balech y *Protoperidinium* spp. Bergh, siendo esta última, un conjunto de
489 quistes del género *Protoperidinium* (*P. avellana*, *P. denticulatum*, *P. punctulatum*) que
490 presentan una forma similar: esféricos, de pared lisa y color café. Estos quistes pueden ser
491 diferenciados sólo por la forma del arqueopilo cuando se encuentran vacíos. Sin embargo,
492 debido a que estos quistes presentaban protoplasma en su interior, se agruparon todos dentro
493 de *Protoperidinium* spp. Los quistes pertenecientes a dinoflagelados heterótrofos dominaron
494 los ensambles en el área (Tabla 2). Se encontró un tipo de quistes de especie tóxica:
495 *Alexandrium catenella*, y dos de especies potencialmente tóxicas para aguas del sur de Chile:
496 *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum*. La Figura 84 (b1–b3) muestra la
497 distribución y abundancia espacial de estos quistes.

498

499 *Bahía Quellón y alrededores (BQ)*

500

501 En los 9 sitios muestreados en BQ, se registraron 49 tipos de quistes representando 10
502 géneros de dinoflagelados. El número de morfotipos de quistes en los sitios varió entre 23 y
503 41, con un promedio de 32. Las densidades registradas a lo largo de los testigos del área
504 variaron entre 53 y 2263 quistes mL⁻¹ s.h. (promedio = 642). La mayor densidad (2263 quistes
505 mL⁻¹ s.h.) se registró en el sitio 16 a la profundidad de 16 cm, y la menor (53 quistes mL⁻¹ s.h.)
506 en el sitio 22 a los 17 cm de profundidad. Los tres tipos de quistes más abundantes en toda el
507 área correspondieron a las especies *Protoperidinium minutum*, *Protoperidinium conicum* y
508 *Alexandrium catenella*. Los quistes pertenecientes a dinoflagelados heterótrofos dominaron los
509 ensambles en el área (Tabla 2). Se encontró en los sedimentos un tipo de quiste de especie
510 tóxica: *Alexandrium catenella*, y dos de especies potencialmente tóxicas para aguas del sur de
511 Chile: *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum*. La Figura 84 (c1–c3) muestra
512 la distribución espacial y abundancias de estos quistes.

513

514 Especie tóxica y potencialmente tóxicas

515 *Alexandrium catenella* (Fig. 2–3)

516

517 Quistes de *A. catenella* fueron encontrados en sedimentos de CDH y BQ, variando sus
518 abundancias entre 0 y 302 quistes mL⁻¹ s.h. en estas dos localidades. En BQ la mayor
519 abundancia (302 quistes mL⁻¹ s.h.) se encontró en el sitio 19 a los 17 cm de profundidad, y la
520 menor (0 quistes mL⁻¹ s.h.) en el sitio 16 entre 7–26 cm de profundidad. En CDH, la mayor
521 abundancia fue de 13 quistes mL⁻¹ s.h. en los testigos 8 y 15 a los 3 y 24 cm de profundidad
522 respectivamente. Los testigos 6, 7, 10, 11, 12 y 13 no presentaron quistes de esta especie. La
523 distribución espacial y sus abundancias en BHI, CDH y BQ son presentadas en la figura 84
524 (a1–c1). El límite de distribución norte en el MICH para esta especie alcanzó los ~42.5° S y el
525 límite sur los 43.2° S.

526 Los quistes de *A. catenella* presentaron una forma cilíndrica con extremos redondeados
527 (Fig.2), 56–40 µm de largo y 38–27 µm de ancho (n=30). En su interior se encontró uno o dos
528 cuerpos de acumulación rojo-anaranjados y numerosos compuestos de reservas (e.g. gránulos
529 lipídicos, glúcidos y almidón) de tonos pálidos. La gruesa pared lisa y transparente, estuvo
530 cubierta generalmente por una sustancia mucilaginosa en la cual se adhirió material orgánico y
531 mineral. Posterior a experimentos de germinación, se observó el arqueopilo de este quiste
532 presentando una forma circular (Fig. 3).

533
534 *Lingulodinium polyedrum* [nombre paleontológico: *Lingulodinium machaerophorum*
535 (Deflandre & Cookson) Wall] (Figuras 4–5)

536
537 Los quistes de *L. polyedrum* fueron encontrados en sedimentos de BHI, CDH y BQ,
538 variando sus abundancias a lo largo de los testigos entre 6 y 67 quistes mL⁻¹ s.h. La mayor
539 abundancia se registró en BQ y la menor en BHI. La distribución espacial y sus abundancias
540 en las áreas de estudio se muestran en la figura 84 (a3–c3). En el MICH la distribución
541 geográfica de quistes de *L. polyedrum* fue más extensa que los quistes de *A. catenella*
542 alcanzando el límite de distribución norte a los ~41.6° S y el límite sur los ~43.2° S.

543 Los quistes de *L. polyedrum* son esféricos, 36–32 µm de diámetro (n=20) (excluyendo
544 procesos), con una pared compuesta por dos capas (Fig. 4). Los quistes con protoplasma en su
545 interior se caracterizaron por presentar un prominente cuerpo de acumulación rojo. El cuerpo
546 del quiste tuvo una superficie granulosa (Fig. 5, flecha negra) ornamentada con numerosos
547 procesos variables en largo (12–6 µm, n=20), con terminación en punta, presentado los

548 extremos diminutos gránulos (Fig. 5, flecha blanca). Experimentos de germinación de estos
549 quistes no fueron exitosos por lo que el arqueopilo no fue observado.

550

551 *Protoceratium reticulatum* [nombre paleontológico: *Operculodinium centrocarpum*
552 (Deflandre & Cookson) Wall sensu Wall & Dale] (Figuras 6–8)

553

554 Quistes de *P. reticulatum* fueron encontrados en testigos de BHI, CDH y BQ, y sus
555 abundancias variaron entre 6 y 485 quistes mL⁻¹ s.h. La distribución espacial y sus
556 abundancias en las áreas de estudio se muestran en la figura 84 (a2–c2). El mapa de
557 distribución en el MICH para este quiste muestra un límite norte a los ~41.5° S y un límite sur
558 a los ~43.2° S. Las máximas abundancias fueron alcanzadas en BHI (sitio 2) y las menores en
559 CDH (sitio 7 y 9).

560 Los quistes de *P. reticulatum* son esféricos, 40–30 µm de diámetro (n=30) (excluyendo
561 procesos), transparente, con uno o dos cuerpos de acumulación anaranjados en su interior, y
562 numerosos productos de reserva (Fig.6). La gruesa pared de dos capas es lisa a microgranulada
563 y densamente ornamentada con numerosos procesos, 12–7 µm de largo (n=50), rígidos y
564 delgados con terminación plana en forma de T (Fig. 8). Especímenes vacíos presentaron un
565 arqueopilo trapecoidal precingular (Fig. 7).

566

567 *Distribución temporal de quistes*

568

569 Al observar los perfiles de abundancia de quistes totales (Fig. 83), hubo 4 máximos
570 notables en las tres áreas de estudio; en el testigos 4 de BHI y 11 de CDH ocurrió en superficie
571 (año 2008 aprox.) (1140 y 355 quistes mL⁻¹ s.h., respectivamente), y en los testigos 20 y 24 de
572 BQ con máximos a los 3–4 cm (año 2000 aprox.) y 6–7 cm (año 1995 aprox.) en la capa
573 superior (1402 y 997 quistes mL⁻¹ s.h., respectivamente); a los 25–26 cm (año 1956 aprox.)
574 (1136 quistes mL⁻¹ s.h.) en el testigo 20 en la sección media-inferior; y a los 19–20 cm (año
575 1970 aprox.) y 28–29 cm (año 1952 aprox.) en el testigo 24 (836 y 1087 quistes mL⁻¹ s.h.,
576 respectivamente) en las secciones media e inferior. Estos máximos de abundancia indicarían
577 floraciones, o períodos de alta productividad, siendo dominados principalmente por quistes de
578 protoperidinioides heterótrofos, principalmente *Protoperidinium minutum*, a excepción del

579 testigo 4 en BHI que fue dominado por quistes del autótrofo *Gonyaulax cf. spinifera*. Las
580 especies con mayor densidad de quistes en los testigos de las tres áreas correspondieron a
581 *Gonyaulax cf. spinifera*, *Protoperidinium minutum*, y *Protoceratium reticulatum* en BHI,
582 *Protoperidinium minutum*, *Protoperidinium* spp. y *Protoperidinium conicum* en CDH, y
583 *Protoperidinium minutum*, *Protoperidinium conicum* y *Alexandrium catenella* en BQ. Se
584 pueden ver las distribuciones de sus abundancias de estas especies en la Figura 83.
585 Centrándose específicamente en los perfiles de especies tóxicas y potencialmente tóxicas (Fig
586 85), es claro que los quistes de *L. polyedrum* se presentan esporádicamente y menos
587 abundantes que los quistes de *A. catenella* y *P. reticulatum* en todas las áreas de estudio. En
588 general las abundancias de *P. reticulatum* variaron 10–60 quistes mL⁻¹ s.h. en el testigo 4 en
589 BHI y alcanzaron hasta 15 quistes mL⁻¹ s.h. en el testigo 11 en CDH ocurriendo de forma
590 intermitente en el testigo. En BQ esta especie se presentó constantemente en ambos testigos,
591 siendo más abundante en el sitio 20 que en el 24 (Fig. 85 c1–c2). En el sitio 20 se registró un
592 leve incremento de abundancias bajo los 24 cm de profundidad (hasta 150 quistes mL⁻¹ s.h.), a
593 diferencia del sitio 24 donde sus abundancias fueron más homogéneas en el testigo (7–70
594 quistes mL⁻¹ s.h.). Estos periodos de tiempo comprendieron entre 1960 y 1932 de acuerdo a la
595 geocronología del sector. En BQ quistes del dinoflagelado tóxico *A. catenella* se presentaron
596 constantemente en los testigos 20 y 24 (años 1929–2009 aprox.) (Fig. 85 c1–c2). En el testigo
597 del sitio 20 la máxima densidad de quistes ocurrió a los 36–37 cm (año 1934 aprox.; 269
598 quistes mL⁻¹ s.h.) y en testigo del sitio 24 a los 28–29 cm (año 1954 aprox.; 262 quistes mL⁻¹
599 s.h.). En ambos testigos las máximas abundancia de quistes fueron mayores en las secciones
600 inferiores. Aunque estos máximos de abundancia no son excepcionalmente altos, se sugiere
601 que corresponden a la aparición de floraciones ocurridas en el pasado, o en periodos de alta
602 productividad. Los perfiles de abundancia total de quistes heterótrofos y autótrofos (Fig. 86),
603 muestran que en el testigos 4 de BHI la máxima abundancia para ambos grupos ocurre 0–3 cm
604 (años 2009–1995 aprox.) presentando abundancias más homogéneas en quistes heterótrofos
605 que en los autótrofos. Se destaca la dominancia casi permanente de quistes autótrofos sobre
606 los heterótrofos entre 11–40 cm (años 1968–1854 aprox.). Posterior a ese periodo dominan
607 generalmente los quistes heterótrofos (Fig. 86a). En CDH se ve un notorio aumento de quistes
608 heterótrofos en el testigo alcanzando su máximas abundancia entre 0–3 cm (años 2009–1995
609 aprox.). En BQ el testigo 20 presenta abundancias de quistes heterótrofos relativamente

610 homogéneas a excepción de la muestra 3–4 cm (año 2000 aprox.) que muestra una máximo de
611 abundancia correspondiente a quistes de *Protoperidinium minutum* (Fig. 83c1). En este testigo
612 especies heterótrofas dominaron generalmente los ensambles de quistes y se destaca la
613 progresiva disminución de quistes autótrofos desde la sección inferior a la superior, acentuada
614 principalmente entre 0–22 cm (años 2009–1966 aprox.). En la misma área, el testigo 24
615 muestra que los quistes heterótrofos presentan abundancias más variables que los del testigo
616 20, mostrando un aumento progresivo de las abundancias desde la parte inferior hasta la
617 sección 6–7 cm (año 1996 aprox.; 800 quistes mL⁻¹ s.h.) donde posteriormente decae sus
618 abundancias. Los quistes autótrofos, al igual que en el testigo 24, disminuyen su abundancia
619 desde la parte inferior a la sección superior del testigo.

620 Los tipos de quistes más abundantes encontrados en los testigos 4, 11, 20 y 24 se
621 muestran en la Tabla 2. Este grupo fue conformado por 31 especies, de los cuales, hubo 17
622 heterótrofos, 7 autótrofos, y 7 no identificados taxonómicamente. Este grupo de quistes
623 representó el 98% del total de especies registradas en sedimentos del MICH. De éstas, 24
624 fueron registradas en BHI, 28 en CDH, y 31 en BQ (Fig 87). De acuerdo con las abundancias
625 de quistes que presentaron en estos cuatro testigos, los análisis de conglomerados mostraron
626 que temporalmente se conformaron 5 grupos de quistes particulares en BHI y CDH, y 4
627 grupos en BQ (Fig. 86). Se observó la particular presencia de tres especies heterótrofas (*P.*
628 *conicum*, *P. minutum*, *P. schwartzii*) y una autótrofa (*P. reticulatum*) acompañando a *A.*
629 *catenella* en testigos de sedimento de los sitios 20 y 24 de BQ. La distribución espacial de
630 estas 31 especies (Fig. 88) mostró que se distribuyen heterogéneamente en sedimentos de la
631 región, encontrándose una mayor riqueza de especie en BQ, y una menor riqueza en BHI (Fig.
632 87).

633 DISCUSIÓN

634

635 *Composición de ensamblajes de quistes*

636

637 Este es el primer estudio que muestra la diversidad, abundancia y distribución espacial
638 y temporal de ensamblajes de quistes de dinoflagelados en sedimentos costeros recientes del
639 MICH, región de Los Lagos. Las áreas de estudio son representativas de la zona costera del
640 MICH. Sin embargo, cada una de éstas tiene características propias y por consiguiente,
641 comportamientos hidrológicos específicos que afectan la depositación de quistes de
642 dinoflagelados. Esta sedimentación diferencial afectada por procesos hidrológicos ha sido
643 señalada por (Dale 1976). No obstante, en todos los sitios de muestreo se encontraron quistes.
644 Los registros indican que los quistes fueron diversos y la composición taxonómica de los
645 ensamblajes es similar a la registrada para otros sitios neríticos del hemisferio sur (Baldwin
646 1987, Bolch & Hallegraeff 1990, Sonneman & Hill 1997, Alves-de-Souza *et al.* 2008, Pitcher
647 & Joyce 2009, McMinn *et al.* 2010). Quistes Peridiniales heterótrofos, principalmente
648 *Protoperidinium*, dominaron los ensamblajes de BHI, CDH y BQ. Especies de este género
649 (Tabla 2), fueron los más frecuentes y abundantes, representando el 92% de todos los quistes
650 heterótrofos identificados (Peridiniales y Gymnodiniales). Matsuoka (1999) concluyó que un
651 incremento en quistes heterótrofos es probablemente un buen indicador de eutrofización
652 costera y que quistes *Brigantedinium* (*Protoperidinium* spp.) han sido asociados a altas
653 concentraciones de nutrientes (McMinn 1992). Matsuoka (1999) interpretó el aumento de
654 dinoflagelados heterótrofos como una consecuencia de la mayor producción de diatomeas por
655 el incremento de nutrientes en el agua, proporcionando, por lo tanto, una mayor cantidad de
656 presas que hacen aumentar la producción de dinoflagelados heterótrofos, y por lo tanto el
657 observado aumento de sus quistes. Esta interpretación fue basada sobre la hipótesis de que el
658 incremento de nutrientes en presencia de sílice disponible aumenta la producción de diatomeas
659 (Dale 2009). Si consideramos que: (1) existen niveles de sílice disponible en el MICH (Silva
660 2006), (2) las diatomeas son una de las principales fuentes alimenticias de los
661 protoperidinioides (Jacobson & Anderson 1986), (3) existen análisis de las concentraciones de
662 nutrientes presentes en la costa de Chiloé que muestran valores altos de nitrógeno, y que
663 además aumentan en las cercanías de las balsas-jaula utilizadas para el cultivo de los

664 salmonídeos (Buschmann & Fort 2005), y (4) en gran parte de la costa de Chiloé se
665 desarrollan actividades productivas (e.g. acuicultura); podemos especular que el dominio de
666 quistes heterótrofos en sedimentos del MICH es debido al aumento de la carga de nutrientes en
667 la columna de agua y el consiguiente el aumento de fitoplancton, entre ellas diatomeas y los
668 dinoflagelados productores de quistes (Dale *et al.* 1999). Adicionalmente, nuestros resultados
669 muestran que quistes de *Brigantedinium* se registraron abundantemente en todos los sitios de
670 muestreo, siendo mencionados además por Alves-de-Souza *et al.* (2008), como los quistes más
671 frecuentes y abundantes en ensambles de quistes de dinoflagelados actuales del sur de Chile
672 (43–54° S). Esto confirma, además, que los *Brigantedinium* spp. tienen una distribución
673 cosmopolita tolerando amplios rangos de salinidades y temperaturas (Marret & Zoneveld,
674 2003).

675 El segundo grupo que dominó los ensambles de quistes en el MICH fue Gonyaulacales,
676 y la ocurrencia de sus quistes coincide con los registros (Nehring 1997, Persson *et al.* 2000,
677 Orlova *et al.* 2004, Joyce 2004) para otras áreas templadas. Miembros importantes de este
678 grupo fueron *Alexandrium catenella*, *Protoceratium reticulatum*, *L. polyedrum*, siendo estas
679 tres especies tóxicas en diversas partes del mundo (Lilly *et al.* 2002, Aasen *et al.* 2005, Paz *et al.*
680 *et al.* 2007, Morton *et al.* 2007, Krock *et al.* 2007, 2008, Bravo *et al.* 2008, Cox *et al.* 2008,
681 Howard *et al.* 2008, Aguilera-Belmonte *et al.* 2010, Álvarez *et al.* 2011). Sin embargo, en el
682 sur de Chile aún no se prueba la toxicidad de *P. reticulatum* y *L. polyedrum* (Salgado *et al.*
683 2011). También se registraron tres especies de *Gonyaulax*. Resultados de abundancia de
684 quistes muestran que *A. catenella* y *P. reticulatum* alcanzaron las más altas densidades (302 y
685 485 quistes mL⁻¹ s.h. respectivamente) en el sur de Chile (ver Lembeye 2004, Alves-de-Souza
686 *et al.* 2008, Seguel & Sfeir 2010, Seguel *et al.* 2005b, 2010). Esto indicaría que estas especies
687 pueden alcanzar un elevado crecimiento poblacional en la columna de agua del MICH y a su
688 también tener una alta tasa de formación de quistes. Una destacada abundancia de quistes
689 alcanzó también *Gonyaulax* cf. *spinifera* en sedimentos de BHI, siendo esta, la más alta
690 densidad (hasta 9320 quistes mL⁻¹ s.h., sitio 2) registradas para un dinoflagelado en el sur de
691 Chile (ver Lembeye 2004, Alves-de-Souza *et al.* 2008, Seguel & Sfeir 2010, Seguel *et al.*
692 2005b, 2010). Sin embargo, esta especie no presenta toxicidad, pero su alta densidad en los
693 sedimentos podría llevarnos a especular que de alcanzar una elevada abundancia relativa de
694 células móviles (células × L⁻¹), podría provocar un agotamiento de oxígeno y nutrientes en la

695 columna de agua, y provocar daño físico de forma indirecta a organismos pelágicos (Smayda
696 1997), generando un fuerte impacto sobre actividades productivas (e.g. acuicultura) de la
697 región (Fuentes *et al.* 2008). A diferencia de los altos registros anteriores, la baja abundancia y
698 ocurrencia de quistes de *L. polyedrum* en los sedimentos del MICH reflejaría su baja
699 abundancia planctónica, siendo esta, la razón de la nulo registro en estudios planctónicos
700 (Salgado *et al.* 2011). Sin embargo, aunque quistes de *L. polyedrum* fueron menos frecuentes y
701 menos abundantes que los de *P. reticulatum*, ambas especies son potenciales fuentes de
702 yesotoxinas en el sur de Chile considerando que éstas han sido detectadas en muestras de
703 transvectores colectados en el Archipiélago de los Chonos (Yasumoto & Takizawa 1997,
704 Villaroel 2004), y en muestras de agua del sector Puluqui en el seno de Reloncaví (Pizarro *et*
705 *al.* 2006), no así su fuente primaria.

706 Finalmente, quistes de Gymnodiniales fueron frecuentes en los sitios de muestreo, pero
707 la presencia de quistes de este grupo se limitó sólo a los dinoflagelados heterótrofos desnudos
708 *Polykrikos schwartzii* y *Polykrikos kofoidii*. La identificación de estas especie se basó en el
709 trabajo de Matsuoka *et al.* (2009) donde re-examinan la relación del estado móvil-quiste,
710 indicándonos la presencia de dos especies distintas. Ambas especies son reconocidas como
711 indicadores de aguas costeras eutróficas o hipertróficas (Matsuoka *et al.* 2003, Pospelova *et al.*
712 2004), y su presencia, en el MICH, podría servir como proxy ambiental para futuros estudios
713 de calidad de agua. En BQ los quistes de *P. schwartzii* fueron la cuarta especie más frecuente
714 (detrás de *P. minutum*, *P. conicum*, *A. catenella*) encontrando sus más altas abundancias (hasta
715 211 quistes mL⁻¹ s.h.) en el sitio 16. Este sitio esta ubicado en Estuario Yaldad donde se
716 desarrolla las mayores actividades de acuicultura (cultivos de peces y mitílidos) de BQ
717 (Cáceres *et al.* 2008).

718

719 *Distribución espacial de quistes*

720

721 La construcción de mapas de abundancias de quistes totales, y particularmente de
722 especies tóxicas o potencialmente tóxicas, son útiles herramientas para indicar áreas donde
723 han ocurrido floraciones, o donde el crecimiento vegetativo puede ocurrir en el futuro
724 (Anderson *et al.* 1982, Anderson & Keafer 1985). Nuestros resultados sobre distribución
725 espacial (horizontal) de quistes, concuerdan con lo propuesto por Nehring (1993), al encontrar

726 las máximas abundancias de quistes totales (predominados por heterótrofos) en sitios con
727 mayor contenido de limo y arcilla, y una menor abundancia, en sectores con predominio de
728 sedimento grueso (Tabla 2). Lo anterior se debe a que los quistes de dinoflagelados se
729 comportan como partículas finas (Dale 1983), por lo cual, es común encontrarlos en mayor
730 densidad en sectores semi cerrados con bajas forzantes hidrológicas. Sin embargo, las
731 máximas abundancias de quistes de los dinoflagelados tóxicos, y potencialmente tóxicos (Fig.
732 84), no siempre se encontraron en dichos sectores. En BQ las mínimas abundancias de *A.*
733 *catenella*, *P. reticulatum* y *L. polyedrum* se registraron en el sitio 16 (Estuario Yaldad), donde
734 se produjeron las máximas abundancias de quistes totales, y donde los contenidos de
735 sedimento fino (limo y arcilla), y MOT fueron los mayores del área. Dale (2009) señala que la
736 reducción de dinoflagelados autótrofos en sectores eutrofizados puede deberse a la menor
737 penetración de luz debido al efecto sombra que causan las altas abundancias de diatomeas en
738 la columna de agua superficial, pero también, posiblemente, al mayor contenido de material
739 particulado proveniente de fuentes de contaminación. Registros indicarían que Estuario Yaldad
740 presenta una columna de agua más eutrofizada que el resto de área debido a que en ella se
741 desarrolla una intensa actividad de cultivo de peces y mitílicos (Cáceres *et al.* 2008), lo cual
742 sustentaría lo propuesto por Dale (2009).

743 Respecto a la diversidad de quistes, al igual que la abundancia total, ésta tuvo dentro de
744 cada área, generalmente, una correlación positiva con los mayores contenidos de limo y arcilla
745 (Balch *et al.* 1983, Blanco 1995). No obstante, en el sitio 23 de BQ la diversidad muestra una
746 clara correlación negativa con el mayor contenido de limo y arcilla (ver Tablas 1 y 2),
747 sugiriendo que esto podría deberse al agua de mar que es desechada por los buques wellboats
748 que vienen desde Aysén diseminando organismos provenientes de otros lugares. Los buques
749 de transporte, han sido señalados como la principal fuente de diseminación de organismos a
750 través de los océanos, y específicamente de quistes de algas tóxicas (Hallegraeff 1998). En
751 términos más generales, la diversidad de quistes en las tres áreas se presentó de forma distinta,
752 disminuyendo ésta, desde sur a norte (S-N). Esto concuerda con lo propuesto por Dale (1976)
753 al plantear que la depositación de quistes en las áreas dependerá principalmente de los
754 comportamientos hidrológicos que tengan. El patrón de diversidad S-N que se presentó en las
755 microcuencas del MICH, puede estar relacionado, al transporte por corrientes locales y
756 barreras topográficas, tales como, el Paso Desertores que actuaría como una barrera natural

757 restringiendo el transporte de material fino (incluido los quistes) hacia en norte. Esto ocurriría
758 debido al modelo de circulación estuarina que presenta el MICH con flujos de salida de agua
759 dulce superficial, y flujos de entrada de agua salada más profunda (Silva *et al.* 1995). De
760 acuerdo a Siervers & Silva (2008), la región de aguas interiores del sur de Chile mostrarían en
761 general una estructura de dos capas, con una capa superior (AE) alcanzando profundidades 0–
762 20 y 30 m, que fluye hacia fuera de los canales y golfos alejándose de las fuentes de agua
763 dulce, y una capa profunda que entra principalmente por Paso Boca del Guafo desde el
764 océano, bifurcándose hacia el norte hasta el Seno de Reloncaví, y al sur hasta el estero
765 Elefantes. Debido a esto, los quistes depositados en sedimentos someros al sur de Islas
766 Desertores, no traspasarían estas islas limitando su paso hacia el norte, quedando, por lo tanto,
767 alojados en zonas someras y protegidas, tal como es el caso de BQ. En consecuencia, de
768 acuerdo a nuestros resultados sobre distribución de quistes de dinoflagelados en el MICH,
769 áreas localizadas tales como la franja costeras de BQ puede ser definidas como una zona de
770 retención de quistes.

771

772 *Distribución temporal de quistes*

773

774 Una reconstrucción cuantitativa histórica de floraciones de dinoflagelados requiere una
775 buena comprensión de la relación entre la magnitud de una floración, y la abundancia de
776 quistes de resistencia producida por esa población. A pesar del común uso de los quistes de
777 dinoflagelados para reconstruir la productividad fitoplanctónica (e.g. Zonneveld *et al.* 2007,
778 Radi & de Vernal 2004, Radi *et al.* 2007), pocos estudios han investigado la relación
779 cuantitativa entre el tamaño de una floración y la abundancia de sus quistes de resistencia (e.g.
780 Wang *et al.* 2007). Nuestros perfiles verticales de abundancia de quistes totales en sedimentos
781 de MICH, muestran que números significativos de quistes fueron encontrados a lo largo de
782 toda la columna sedimentaria, indicando que las floraciones o períodos de alta productividad
783 celular han ocurrido durante los últimos 150 años. Quistes protoperidinioides dominaron
784 generalmente todos los ensambles, siendo *Protoperidinium minutum* y *P. conicum*, las
785 especies más frecuente en CDH y BQ, mientras que *Gonyaulax cf. spinifera* dominó casi
786 exclusivamente los ensambles en BHI hasta el año 1968 donde después comparte dominancia
787 con *G. cf. spinifera* hasta 2009 (Fig. 83a). Esto indica, de manera general, que las condiciones

788 ambientales de la columna de agua superficial han sido cada vez más adecuadas para ciertas
789 especies o grupos (e.g. heterótrofos), reflejado en su correspondiente mayor registro de
790 quistes, en comparación a otras especies o grupos con menor presencia (Zonneveld 1997).

791 Es conocido que los quistes de resistencia pueden permanecer viables durante varios
792 años bajo extremas condiciones de anoxia, bajas temperaturas y oscuridad (Anderson *et al.*,
793 1987; Lewis *et al.*, 1999; Dale, 2001, McQuoid *et al.*, 2002). Esto ocurre debido a que la
794 actividad metabólica de los quistes es drásticamente reducida, la actividad fotosintética es
795 inhibida, y la tasa de respiración es disminuida (Binder & Anderson 1990). No obstante esto,
796 todos los tipos de quistes no reaccionan (e.g. germinación) de la misma forma ante
797 condiciones similares. Zonneveld *et al.* (2001) agruparon los quistes de pared orgánica en
798 función de su sensibilidad a la disponibilidad de oxígeno en aguas de fondo. Estos autores
799 señalan que quistes *Protoperidinium*, principal componente heterótrofo de los ensambles de
800 quistes en nuestro estudio, son conocidos por ser menos resistentes a la oxidación, lo cual
801 explicaría una alta preservación en sedimentos profundos, y no por su alta productividad
802 planctónica. Sin embargo, recientes investigaciones (Marino 2008, Dale 2009) concluyeron
803 que el registro de quistes *Protoperidinium* reflejan la productividad más que la concentración
804 de oxígeno. Por lo tanto, debido a que nuestro principal componente en los ensambles de
805 quistes del MICH, fueron especies de *Protoperidinium*, podemos concluir que las abundancias
806 de quistes de este grupo, son el reflejo de las condiciones de la columna de agua durante los
807 últimos 150 años.

808 Los perfiles de abundancias de especies heterótrofas y autótrofas, indican de manera
809 general, que los heterótrofos han aumentando su abundancia relativa en el tiempo en las tres
810 áreas de estudio. Especies de este grupo han dominado los ensambles de CDH y BQ, no así en
811 BHI, donde especies autótrofas (*G. cf. spinifera*, *P. reticulatum*) han presentado una alta
812 abundancia y frecuencia de ocurrencia entre los años 1854 y 1968 aproximadamente. Por lo
813 tanto, las condiciones de la columna de agua del MICH, y particularmente las de CDH y BQ,
814 han sido más favorables para especies de dinoflagelados heterótrofos sobre todo durante las
815 últimas cuatro décadas. El aumento progresivo de quistes de dinoflagelados heterótrofos ha
816 sido fuertemente correlacionado con al aumento de nutrientes en aguas costeras (Matsuoka
817 1999, Matsuoka *et al.* 2007, Matsuoka & Shin 2010) debido al aumento en la producción de
818 diatomeas (Conley *et al.* 1993, Parsson *et al.* 2002), pero también por la disminución de

819 especies autotróficas (Dale 2009). Por lo tanto, estudios de fitoplancton con series de datos de
820 largo alcance se necesitan para realizar correlaciones con estudios de quistes de dinoflagelados
821 en sedimentos, logrando de esta forma, generar útil información para dilucidar los cambios en
822 el MICH.

823 Diferencias entre los perfiles de abundancia de quistes en las áreas pudieron ocurrir
824 debido a que el fitoplancton en aguas costeras de esta región puede experimentar rápidos
825 cambios en el tipo de limitación (luz, nutrientes) y diferentes regímenes físicos (mezcla,
826 estabilidad), los cuales a su vez pueden influenciar la composición de especies del
827 fitoplancton, biomasa y producción primaria (Iriarte & González 2008). Por otro lado, la
828 diferencia ocurrida entre perfiles de abundancia en una misma área (e.g. BQ), es probable que
829 sean el resultado de diferencias en germinación, características de asentamiento o perturbación
830 biológica (bioperturbación) (Keafer *et al.* 1992, Ishikawa & Taniguchi 1996). Zonneveld
831 (1997) sugiere que la composición de los ensambles de quistes es fuertemente influenciada por
832 características ambientales de la columna de agua. De acuerdo a los resultados de
833 conglomerados obtenidos de los testigos de sedimento de BQ, la conformación de grupos
834 particulares de especies (*Protoperidinium minutum*, *Protoperidinium conicum*, *Protoceratium*
835 *reticulatum* y *Polykrikos schwartzii*) que acompañaron a *Alexandrium catenella* en el tiempo,
836 nos señala que son especies adaptadas o aclimatadas a sus regímenes ambientales (e.g.
837 temperatura del agua, salinidad, luz, patrones de circulación del agua, y nutrientes) como lo
838 sugiere Levandowsky & Kaneta, 1987, y que estas características son favorables para la
839 producción de quistes, confirmando el planteamiento que en aguas costeras templadas del sur
840 de Chile puede haber una interacción de variables que influyen en la producción primaria (e.g.
841 nutrientes o limitación de luz) como se sugiere para algunas áreas en fiordos (Pizarro *et al.*
842 2000). Esto también es confirmado mediante el análisis de correspondencia que evidenció que
843 BQ es el área que presenta condiciones más adecuadas presentando el mayor número de
844 ocurrencias de las especies más frecuentes en el MICH.

845

846 *Registro de Alexandrium catenella y especies potencialmente tóxicas*

847

848 Respecto a las abundancias de quistes de especies tóxicas y potencialmente tóxicas, los
849 perfiles demuestran la baja abundancia de *L. polyedrum* en las tres áreas de estudio, lo cual

850 concuerda con la nula presencia de esta especie en estudios de plancton del sur de Chile (ver
851 Avaria 1970, Avaria *et al.* 1997, Cassis *et al.* 2002, Avaria *et al.* 2004, Guzmán *et al.* 2010).
852 Además, la alta capacidad de migración vertical de esta especie (Zonneveld *et al.* 2010)
853 dificultaría aún más su identificación en muestras de plancton (Salgado *et al.* 2011). El
854 registro de quistes de *A. catenella* y *P. reticulatum* en el MICH confirma la distribución
855 latitudinal (~42° S) presentada por Seguel *et al.* (2005a) para estas especies en la zona
856 comprendida entre Puerto Montt y la Boca del Guafo, concluyendo que *P. reticulatum* tiene
857 una distribución espacial más amplia que *A. catenella*. Los principales registros de quistes *A.*
858 *catenella* en Chile se han sido realizados en las regiones de Magallanes y Aysén en muestras
859 de sedimento superficial (0–3 cm) (Lembeye 2004, Alves-de-Souza *et al.* 2008, Seguel &
860 Sfeir 2010, Seguel *et al.* 2005b, 2010). Estas muestras abarcan un período corto de tiempo de
861 sedimentaciones de los procesos ocurridos en la columna de agua. Por lo tanto, para obtener
862 un íntegro registro de procesos a mayor escala (e.g. siglos), es necesaria la obtención de
863 testigos de sedimentos de las áreas que se requieran investigar. En sedimentos de BQ, quistes
864 de *A. catenella* se registraron verticalmente hasta una profundidad (40 cm) equivalente a
865 sedimentaciones ocurridas en el año 1929 aproximadamente. Este registro induce a la
866 reflexión de cómo se formaron los bancos de quistes de una microalga que no “debió”
867 aparecer, debido a que en ese período no se conocían registros en Chile. Datos históricos
868 muestran que *A. catenella* fue registrada por primera vez en la región de Magallanes (~54° S)
869 (y de Sudamérica también) luego de una gran floración ocurrida el año 1972 (Guzmán *et al.*
870 1975). En 1981 y 1989 se registran dos brotes aislados en la misma región, y en 1991 se
871 extiende de forma permanente hasta el día actual (Guzmán *et al.* 2002). Posteriormente su
872 distribución se extendió más al norte, siendo detectada en la región de Aysén (~44– 48° S) en
873 1992 (Muñoz *et al.* 1992, Uribe *et al.* 1995) y estando desde 1994 de forma continua en sus
874 aguas, para ser detectada, por primera vez, en 1998 al sur de Chiloé en región de Los Lagos
875 (Lembeye *et al.* 1998). El primer evento de crecimiento masivo en esta última región esta
876 registrado para el 2002 en las afueras de Quellón (García *et al.* 2004, Villaroel 2004, Lembeye
877 2006). En consecuencia, si comparamos el inicio, por lo menos, de su registro en sedimentos
878 de BQ, con la cronología de sus eventos en Chile, podemos descartar la expansión geográfica
879 de la microalga desde sur a norte, tanto por causas naturales (corrientes), o antropogénicas
880 (transplante de mariscos, fomites o *wellboats*). Sin embargo, la falta de registro de las

881 poblaciones móviles que generaron los quistes en BQ, pudieron ser una consecuencia de
882 floraciones o eventos de alta productividad tanto en el lugar sur de Islas Desertores como
883 también de eventos con componentes más oceánicos. García *et al.* (2004) mencionan que Isla
884 Cailín sería el lugar de inicio del evento del 2002. Este sector coincide con el lugar (sitio 24)
885 donde registramos altas abundancias (hasta 262 quistes mL⁻¹ s.h.) y frecuencias de ocurrencias
886 de quistes de *A. catenella*. Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que este sector presenta
887 características hidrográficas apropiadas para formar un reservorio de quistes, tal como ocurre
888 con la franja litoral de BQ.

889 La presencia de quistes de *A. catenella*, *P. reticulatum* y *L. polyedrum* en sedimentos
890 del MICH dan la alerta de potenciales semilleros para la iniciación de futuros crecimiento
891 vegetativo (floración) y subsecuentes brotes de tóxicos. Dentro del MICH hay varios
892 mecanismos físicos (e.g. bioperturbación, corrientes de fondo, o de marea) que pueden
893 potencialmente resuspender los quistes depositados en los sedimentos superficiales, y por lo
894 tanto, introducirlos a la zona fótica y contribuir al desarrollo de futuras poblaciones
895 vegetativas. Esta información sobre el lugar de sus reservorios es de gran relevancia para una
896 las zonas costeras más importantes para el desarrollo del país.

897

898 AGRADECIMIENTOS

899

900 Este estudio fue financiado por el proyecto FONDEF MR07I-1010 (V.A.T.). Agradecemos la
901 colaboración de Claudia Yañez quién formó parte del equipo de trabajo, y extendemos
902 nuestros agradecimientos a L. Hinojosa por las mediciones de ²¹⁰Pb y L. Rosenberg por los
903 análisis granulométricos.

904 BIBLIOGRAFÍA

905

906 AASEN, J., I. SAMDAL, CH. MILES, E. DAHL, L. BRIGGS & T. AUNE. 2005.

907 Yessotoxins in Norwegian blue mussels (*Mytilus edulis*): uptake from *Protoceratium*
908 *reticulatum*, metabolism and depuration. *Toxicon* 45: 265–272.

909 ADACHI, M., T. KANNO, T. MATSUBARA, T. NISHIJIMA, S. ITAKURA & M.

910 YAMAGUCHI. 1999. Promotion of cyst formation in the toxic dinoflagellate *Alexandrium*
911 (Dinophyceae) by natural bacterial assemblages from Hiroshima Bay, Japan. *Marine*
912 *Ecology Progress Series* 191: 175–185.

913 AGUILERA-BELMONTE, A., I. INOSTROZA, J.M. FRANCO, P. RIOBÓ & P. GÓMEZ.

914 2010. The growth, toxicity and genetic characterization of seven strains of *Alexandrium*
915 *catenella* (Whedon and Kofoid) Balech 1985 (Dinophyceae) isolated during the 2009
916 summer outbreak in southern Chile. *Harmful Algae*, doi:10.1016/j.hal.2011.09.006

917 ÁLVAREZ, G., E. URIBE, R. DÍAZ, M. BRAUN, C. MARIÑO & J. BLANCO. 2011. Bloom
918 of the Yessotoxin producing dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* (Dinophyceae) in
919 Northern Chile. *Journal of Sea Research* 65: 427–434.

920 ALVES-DE-SOUZA, C., D. VARELA, F. NAVARRETE, P. FERNÁNDEZ & P. LEAL.

921 2009. Distribution, abundance and diversity of modern dinoflagellate cyst assemblages
922 from southern Chile (43–54° S). *Botanica Marina* 51: 399–410.

923 ANDERSON, D.M., D.G. AUBREY, M.A. TYLER & D.W. COATS. 1982. Vertical and

924 horizontal distributions of dinoflagellate cysts in sediments. *Limnology and Oceanography*
925 *27*: 757–765.

926 ANDERSON, D.M. & B.A. KEAFER. 1985. Dinoflagellate cyst dynamics in coastal and

927 estuarine waters. In: Anderson, D.M., A.W. White & D.G. Baden (eds.). *Toxic*
928 *Dinoflagellates*. Elsevier Science Publishing Company: 219–224

929 ANDERSON, D., C. TAYLOR & E. ARMBRUST. 1987. The effects of darkness and

930 anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. *Limnology and Oceanography* 32(2):
931 340–351.

932 ANDERSON, D.M., F. FUKUYO & K. MATSUOKA. 1995. Cyst methodologies. In:

933 Hallegraeff, GM, DM Anderson, and A. Cembella (eds.). *Manual on Harmful Marine*

- 934 Microalgae. IOC Manual and Guides No. 33, 229–249., International Oceanographic
935 Commission of UNESCO.
- 936 ANDERSON D.M. 1998. Physiology and Bloom Dynamics of Toxic *Alexandrium* species,
937 with Emphasis on Life Cycle Transitions. In: Anderson, D.M., A.D. Cembella & G.M.
938 Hallegraeff (eds.), Physiological Ecology of harmful Algal Blooms, NATO ASI Series,
939 Vol G 41, Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- 940 ANDERSON, D.M., P.M. GLIBERT & J.M. BURKHOLDER. 2002. Harmful algal blooms
941 and eutrophication: nutrient sources, composition and consequences. *Estuaries* 25(4b):
942 704–726.
- 943 AVARIA, S. 1970. Fitoplancton de la expedición del “Doña Berta” en la zona Puerto Montt-
944 Aysén. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 14(2): 1–17.
- 945 AVARIA, S., D. CASSIS, P. MUÑOZ & P. VERA. 1997. Distribución del microfitoplancton
946 marino en aguas interiores del sur de Chile en Octubre de 1995 (Crucero Cimar-Fiordo 1).
947 *Ciencia y Tecnología del Mar* 20: 107–123.
- 948 AVARIA, S., C. CÁCERES, P. CASTILLO & P. MUÑOZ. 2003. Distribución del
949 microfitoplancton marino en la zona Estrecho de Magallanes-Cabo de Hornos, Chile, en la
950 primavera de 1998 (Crucero Cimar-Fiordos 3). *Ciencia y Tecnología del Mar*: 26(2): 79–
951 96.
- 952 AVARIA, S., C. CÁCERES & P. MUÑOZ. 2004. Distribución del microfitoplancton marino
953 entre el Golfo Corcovado y el Estero Elefantes en la primavera de 1998 y en el verano de
954 1999 (Crucero Cimar-Fiordos 4). *Ciencia y tecnología del Mar* 27(1): 17–47.
- 955 BALDWIN, R. 1987. Dinoflagellate resting cysts isolated from sediments in Marlborough
956 Sounds, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21: 543–
957 553.
- 958 BALCH, W.M., P.C. REID & S.C. SURREY-GENT. 1983. Spatial and temporal variability of
959 dinoflagellate cyst abundance in a tidal estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*
960 *Sciences* 40: 244–261.
- 961 BLANCO, J. 1995. Cyst production in four species of neritic dinoflagellates. *Journal of*
962 *Plankton Research* 17: 165–182.
- 963 BINDER, J.B., D.M. ANDERSON. 1990. Biochemical composition and metabolic activity of
964 *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *Journal of Phycology* 26: 289–298.

- 965 BOLCH, C.J. & G.H. HALLEGRAEFF. 1990. Dinoflagellates Cysts in Recent Marine
966 Sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina* 33: 173–192.
- 967 BRAVO, I., E. GARCÉS, J. DIOGÈNE, S. FRAGA, N. SAMPEDRO & R.I. FIGUEROA.
968 2006. Resting cysts of the toxigenic dinoflagellate genus *Alexandrium* in recent sediments
969 from the Western Mediterranean coast, including first description of cysts of *A. kutnerae*
970 and *A.peruvianum*. *European Journal of Phycology* 41(3): 293–302.
- 971 BRAVO, I., M. VILA, M. MASÓ, R.I. FIGUEROA & I. RAMILO. 2008. *Alexandrium*
972 *catenella* and *Alexandrium minutum* blooms in the Mediterranean Sea: Toward the
973 identification of ecological niches. *Harmful Algae* 7: 515–522.
- 974 BRAVO, I., R.I. FIGUEROA, E. GARCÉS, S. FRAGA & A. MASSANET. 2010. The
975 intricacies of dinoflagellate pellicle cysts: the example of *Alexandrium minutum* cysts from
976 a bloom-recurrent area (Bay of Baiona, NW Spain). *Deep-Sea Research II* 57(3–4), 166–
977 174.
- 978 BUSCHMANN, A. & A. FORTT. 2005. Efectos ambientales de la acuicultura intensiva y
979 alternativas para un desarrollo sustentable. *Ambiente y Desarrollo* 21(3): 58–64.
- 980 CASSIS, D., P. MUÑOZ & S. AVARIA. 2002. Variación temporal del fitoplancton entre
981 1993 y 1998 en una estación fija del Seno Aysén, Chile (45°26'S 73°00'W). *Revista de*
982 *Biología Marina y Oceanografía* 37(1): 43–65.
- 983 COX, A.M., D.H. SHULL & R.A. HORNER. 2008. Profiles of *Alexandrium catenella* cysts in
984 Puget Sound sediments and the relationship to paralytic shellfish poisoning events.
985 *Harmful Algae* 7: 379–388.
- 986 CONLEY, D.J., C.L. SCHELSKE, E.F. STOERMER. 1993. Modifications of the biochemical
987 cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 101: 179–192.
- 988 DÁVILA, P., F. FIGUEROA, E. MULLER. 2002. Freshwater input into the coastal ocean and
989 its relation with the salinity distribution of austral Chile (35–55°S). *Continental Shelf*
990 *Research* 22: 521–534.
- 991 DALE, B. 1976. Cyst formation, sedimentation, and preservation: factors affecting
992 dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. Review in
993 *Palaeobotany and Palynology* 22: 39–60.
- 994 DALE, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". In: G. Fryxell (ed.), *Survival*
995 *Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 69–136.

- 996 DALE B. 1996. Dinoflagellate cyst ecology: modelling and geological application. In:
997 Jansonius, J. & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. American
998 Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, TX, Vol. 3, pp 1249–1275.
- 999 DALE, B., T.A. THORSEN & A. FJELLSA. 1999. Dinoflagellate cysts as indicators of
1000 cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 48:
1001 371–382.
- 1002 DALE, B. 2001. The sedimentary record of dinoflagellate cysts: looking back into the future
1003 of phytoplankton blooms. *Scientia Marina* 65(2): 257–272.
- 1004 DALE, B. 2009. Eutrophication signals in the sedimentary record of dinoflagellate cysts in
1005 coastal waters. *Journal of Sea Research* 61:103–113.
- 1006 EDWARDS, L.E. 1992. New semiquantitative (paleo) temperature estimates using
1007 dinoflagellate cyst, an example from the North Atlantic Ocean. In: Head, M.J. and Wrenn,
1008 J.H. (eds.), *Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cyst and Acritarchs*. American
1009 Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Dallas, TX, pp 69–87.
- 1010 EDWARDS, L.E. & V.A.S. ANDRLE. 1992. Distribution of selected dinoflagellate cysts in
1011 modern marine sediments. In: Head, M.J. & J.H. Wrenn (eds.), *Neogene and Quaternary
1012 Dinoflagellate Cysts and Acritarchs*, American Association of Stratigraphic Palynologists
1013 Foundation, Dallas, TX, pp 259–288.
- 1014 ELLEGAARD, M., N.F. CHRISTENSEN & Ø. MOESTRUP. 1994. Dinoflagellate cysts from
1015 recent Danish marine sediments. *European Journal of Phycology* 29: 183–194.
- 1016 ELLEGAARD, M., D. KULIS & D. ANDERSON. 1998. Cysts of Danish *Gymnodinium*
1017 *nolleri* Ellegaard et Moestrup sp. Ined. (Dinophyceae): studies on encystment, excystment
1018 and toxicity. *Journal of Plankton Research* 20(9): 1743–1755.
- 1019 FIGUEROA, R.I. & I. BRAVO. 2005. A study of the sexual reproduction and determination
1020 of mating type of *Gymnodinium nolleri* (Dinophyceae) in culture. *Journal of Phycology*
1021 41(1): 74–83.
- 1022 FLYNN W. 1968. The determination of low levels of polonium-210 in environmental
1023 materials. *Analytica Chemical Acta* 43, 117–127.
- 1024 FRANKS, P.J.S. & D.M. ANDERSON. 1992. A longshore transport of a toxic phytoplankton
1025 bloom in a buoyancy current: *Alexandrium tamarense* in the Gulf of Maine. *Marine
1026 Biology* 116(1): 153–164.

- 1027 FUENTES, C., A. CLEMENT & A. AGUILERA. 2008. Summer *Alexandrium catenella*
1028 bloom and the impact on fish farming in the XI Aysén region, Chile. Moustrop, O. *et al.*
1029 (eds). Proceeding of the International Conference on Harmful Algae. International Society
1030 for the Study of Harmful Algae and Intergovernmental Oceanographic Commission of
1031 UNESCO. Copenhagen 183–186.
- 1032 GARCÉS, E., M. MASÓ & J. CAMP. 2002. Role of temporary cysts in the population
1033 dynamics of *Alexandrium taylori* (Dinophyceae). *Journal of Plankton Research* 24 (7):
1034 681–686.
- 1035 GARCÍA, C., P. MARDONES, A. SFEIR & N. LAGOS. 2004. Simultaneous presence of
1036 Paralytic and Diarrheic Shellfish Poisoning toxins in *Mytilus chilensis* samples collected in
1037 the Chiloé Island, Austral Chilean Fjords. *Biological Research* 37: 721–731.
- 1038 GIANNAKOUROU, A., T.Y. ORLOVA, G. ASSIMAKOPOULOU & K. PAGOU. 2005.
1039 Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Thermaikos Gulf, Greece: Effects of
1040 resuspension events on vertical cyst distribution. *Continental Shelf Research* 25: 2585–
1041 2596.
- 1042 GUZMÁN, L. & I. CAMPODÓNICO. 1975. Marea Roja en la región de Magallanes.
1043 Publicaciones del Instituto de la Patagonia. Serie Monografías. Punta Arenas, Chile, N° 9.
1044 44 p.
- 1045 GUZMÁN, L., H. PACHECO, G. PIZARRO & C. ALARCÓN. 2002. *Alexandrium catenella*
1046 y veneno paralizante de los mariscos en Chile. En: Sar, E.A., M.E. Ferrario & B. Reguera
1047 (eds.) *Floraciones Algales Nocivas en el Cono Sur Americano*, pp 235–255. Instituto
1048 Español de Oceanografía, Vigo, España.
- 1049 GUZMÁN, L., G. VIDAL, X. VIVANCO, V. ARENAS, L. IRIARTE, S. MERCADO, C.
1050 ALARCÓN, H. PACHECO, M. PALMA, C. ESPINOZA, P. MEJIAS, E. FERNANDEZ-
1051 NIÑO, J. MONSALVE, V. HINOJOSA & C. ZAMORA. 2010. Manejo y monitoreo de
1052 las mareas rojas en las regiones de Los Lagos, Aysén y Magallanes. Informe Final, III
1053 etapa, 238 pp. + Figuras + Tablas + Anexos. Ministerio de Economía. Subsecretaría de
1054 Pesca. Instituto de Fomento Pesquero.
- 1055 HAKANSON, L. & M. JANSSON. 1983. Principles of lake sedimentology. Springer-Verlag,
1056 NY, 316 pp.

- 1057 HALLEGRAEFF, G.H. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global
1058 increase. *Phycologia* 32(2): 79–99.
- 1059 HALLEGRAEFF, G.H. 1998. Transport of toxic dinoflagellates via ships' ballast water:
1060 bioeconomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies.
1061 *Marine Ecology Progress Series* 168: 297–309.
- 1062 HESSE, K., U. TILLMANN, S. NEHRING & U. BROCKMANN. 1996. Factors controlling
1063 phytoplankton distribution in coastal waters of the German Bight (North Sea). In: A.
1064 Eleftheriou, A.D. Ansell & C.J. Smith (eds.), *Biology and ecology of shallow coastal*
1065 *waters*. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 11–22.
- 1066 HOWARD, M., M. SILVER & R. KUDELA. 2008. Yessotoxin detected in mussel (*Mytilus*
1067 *californicus*) and phytoplankton samples from the U.S. west coast. *Harmful Algae* 7: 646–
1068 652.
- 1069 IRIARTE, J.L., R.A. QUIÑONES & R.R. GONZÁLEZ. 2005. Relationship between biomass
1070 and enzymatic activity of a bloom-forming dinoflagellate (Dinophyceae) in southern Chile
1071 (41° S): a field approach. *Journal of Plankton Research* 27: 159–166.
- 1072 IRIARTE, J. & H. GONZÁLEZ. 2008. Phytoplankton bloom ecology of the Inner Sea of
1073 Chiloé, Southern Chile. *Nova Hedwigia, Beiheft* 133: 67–79.
- 1074 ISHIKAWA, A. & A. TANIGUCHI. 1996. Contribution of benthic cysts to the population
1075 dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, Northeast Japan. *Marine*
1076 *Ecology Progress Series* 140:169–178.
- 1077 JACOBSON, D.M. & D.M. ANDERSON. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates:
1078 Feeding behavior and mechanisms. *Journal of Phycology* 22: 249–258.
- 1079 JOYCE, L.B. 2004. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Scapa Flow, Orkney,
1080 Scotland. *Botanica Marina* 47: 173–183.
- 1081 KEAFER, B.A., K.O. BUESSELER & D.M. ANDERSON. 1992. Burial of living
1082 dinoflagellate cysts in estuarine and nearshore sediments. *Marine Micropaleontology* 20:
1083 147–161.
- 1084 KOKINOS, J.P., T.I. EGLINTON, M.A. GONI, J.J. BOON, P.A. MARTOGLIO & D.M.
1085 ANDERSON. 1998. Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in
1086 the cell wall of a marine dinoflagellate resting cyst. *Organic Geochemistry*, 28(5) 265–
1087 288.

- 1088 KREMP, A. & A. HEISKANEN. 1999. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom
1089 dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Marine Biology* 134:
1090 771–777.
- 1091 KREMP, A. 2001. Effects of cyst resuspension on germination and seeding of two bloom-
1092 forming dinoflagellates in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 216: 57–66.
- 1093 KROCK, B., C.G. SEGUEL & A. CEMBELLA. 2007. Toxin profile of *Alexandrium catenella*
1094 from the Chilean coast as determined by liquid chromatography with fluorescence
1095 detection and liquid chromatography coupled with tandem mass spectrometry. *Harmful*
1096 *Algae* 2007: 734–744.
- 1097 KROCK, B., T. ALPERMANN, U. TILLMANN, G. C. PITCHER & A. CEMBELLA. 2008.
1098 Yessotoxin profiles of the marine dinoflagellates *Protoceratium reticulatum* and
1099 *Gonyaulax spinifera*. In: Moestrup, Ø., et al. (eds.) Proceedings of the 12th International
1100 Conference on Harmful Algae, International Society for the Study of Harmful Algae and
1101 Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Copenhagen. Pp 303–305.
- 1102 LEMBEYE, G., N. MARCOS, A. SFEIR, C. MOLINET, F. JARA, A. CLÉMENT & X.
1103 Rojas. 1998. Seguimiento de la toxicidad en recursos pesqueros de importancia comercial
1104 en la X y XI región. Informe Final Proyecto FIP 97/49. 86 pp.
- 1105 LEMBEYE, G. 2004. Distribución de quistes de *Alexandrium catenella* y otros dinoflagelados
1106 en sedimentos de la zona sur-austral de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 27(2): 21–31.
- 1107 LEMBEYE, G. 2006. Florecimientos Algales Nocivos en Aguas Australes. Pontificia
1108 Universidad Católica de Valparaíso, CONA, 99–103.
- 1109 LEVANDOWSKY, M. & P. KANETA. 1987. Behaviour in dinoflagellates. In: F.J.R. Taylor
1110 (ed.), *The biology of dinoflagellates*, Oxford: Blackwell Scientific, pp. 330–397
- 1111 LEWIS, L. 1991. Cyst-theca relationships in *Scrippsiella* (Dinophyceae) and related
1112 orthoperidinoid genera. *Botanica Marina* 34(2), 91–106.
- 1113 LEWIS, J. & R. HALLETT. 1997. *Lingulodinium polyedrum* (*Gonyaulax polyedra*) a
1114 blooming dinoflagellate. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 35: 97–
1115 161.
- 1116 LEWIS, J., A. HARRIS, K. JONES & R. EDMONDS. 1999. Long-term survival of marine
1117 planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *Journal of Plankton*
1118 *Research* 21(2): 343–354.

- 1119 LILLY, E.L., D.M. KULIS, P. GENTIEN, & D.M. ANDERSON. 2002. Paralytic shellfish
1120 poisoning toxins in France linked to a human-introduced strain of *Alexandrium catenella*
1121 from the Western Pacific: evidence from DNA and toxin analysis. *Journal of Plankton*
1122 *Research* 24(5): 443–452.
- 1123 MARINO, D. 2008. Palaeoceanography of the interglacial eastern Mediterranean Sea. PhD
1124 thesis, Utrecht University, the Netherlands, pp. 1–145.
- 1125 MARCUS, N.H. & J. SCHMIDT-GENGENBACH. 1986. Recruitment of individuals into the
1126 plankton: the importance of bioturbation. *Limnology and Oceanography* 31: 206–210.
- 1127 MARRET, F., & K. ZONNEVELD. 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst
1128 distribution. *Rev. Review of Palaeobotany and Palynology* 125:1–200.
- 1129 MATSUOKA, K. 1999. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblage —
1130 a case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *Science of the Total Environment* 231: 17–
1131 35.
- 1132 MATSUOKA, K. & Y. FUKUYO. 2000. Technical Guide for Modern Dinoflagellate Cyst
1133 Study. WESTPAC-HAB, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, Japan. 77
1134 pp.
- 1135 MATSUOKA, K. & Y. FUKUYO. 2003. Taxonomy of cysts. In: Hallegraeff, G.M., D.M.
1136 Anderson & A.D. Cembella (eds.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Unesco
1137 Publishing. pp. 563–592.
- 1138 MATSUOKA, K., L.B. JOYCE, Y. KOTANI, Y. MATSUYAMA. 2003. Modern
1139 dinoflagellate cysts in hypertrophic coastal waters of Tokyo Bay, Japan. *Journal of*
1140 *Plankton Research* 25: 1461–1470.
- 1141 MATSUOKA, K., H. KAWAMI, S. NAGAI, M. IWATAKI & H. TAKAYAMA. 2009. Re-
1142 examination of cyst–motile relationships of *Polykrikos kofoidii* Chatton and *Polykrikos*
1143 *schwartzii* Bütschli (Gymnodiniales, Dinophyceae). *Review of Palaeobotany and*
1144 *Palynology* 154: 79–90.
- 1145 MCGILLICUDDY JR. D.J., D.M. ANDERSON, D.R. LYNCH & D.W. TOWNSEND. 2005.
1146 Mechanisms regulating the large-scale seasonal fluctuations in *Alexandrium fundyense*
1147 populations in the Gulf of Maine: results from a physical–biological model. *Deep-Sea*
1148 *Research II* 52: 2698–2714.

- 1149 MCQUOID, M., A. GODHE & K. NORDBERG. 2002. Viability of phytoplankton resting
1150 stages in the sediments of a coastal Swedish fjord. *European Journal of Phycology* 37:
1151 191–201.
- 1152 MCMINN, A. 1992. Recent and Late Quaternary dinoflagellate cyst distribution on the
1153 continental shelf and slope of southeastern Australia. *Palynology* 16: 13–24.
- 1154 MCQUOID, M., A. GODHE & K. NORDBERG. 2002. Viability of phytoplankton resting
1155 stages in the sediments of a coastal Swedish fjord. *European Journal of Phycology* 37:
1156 191–201.
- 1157 MCMINN, A., C.J. BOLCH., M. DE SALAS, & G.M. HALLEGRAEFF. 2010. Recent
1158 Dinoflagellate Cysts. En: Hallegraeff, G.M., C.J. Bolch, D. Hill, D. Jameson, J-M. LeRoi,
1159 A. McMinn, S. Murray, M. de Salas & K. Saunders (eds.), *Phytoplankton Flora of*
1160 *Australian Coastal Waters*. CSIRO Publishing, 432 pag.
- 1161 MONTRESOR, M. 1995. The life history of *Alexandrium pseudogonyaulax* (Gonyaulacales,
1162 Dinophyceae). *Phycologia* 34(6): 444–448.
- 1163 MORTON, S.L., A. VERSHININ, T. LEIGHFIELD, L. SMITH & M. QUILLIAM. 2007.
1164 Identification of yessotoxin in mussels from the Caucasian Black Sea Coast of the Russian
1165 Federation. *Toxicon*: 581–584.
- 1166 MUÑOZ, P., S. AVARIA, H. SIEVERS & R. PRADO. 1992. Presencia de dinoflagelados
1167 tóxicos del género *Dinophysis* en el Seno Aysén, Chile. *Revista de Biología Marina*
1168 (Chile) 27(2): 187–212.
- 1169 NEHRING, S. 1993. Mechanisms for recurrent nuisance algal blooms in coastal zones: resting
1170 cyst formation as life-strategy of dinoflagellates. In: Sterr, H., J. Hofstade & H-P. Plag
1171 (eds.), *Interdisciplinary Discussion of Coastal Research and Coastal Management Issues*
1172 *and Problems*. Lang, Frankfurt/M.: 454–467.
- 1173 NEHRING, S. 1996. Recruitment of Planktonic Dinoflagellates: Importance of Benthic
1174 Resting Stages and Resuspension Events. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie*
1175 81(4): 513–527.
- 1176 NEHRING, S. 1997. Dinoflagellate Resting Cysts from Recent German Coastal Sediments.
1177 *Botanica Marina* 40: 307–324.

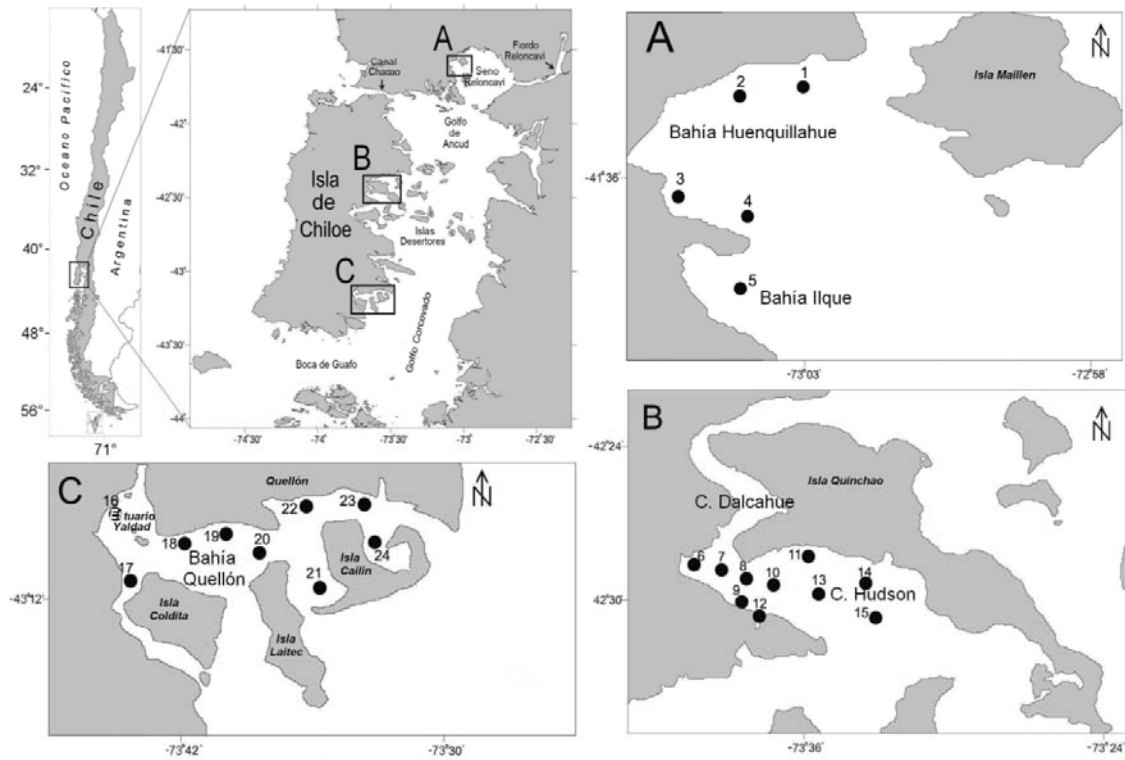
- 1178 ORLOVA, T., T. MOROZOVA, K. GRIBBLE, D. KULIS & D. ANDERSON. 2004.
1179 Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east coast of Russia. *Botanica*
1180 *Marina* 47: 184–201.
- 1181 PAZ, B., P. RIOBÓ, I. RAMILO & J.M. FRANCO. 2007. Yessotoxins profile in strains of
1182 *Protoceratium reticulatum* from Spain and USA. *Toxicon* 50:1–17.
- 1183 PERSSON, A, A. GODHE & B. KARLSON. 2000. Dinoflagellate cysts in recent sediments
1184 from the west coast of Sweden. *Botanica Marina* 43: 69–79.
- 1185 PFIESTER, L.A. & D.M. ANDERSON. 1987. Dinoflagellate reproduction. In: Taylor, F.J.R.
1186 (ed.), *The biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific, Oxford, pp 611–648.
- 1187 PITCHER, G. & L. JOYCE. 2009. Dinoflagellate cyst production on the southern Namaqua
1188 shelf of the Benguela upwelling system. *Journal of Plankton Research* 31(8): 865–875.
- 1189 PIZARRO, G., J.L. IRIARTE, V. MONTECINO, J.L. BLANCO & L. GUZMÁN. 2000.
1190 Distribución de la biomasa fitoplanctónica y productividad primaria máxima de fiordos y
1191 canales australes (47–50° S) en octubre 1996. *Ciencia y Tecnología del Mar* 23:25–48.
- 1192 POSPELOVA, V., G.L. CHMURA, H.A. WALKER. 2004. Environmental factors influencing
1193 the spatial distribution of dinoflagellate cyst assemblages in shallow lagoons of southern
1194 New England (USA). *Review of Paleobotany and Palynology* 128: 7–34.
- 1195 RADI, T. & A. DE VERNAL. 2004. Dinocyst distribution in surface sediments from the
1196 northeastern Pacific margin (40–60°N) in relation to hydrographic conditions, productivity
1197 and upwelling. *Review of Palaeobotany and Palynology* 128: 169–193.
- 1198 RADI, T., V. POSPELOVA, A. DE VERNAL & J.V. BARRIE. 2007. Dinoflagellate cysts as
1199 indicators of water quality and productivity in British Columbia estuarine environments.
1200 *Marine Micropaleontology* 62: 269–297.
- 1201 RIBEIRO, S., N. LUNDHOM, A. AMORIN & M. ELLEGAARD. 2010. *Protoperidinium*
1202 *minutum* (Dinophyceae) from Portugal: cyst–theca relationship and phylogenetic position
1203 on the basis of single-cell SSU and LSU rDNA sequencing. *Phycologia* 49(1): 48–63.
- 1204 RIBEIRO, S., T. BERJE, N. LUNDHOLM, T.J. ANDERSEN, F. ABRANTES & M.
1205 ELLEGAARD. 2011. Phytoplankton growth after a century of dormancy illuminates past
1206 resilience to catastrophic darkness. *Nature* 2(311): 1–7.
- 1207 SALGADO, P., V.A. TRONCOSO, M. MONTRESOR, M. SALAMANCA & C. LANGE.
1208 2011. First record of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) resting cysts in coastal

- 1209 sediments from the Inner Sea of Chiloé, Los Lagos region, southern Chile (~41°–43° S).
1210 *Gayana Botánica* 68(1): 102–105.
- 1211 SEGUEL, M., A. SFEIR & V. ALBORNOZ. 2005a. Distribución de quistes de *Alexandrium*
1212 *catenella* y *Protoceratium reticulatum* en la zona comprendida entre Puerto Montt y la
1213 Boca del Guafo (CONA-C10F 04-16). Informes Preliminares Crucero CIMAR 10 Fiordos.
1214 Octubre. 71-75.
- 1215 SEGUEL, M., M.A. TOCORNAL & A. SFEIR. 2005b. Floraciones algales nocivas en los
1216 canales y fiordos del sur de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 28(2): 5–13.
- 1217 SEGUEL, M., A. SFEIR & V. ALBORNOZ. 2010. Floraciones de microalgas tóxicas en la
1218 región de Aysén y su relación con larvas de peces. *Ciencia y Tecnología del Mar* 33(1):
1219 31–42.
- 1220 SEGUEL, M. & A. SFEIR. 2010. Distribución de las toxinas marinas y quistes de
1221 dinoflagelados tóxicos en los canales occidentales de la región de Aysén. *Ciencia y*
1222 *Tecnología del Mar* 33(1): 43–55.
- 1223 SGROSSO, S., F. ESPOSITO & M. MONTRESOR. 2001. Temperature and daylight regulate
1224 encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series*
1225 211: 77–87.
- 1226 SILVA, N., H. SIEVERS & R. PRADO. 1995. Características oceanográficas y una
1227 proposición de circulación, para algunos canales australes de Chile entre 41°20' S y 46°
1228 40' S. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 30: 207–254.
- 1229 SIEVERS, H. & N. SILVA. 2008. Waters masses and circulation in austral Chilean channels
1230 and fjords. In: Silva, N. & S. Palma (eds.). *Progress in the Oceanographic Knowledge of*
1231 *Chilean Inner Waters, from Puerto Montt to Cape Horn*. Comité Oceanográfico Nacional –
1232 Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 53–58.
- 1233 SILVA, N., J. HARO & R. PREGO. 2009. Metals background and enrichment in the Chiloé
1234 Interior Sea sediments there any segregation between fjords, channels and sounds?.
1235 *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 469–476.
- 1236 SMAYDA, T.J. 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to
1237 phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography* 42: 1137–1153.

- 1238 SONNEMAN, J.A., & D.R.A HILL. 1997. A taxonomic survey of cyst-producing
1239 dinoflagellates from recent sediments of Victorian coastal waters, Australia. *Botanica*
1240 *Marina* 40(3): 149–177.
- 1241 STOCK, C.A., D.J. JR. MCGILLICUDDY, A.R. SOLOW & D.M. ANDERSON. 2005.
1242 Evaluating hypotheses for the initiation and development of *Alexandrium fundyense*
1243 blooms in the western Gulf of Maine using a coupled physical–biological model. *Deep-*
1244 *Sea Research II* 52: 2715–2744.
- 1245 STRUB, P.T., J.M. MESIAS, V. MONTECINO, J. RUTLLANT & S. SALINAS. 1998.
1246 Coastal Ocean circulation off western south America. In: Robinson, C. & T. Brink, (eds.),
1247 *The Sea*. John Wiley & Sons, New York, pp. 273–313.
- 1248 SUÁREZ, B., A. LÓPEZ, C. HERNÁNDEZ, A. CLEMENT & L. GUZMÁN. 2002. Impacto
1249 económico de las floraciones de microalgas nocivas en Chile y datos recientes sobre la
1250 ocurrencia de veneno amnésico de los mariscos. En: Sar, E.A., M.E. Ferrario & B.
1251 Reguera (eds.) *Floraciones Algales Nocivas en el Cono Sur Americano*, pp 259–268.
1252 Instituto Español de Oceanografía, Vigo, España.
- 1253 TSUJINO, M., T. KAMIYAMA, T. UCHIDA, M. YAMAGUCHI, S. ITAKURA. 2002.
1254 Abundance and germination capability of resting cyst of *Alexandrium* spp. (Dinophyceae)
1255 from faecal pellets of macrobenthic organisms. *Journal of Experimental Marine Biology*
1256 *and Ecology* 271: 1–7.
- 1257 TSUJINO, M., T. UCHIDA. 2004. Fate of resting cyst of *Alexandrium* spp. ingested of
1258 *Perinereis muntia* (Polychaeta) and *Theola fragilis* (Mollusca). *Journal of Experimental*
1259 *Marine Biology and Ecology* 303(1): 1–10.
- 1260 TURPIN, D.H., P.E.R. DOBELL & F.J.R. TAYLOR. 1978. Sexuality and cyst formation in
1261 Pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Journal of Phycology*
1262 14(2): 235–238.
- 1263 URIBE, J.C., L. GUZMÁN, & S. JARA. 1995. Monitoreo mensual de la marea roja en la XI
1264 y XII regiones. Proyecto FIP 93/16, Informe Final, Universidad de Magallanes, Punta
1265 Arenas, Chile. 93 pp.
- 1266 UCHIDA, T. 2001. The role of cell contact in the life cycle of some dinoflagellate species.
1267 *Journal of Plankton Research* 23: 497–514.

- 1268 VILA, M., E. GARCÉS, M. MASO, J. CAMP. 2001. Is the distribution of the toxic
1269 dinoflagellate *Alexandrium catenella* expanding along the NW Mediterranean coast?.
1270 Marine Ecology Progress Series 222: 73–83.
- 1271 VILLARROEL, O. 2004. Informe Final Programa de Vigilancia de la Marea Roja en Chile.
1272 Instituto de Salud Pública. 4 pág.
- 1273 WALL, D. & B. DALE. 1968. Modern Dinoflagellate Cysts and Evolution of the Peridinales.
1274 Micropaleontology 14(3): 265–304.
- 1275 WALL, D., B. DALE & K. HARADA. 1973. Descriptions of new fossil dinoflagellates from
1276 the late quaternary of the Black Sea. Micropaleontology 19(1): 18–31.
- 1277 WANG, Z.H., Y.Z., QI & Y.F. YANG. 2007. Cyst formation: an important mechanism for the
1278 termination of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) bloom. Journal of Plankton
1279 Research 29(2): 209–218.
- 1280 WENTWORTH, C.K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. Journal of
1281 Geology 30: 377–392.
- 1282 YASUMOTO, T. & A. TAKIZAWA. 1997. Fluorometric measurement of yessotoxins in
1283 shellfish by high-pressure liquid chromatography. Bioscience, Biotechnology,
1284 Biochemistry 61: 1775-1777.
- 1285 ZONNEVELD, K.A.F. 1997. Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments from the
1286 Arabian Sea (northwestern Indian Ocean) in relation to temperature and salinity gradients
1287 in the upper water column. Deep-Sea Res. Part II Topical Studies in Oceanography 44:
1288 1411–43.
- 1289 ZONNEVELD, K.A.F., G.J.M. VERSTEEGH, G.J. DE LANGE. 2001. Palaeoproductivity
1290 and postdepositional aerobic organicmatter decay reflected by dinoflagellate cyst
1291 assemblages of the Eastern Mediterranean S1 sapropel. Mar. Geol. 172, 181–195.
- 1292 ZONNEVELD, K., F. BOCKELMANN & U. HOLZWARTH. 2007. Selective preservation of
1293 organic-walled dinoflagellate cysts as a tool to quantify past net primary production and
1294 bottom water oxygen concentrations. Marine Geology 137: 109–126.
- 1295 ZONNEVELD, K., E. SUSEK & G. FISHER. 2010. Seasonal variability of the organic-walled
1296 dinoflagellate cyst production in the coastal upwelling region off Cape Blanc (Mauritania):
1297 A five-year survey. Journal of Phycology 46: 202–215.
- 1298





1299

1300 Figura 1. Sitios de muestreo de testigos de sedimento colectados en el MICH, sur de Chile. A:
 1301 Bahías Huenquillahue e Ilque (BHI), B: canales Dalcahue y Hudson (CDH), C: Bahía Quellón
 1302 y sus alrededores (BQ).

1303

1304 Figure 1. Sampling sites of sediment cores collected in the Inner Sea of Chiloé, southern
 1305 Chile. A: Huenquillahue and Ilque bays (BHI), B: Dalcahue y Hudson channels (CDH), C:
 1306 Quellón Bay and surrounding area (BQ).

1307 Tabla 1. Ubicación, profundidad de la columna de agua (Profundidad), largo de testigos
 1308 (Largo), sedimento <63 µm tipo limo-arcilla, y materia orgánica total (MOT) en sitios de
 1309 muestreo en el MICH.

1310

1311 Tabla 1. Location, water depth (depth), length of core (Length), sediment <63 µm type silt-
 1312 clay, and total organic matter (TOM) of the sampling sites in the Inner Sea of Chiloé.

1313

Sitio	Área	Latitud (S)	Longitud (O)	Profundidad (m)	Largo (cm)	Limo-arcilla (%)	TOM (%)
1	BHI	41°34'	73°02'	65	40	9,7	2,04
2	BHI	41°34'	73°03'	100	20	18,9	2,42
3	BHI	41°36'	73°05'	64	11	13,5	3,14
4	BHI	41°36'	73°03'	46	40	1,6	1,64
5	BHI	41°37'	73°03'	47	13	8,1	2,02
6	CDH	42°28'	73°40'	4	16	24,3	2,95
7	CDH	42°28'	73°39'	21	21	12,9	3,05
8	CDH	42°28'	73°38''	17	19	16,3	2,88
9	CDH	42°29'	73°38'	19	13	34,7	5,73
10	CDH	42°29'	73°37'	20	15	49,9	2,74
11	CDH	42°28'	73°35'	22	30	9,4	6,8
12	CDH	42°30'	73°37'	4	36	0,6	1,56
13	CDH	42°29'	73°36'	56	29	28,3	2,32
14	CDH	42°29'	73°34'	83	36	41,8	3,11
15	CDH	42°30'	73°33'	77	40	9,2	2,39
16	BQ	43°07'	73°44'	20	29	48,8	8,14
17	BQ	43°11'	73°44'	16	28	64,0	3,62
18	BQ	43°08'	73°41'	10	14	17,0	4,68
19	BQ	43°08'	73°39'	31	17	32,8	3,55
20	BQ	43°09'	73°38'	62	41	4,7	1,92
21	BQ	43°11'	73°34'	42	13	22,5	2,05
22	BQ	43°07'	73°35'	18	19	4,5	2,09
23	BQ	43°07'	73°33'	67	19	2,5	1,91
24	BQ	43°09'	73°32'	34	39	13,3	1,99
Promedio en sitios de BHI						10,4	2,3
Promedio en sitios de CDH						22,7	3,4
Promedio en sitios de BQ						23,3	3,3

Nota: Destacado gris: testigos de sedimento utilizados para datación de sedimentos.

1314

1315 Tabla 2. Presencia (+) y ausencia (-) de quistes de resistencia de dinoflagelados en sitios de muestreo y códigos usados para
 1316 abreviaciones en análisis de datos.

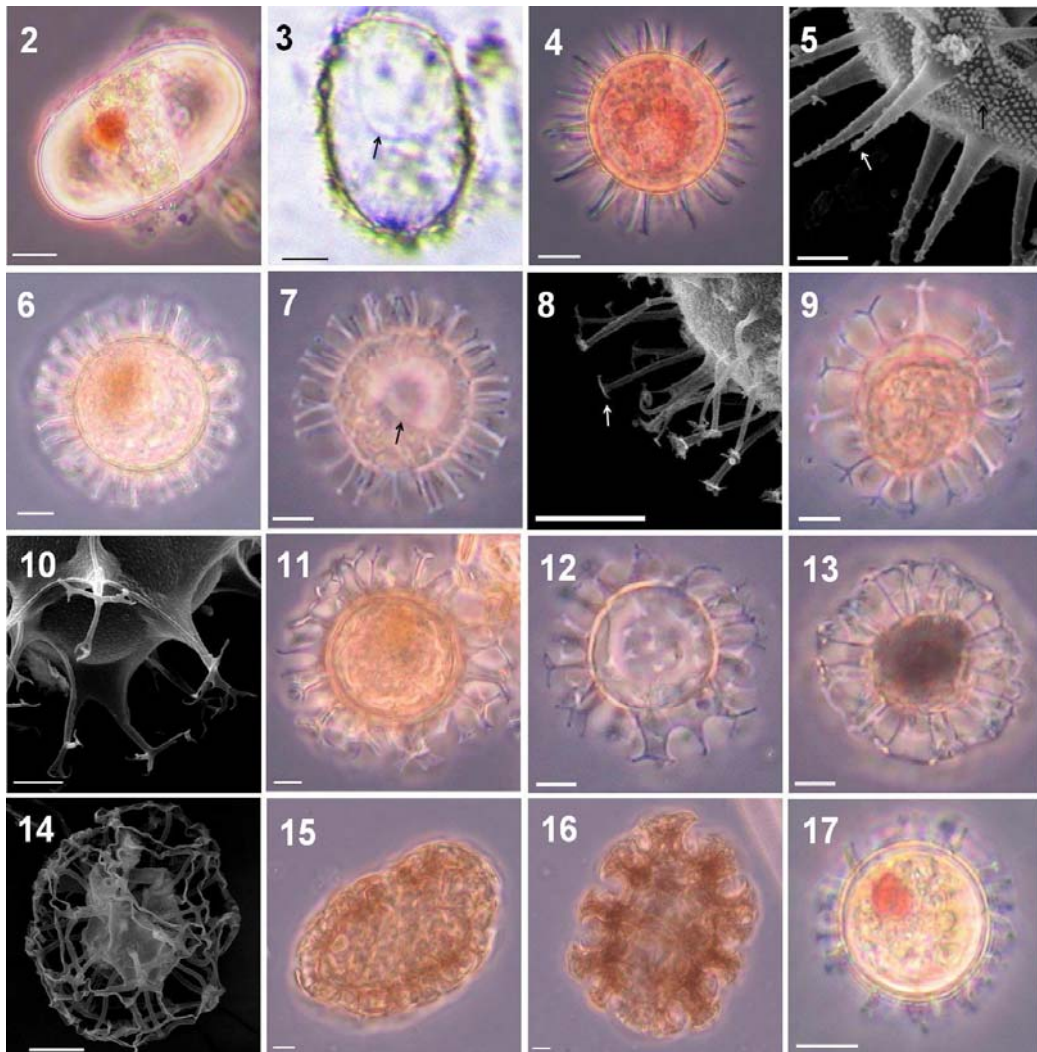
1317 Table 2. Presence (+) and absence (-) of dinoflagellate resting cysts at sampling sites, and codes used in data analysis.

Nombre biológico (Nombre paleontológico)	Código	Sitio de muestreo																							
		1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	11*	12	13	14	15	16	17	18	19	20*	21	22	23	24*
ORDEN GONYAULACALES																									
<i>Alexandrium catenella</i> £**	A.cat	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoceratium reticulatum</i> ** (<i>Operculodinium centrocarpum</i>)	P.ret	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lingulodinium polyedrum</i> ** (<i>Lingulodinium machaerophorum</i>)	L.pol	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gonyaulax</i> cf. <i>spinifera</i> (<i>Spiniferites ramosus</i>)	G.cf.spi	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Gonyaulax</i> sp. 2 (<i>Spiniferites</i> cf. <i>mirabilis</i>)		-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gonyaulax</i> sp. 3 (<i>Nematosphaeropsis</i> sp.)	G.sp.3	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+
ORDEN GYMNODINIALES																									
<i>Polykrikos kofoidii</i> £***	P.kof	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-
<i>Polykrikos schwartzii</i> £***	P.sch	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ORDEN PERIDINIALES																									
<i>Protoperidinium minutum</i> £***	P.min	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium oblongum</i> (<i>Votadinium calvum</i>) ***	P.obl	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Protoperidinium claudicans</i> (<i>Votadinium spinosum</i>) ***	P.cla	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium conicum</i> (<i>Selenopemphix quanta</i>) ***	P.conicu	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium pentagonum</i> (<i>Trinovantedinium applanatum</i>) ***	P.pen	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium avellanum</i> (<i>Brigantedinium cariacense</i>) ***	P.ave	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium americanum</i> £***	P.ame	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium leonis</i> (<i>Quinquecuspis concreta</i>) ***	P.leo	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium subinermis</i> (<i>Selenopemphix nephroides</i>) ***	P.sub	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium</i> spp. (<i>Brigantedinium</i>) ***	P.spp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Protoperidinium conicoides</i> (<i>Brigantedinium simplex</i>) ***		+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Protoperidinium denticulatum</i> (<i>Brigantedinium irregulare</i>) ***	P.den	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Protoperidinium excentricum</i> £***		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Protoperidinium</i> cf. <i>leonis</i> (<i>Quinquecuspis</i> cf. <i>concreta</i>) ***	P.cf.leo	-	+	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+
<i>Protoperidinium</i> cf. <i>punctulatum</i> (<i>Brigantedinium</i> cf. <i>cariacense</i>) ***		-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Protoperidinium</i> sp. 1***		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-
<i>Protoperidinium</i> sp. 2***		-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Protoperidinium</i> sp. 3***		-	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+

1318

Nombre biológico (Nombre paleontológico)	Código	Sitio de muestreo																							
		1	2	3	4*	5	6	7	8	9	10	11*	12	13	14	15	16	17	18	19	20*	21	22	23	24*
ORDEN PERIDINIALES																									
<i>Protoperidinium</i> sp. 4***	P.sp.4	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+
<i>Protoperidinium</i> sp. 5***		-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Protoperidinium</i> sp. 6***	P.sp.6	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Preperidinium meunieri</i> (<i>Dubridinium caperatum</i>) ***	Pr.meu	+	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pentapharsodinium dalei</i> £	Pe.dal	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scrippsiella</i> cf. <i>patagonica</i> £	S.cf.pat	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scrippsiella</i> sp. £		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+
cf. <i>Oblea acanthocysta</i> £***		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+
NO IDENTIFICADOS																									
Tipo A	N.I.A	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
Tipo B	N.I.B	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
Tipo C		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Tipo D		-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-
Tipo E		-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Tipo F		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Tipo G		-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-
Tipo H	N.I.H	+	+	+	-	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Tipo I	N.I.I	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Tipo J		+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-
Tipo K	N.I.K	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
Tipo L	N.I.L	-	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+
Tipo M		-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
Tipo N		-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Tipo O	N.I.O	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+
Número de especies de quiste autotróficos (7¶, 9§, 9¥)		5	5	5	7	5	0	4	5	4	5	6	3	5	7	7	8	6	6	6	8	6	6	7	8
Número de especies de quiste heterotróficos (22¶, 24§, 25¥)		14	21	10	19	13	6	17	17	16	19	16	14	20	20	22	18	17	15	20	19	16	18	22	19
Total de especies de quistes observados (40¶, 46§, 49¥)		25	35	17	32	23	8	27	27	25	30	30	19	33	35	36	36	29	23	35	34	28	33	41	33

Destacado gris: quistes para análisis estadísticos; *: sitios para análisis estadísticos, **: especies tóxicas o potencialmente tóxicas, ***: especies heterótrofas £: sin nombre paleontológico; ¶, §, ¥: número de especies observadas en BHI, CDH y BQ, respectivamente.

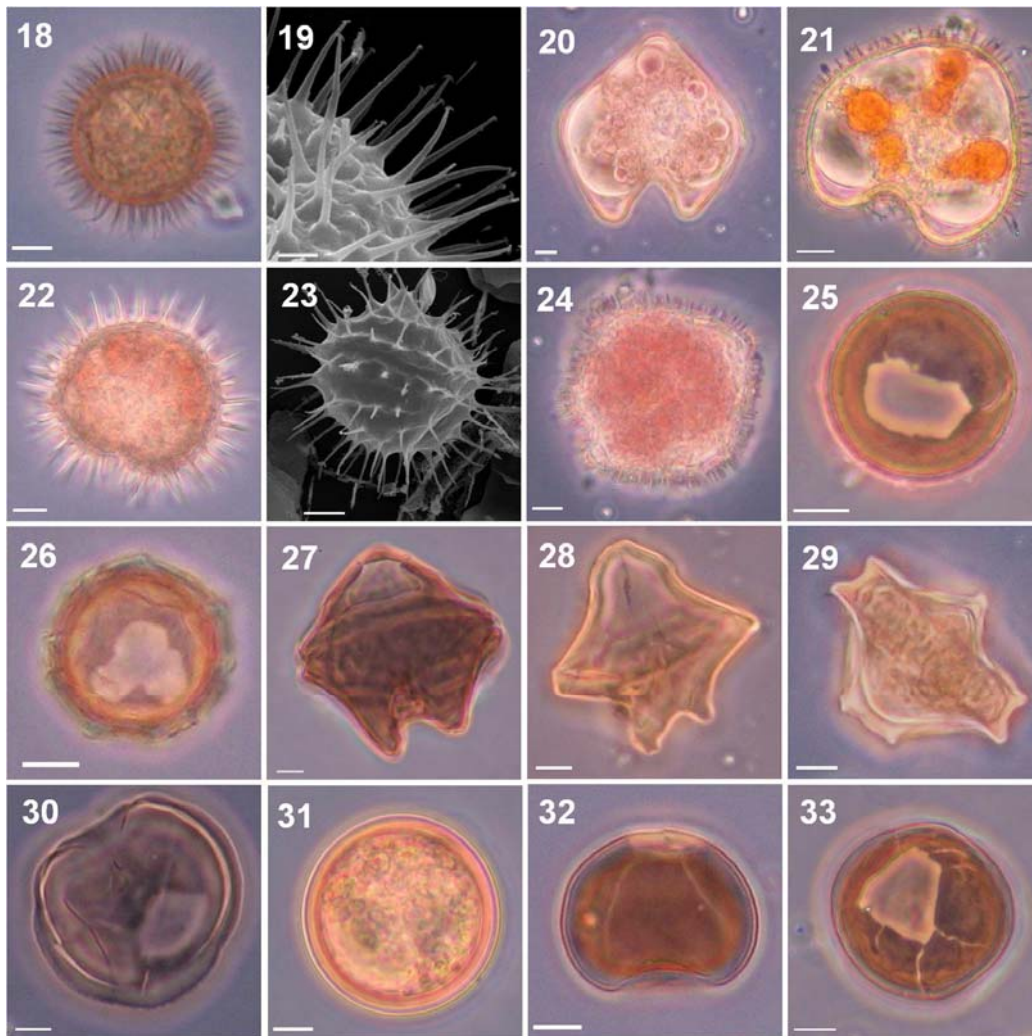


1320

1321 Figuras 2–17 Quistes de resistencia de dinoflagelados aislados desde sedimentos costeros
 1322 recientes del MICH, Sur de Chile. Todas las barras de escala de 10 μm , excepto Fig. 5, 2 μm ;
 1323 Fig. 10, 5 μm .

1324 (2, 3) *Alexandrium catenella*: (2) ML. Quiste viable, (3) ML. Quiste vacío con arqueopilo
 1325 circular (flecha negra). (4,5) *Lingulodinium polyedrum*: (4) ML. Quiste viable, (5) MEB.
 1326 Detalle de punta de procesos (flecha blanca) y superficie granulada del cuerpo del quiste
 1327 (flecha negra). (6–8) *Protoceratium reticulatum*: (6) ML. Quiste viable, (7) ML. Quiste vacío
 1328 con arqueopilo trapezoidal (flecha negra), (8) MEB. Detalle de procesos recto con terminación
 1329 plana (flecha blanca). (9,10) *Gonyaulax cf. spinifera*: (9) ML. Quiste viable, (10) MEB.

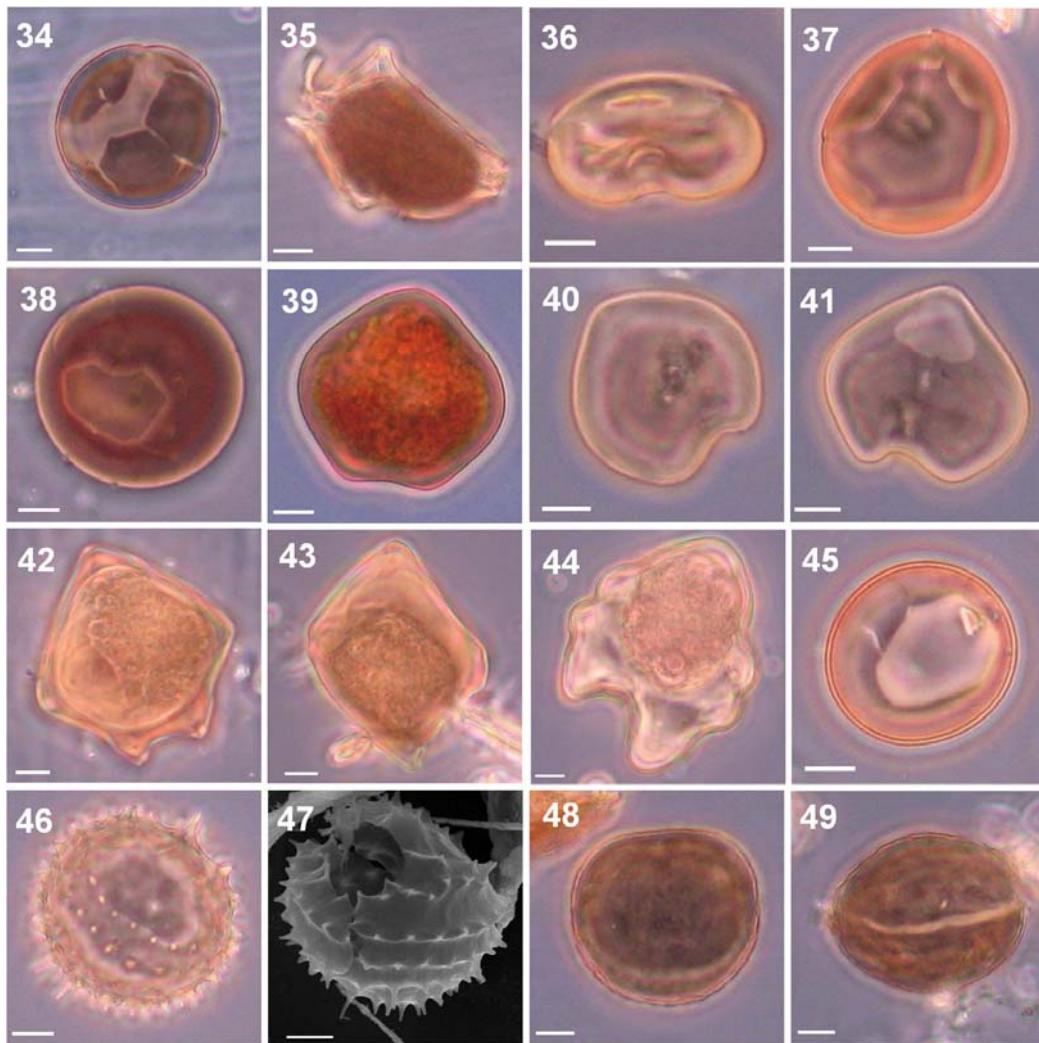
1330 Detalle de superficie del cuerpo del quiste y puntas trifurcadas con extremos bifurcados.
 1331 (11,12) *Gonyaulax* sp.2: (11) ML. Quiste viable, (12) ML. Quiste vacío con arqueopilo y
 1332 procesos unidos por proceso membranoso antapical. (13,14) *Gonyaulax* sp.3: (13) ML. Quiste
 1333 viable, (14) MEB. Quiste colapsado con detalle de red trabecular. (15) ML. *Polykrikos kofoidii*
 1334 Chatton. (16) ML. *Polykrikos schwartzii*. (17) ML. *Pentapharsodinium dalei* Indelicato et
 1335 Loeblich III.
 1336
 1337 Figures 2–17 Dinoflagellate resting cysts isolated of recent coastal sediments from the Inner
 1338 Sea of Chiloé, southern Chile. All scale bars 10 μm , except Fig. 5, 2 μm ; Fig. 10, 5 μm .
 1339 (2, 3) *Alexandrium catenella*: (2) LM. Living cyst (3) LM. Empty cyst with circular
 1340 archeopyle (black arrow). (4,5) *Lingulodinium polyedrum*: (4) LM. Living cyst, (5) SEM.
 1341 Detail of processes tips (white arrow) and granulate surface of cyst body (black arrow). (6–8)
 1342 *Protoceratium reticulatum*: (6) LM. Living cyst, (7) LM. Empty cyst with trapezoidal
 1343 archeopyle (black arrow), (8) SEM. Detail of erect processes with distally expanded tips
 1344 (white arrows), (9,10) *Gonyaulax* cf. *spinifera*: (9) LM. Living cyst, (10) SEM. Detail of cyst
 1345 body surface and trifurcate tips with bifurcate terminations. (11,12) *Gonyaulax* sp.2: (11) LM.
 1346 Living cyst, (12) LM. Empty cyst with archeopyle and processes joined by antapical
 1347 membranous process. (13,14) *Gonyaulax* sp.3: (13) LM. Living cyst, (14) SEM. Collapsed
 1348 cyst with detail of trabecular network. (15) LM. *Polykrikos kofoidii* Chatton. (16) LM.
 1349 *Polykrikos schwartzii*. (17) LM. *Pentapharsodinium dalei* Indelicato et Loeblich III.



1350

1351 Figuras 18–33. Quistes de resistencia de dinoflagelados aislados desde sedimentos costeros
 1352 recientes del MICH, Sur de Chile. Todas las barras de escala de 10 μm , excepto Fig. 19, 2 μm .
 1353 (18, 19): *Protoperidinium minutum*: (18) ML. Quiste viable, (19) MEB. Detalle de procesos
 1354 con puntas minuciosamente expandidas. (20) ML. Quiste viable de *Protoperidinium oblongum*
 1355 (Aurivillius) Parke et Dodge. (21) ML. Quiste viable de *Protoperidinium claudicans* (Paulsen)
 1356 Balech. (22,23) *Protoperidinium conicum*: (22) ML. Quiste viable, (23) MEB. Detalle de
 1357 superficie de cuerpo de quiste y procesos. (24) ML. Quiste viable de *Protoperidinium*
 1358 *pentagonum* (Gran) Balech. (25) ML. Quiste vacío de *Protoperidinium avellanum* (Meunier)
 1359 Balech. (26) ML. Quiste vacío de *Protoperidinium americanum* (Gran et Braarud) Balech.
 1360 (27) ML. Quiste vacío de *Protoperidinium leonis* (Pavillard) Balech. (28) ML. Quiste vacío de
 1361 *Protoperidinium cf. leonis* (Pavillard) Balech. (29, 30) ML. *Protoperidinium subinerme*: (29)

1362 ML. Quiste viable, (30) ML. Quiste vacío con arqueopilo hexagonal en vista apical. (31) ML.
1363 Quiste viable de *Protooperidinium* spp. (32,33) Quiste vacío de *Protooperidinium conicoide*
1364 (Paulsen) Balech: (32) ML. Quiste en vista antapical, (33) ML. Quiste en vista dorsal con
1365 arqueopilo hexagonal.
1366
1367 Figuras 18–33. Dinoflagellate resting cysts isolated of recent coastal sediments from the Inner
1368 Sea of Chiloé, southern Chile. All scale bars 10 μm , except Fig. 19, 2 μm .
1369 (18, 19): *Protooperidinium minutum*: (18) LM. Living cyst, (19) SEM. Processes detail with
1370 minutely distally expanded tips. (20) LM. Living cyst of *Protooperidinium oblongum*. (21) LM.
1371 Living cyst of *Protooperidinium claudicans*. (22,23) *Protooperidinium conicum*: (22) ML.
1372 Living cyst, (23) SEM. Detail of cyst body surface and processes. (24) LM. Living cyst of
1373 *Protooperidinium pentagonum*. (25) LM. Living cyst of *Protooperidinium avellanum*. (26) LM.
1374 Living cyst of *Protooperidinium americanum*. (27) LM. Living cyst of *Protooperidinium leonis*.
1375 (28) LM. Living cyst of *Protooperidinium* cf. *leonis*. (29, 30) LM. *Protooperidinium subinerme*:
1376 (29) LM. Living cyst, (30) LM. Empty cyst with hexagonal archeopyle in apical view. (31)
1377 LM. Living cyst of *Protooperidinium* spp. (32,33) Empty cyst of *Protooperidinium conicoide*:
1378 (32) LM. Cyst in antapical view, (33) LM. Cyst in dorsal view with hexagonal archeopyle.



1379

1380 Figuras 34–49. Quistes de resistencia de dinoflagelados aislados desde sedimentos costeros
 1381 recientes del MICH, Sur de Chile. Todas las barras de escala de 10 µm.

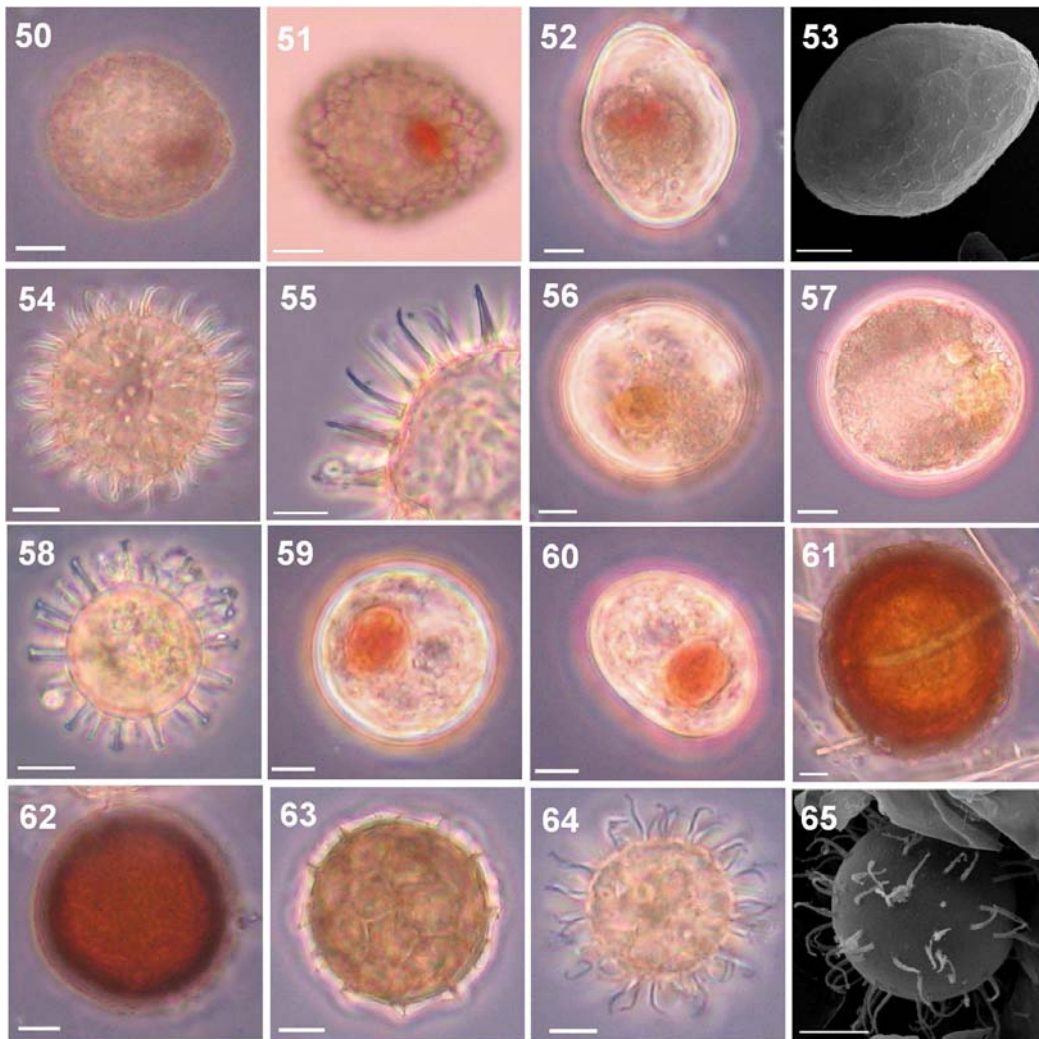
1382 (34) ML. Quiste vacío de *Protoperidinium denticulatum* (Gran et Braarud) Balech. (35–37)

1383 *Protoperidinium excentricum* (Paulsen) Balech: (35) ML. Célula con quiste en su interior en
 1384 vista lateral, (36) ML. Quiste vacío en vista antapical, (37) ML. Arqueopilo en vista dorsal.

1385 (38) ML. Quiste vacío de *Protoperidinium cf. punctulatum* (Paulsen) Balech. (39) ML. Quiste
 1386 viable de *Protoperidinium* sp.1. (40, 41) *Protoperidinium* sp. 2: (40) ML. Quiste vacío en vista
 1387 ventral, (41) ML. Quiste vacío en vista dorsal con arqueopilo hexagonal. (42,43)

1388 *Protoperidinium* sp. 3: (42) ML. Quiste viable en vista ventral, (43) ML. Quiste viable en vista
 1389 lateral. (44) ML. Quiste viable de *Protoiperidinium* sp. 4 en vista dorsal. (45) ML. Quiste
 1390 vacío de *Protoperidinium* sp. 6 con arqueopilo hexagonal. (46,47) *Protoperidinium* sp. 7: (46)

1391 ML. Quiste vacío en vista dorso-apical con arqueopilo hexagonal. (47) MEB. Quiste vacío
1392 mostrando pequeños procesos en forma de espinas cortas. (48,49) *Preperidinium meunieri*
1393 (Paulsen) Loeblich *et* Loeblich: (48) ML. Quiste vacío en vista apical, (49) ML. Quiste vacío
1394 en vista dorsal con arqueopilo cásmico.
1395
1396 Figuras 34–49. Dinoflagellate resting cysts isolated of recent coastal sediments from the Inner
1397 Sea of Chiloé, southern Chile. All scale bars 10 μ m.
1398 (34) LM. Empty cyst of *Protooperidinium denticulatum*. (35–37) *Protooperidinium excentricum*:
1399 (35) LM. Cell with cyst inside, in lateral view, (36) LM. Empty cyst in antapical view, (37)
1400 LM. Archeopyle in dorsal view. (38) LM. Empty cyst of *Protooperidinium cf. punctulatum*.
1401 (39) LM. Living cyst of *Protooperidinium* sp.1. (40, 41) *Protooperidinium* sp. 2: (40) LM.
1402 Empty cyst in lateral view, (41) LM. Empty cyst in dorsal view with hexagonal archeopyle.
1403 (42,43) *Protooperidinium* sp. 3: (42) LM. Living cyst in ventral view, (43) ML. LM. Living
1404 cyst in lateral view. (44) LM. Living cyst of *Protooperidinium* sp. 4, dorsal view. (45) LM.
1405 Empty cyst of *Protooperidinium* sp. 6 with archeopyle hexagonal. (46,47) *Protooperidinium* sp.
1406 7: (46) ML. Quiste vacío en vista dorso-apical con arqueopilo hexagonal. (47) MEB. Quiste
1407 vacío mostrando pequeños procesos en forma de espinas cortas. (48,49) *Preperidinium*
1408 *meunieri*: (48) ML. Quiste vacío en vista apical, (49) ML. Quiste vacío en vista dorsal con
1409 arqueopilo cásmico.



1410

1411 Figuras 50–65. Quistes de resistencia de dinoflagelados aislados desde sedimentos costeros
 1412 recientes del MICH, Sur de Chile. Todas las barras de escala de 10 µm.

1413 (50,51) *Scrippsiella* cf. *patagónica* Akselman et Keupp: (50) ML. Quiste viable, (51) ML.

1414 Detalle de pared formada de cristales de calcita. (52,53) *Scrippsiella* sp.: (52) ML. Quiste
 1415 viable, (53) MEB. Detalle de superficie del quiste.

1416 (54,55) cf. *Oblea acanthocysta* Kawami, Iwataki et Matsuoka: (54) ML. Quiste viable, (55) ML. Detalle de procesos
 1417 semicurvos con terminación en punta.

(56–65) Quistes no identificados: (56,57) ML. Tipo A, (58) ML. Tipo

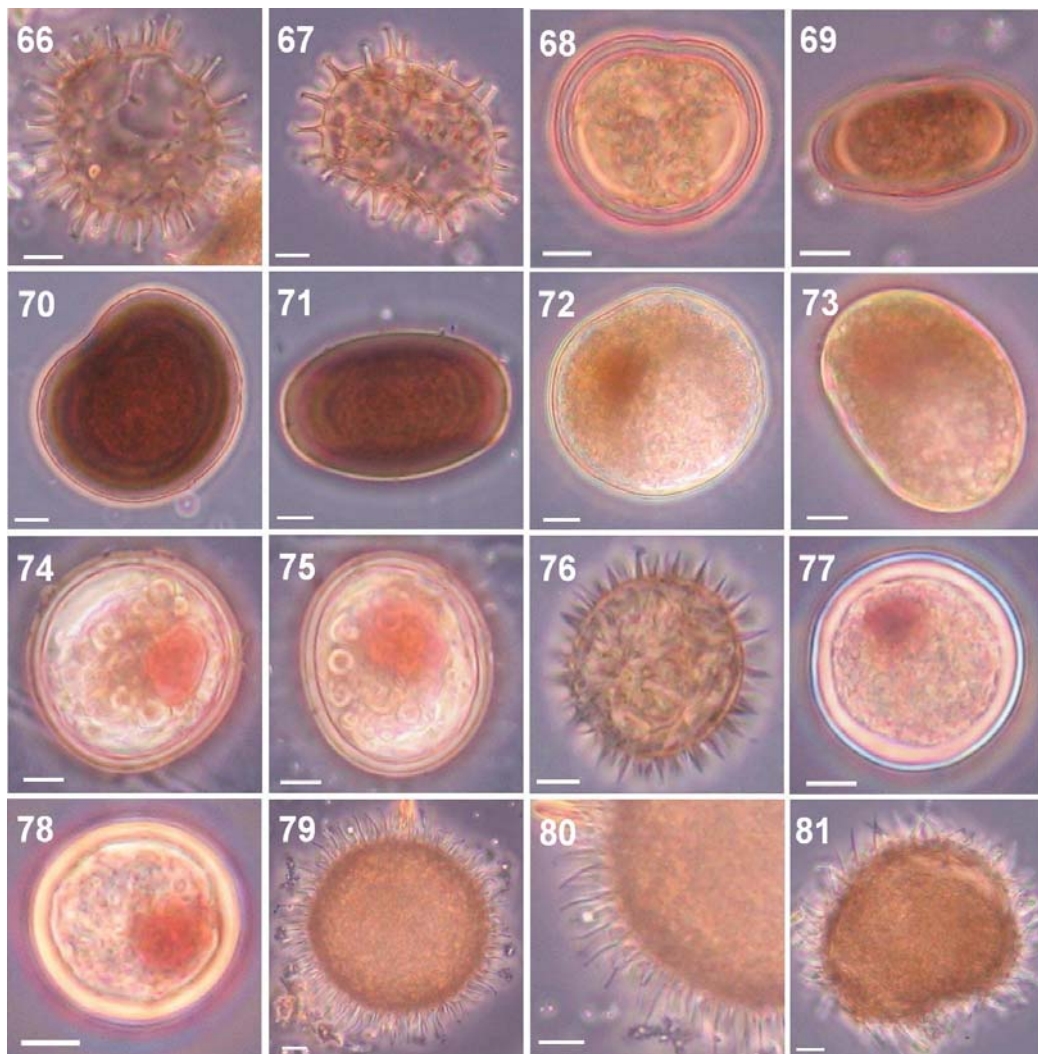
1418 B, (59,60) ML. Tipo C, (61,62) ML. Tipo D, (63) ML. Tipo E, (64,65) Tipo F: (64) ML.

1419 Quiste viable, (65) MEB. Detalle de pared y procesos.

1420

1421 Figures 50–65 Dinoflagellate resting cysts isolated of recent coastal sediments from the Inner
1422 Sea of Chiloé, southern Chile. All scale bars 10 µm.
1423 (50,51) *Scrippsiella* cf. *patagonica*: (50) LM. Living cyst, (51) LM. Detail of wall formed of
1424 calcite crystals. (52,53) *Scrippsiella* sp.: (52) LM. Living cyst, (53) SEM. Detail of cyst body
1425 surface. (54,55) cf. *Oblea acanthocysta*: (54) LM. Living cyst, (55) LM. Detail of semi-curved
1426 processes with pointed end. (56–65) Unidentified cyst: (56,57) LM. Type A, (58) LM. Type B,
1427 (59,60) LM. Type C, (61,62) LM. Type D, (63) LM. Type E, (64,65) Type F: (64) LM. Living
1428 cyst, (65) SEM. Detail of wall and processes.





1429

1430 Figuras 66–81. Quistes de resistencia de dinoflagelados aislados desde sedimentos costeros
 1431 recientes del MICH, Sur de Chile. Todas las barras de escala de 10 μ m.

1432 (66–81) Quistes no identificados: (66,67) ML. Tipo G. (68,69) ML. Tipo H. (70,71) ML. Tipo
 1433 I. (72,73) ML. Tipo J. (74,75) ML: Tipo K. (76) ML. Tipo L. (77,78) ML: Tipo M. (79,80)
 1434 ML. Tipo N: (80) Detalle de procesos finos y curvos. (81) ML. Tipo O.

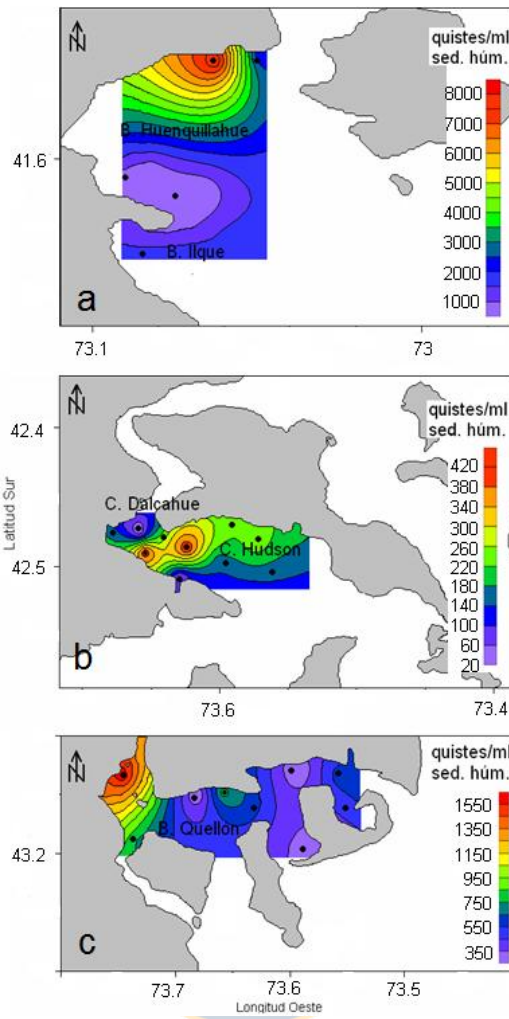
1435

1436 Figures 66–81. Dinoflagellate resting cysts isolated of recent coastal sediments from the Inner
 1437 Sea of Chiloé, southern Chile. All scale bars 10 μ m.

1438 (66–81) Unidentified cyst: (66,67) LM. Type G. (68,69) LM. Type H. (70,71) LM. Type I.
 1439 (72,73) LM. Type J. (74,75) LM: Type K. (76) LM. Type L. (77,78) LM: Type M. (79,80)

- 1440 LM. Type N: (80) Detail of slender and curved processes. Detail of slender and curved
1441 processes. (81) LM. Type O.





1442

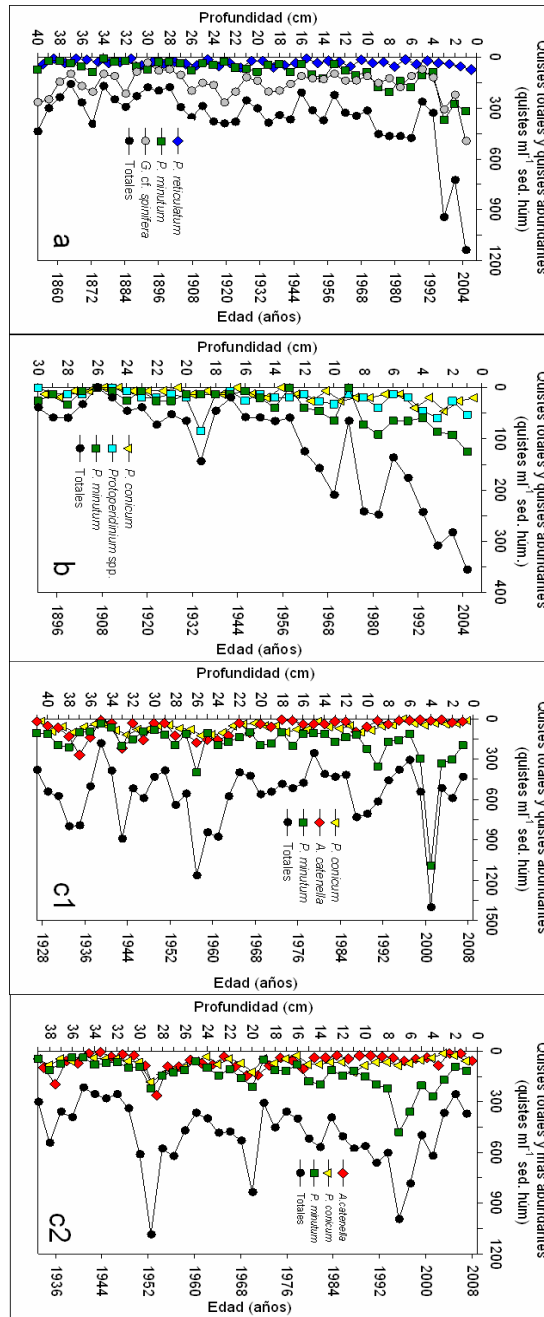
1443

1444 Figura 82 Distribución espacial y abundancia de quistes totales en sedimentos superficiales de:
 1445 (a) BHI (sitio 4), (b) CDH (sitio 11), y (c) BQ (sitios 20 y 24), en el MICH.

1446

1447 Figure 82 Spatial distribution and total cyst abundances in surface sediments of (a) BHI (site
 1448 4), (b) CDH (site 11), y (c) BQ (sites 20 and 24), in the MICH.

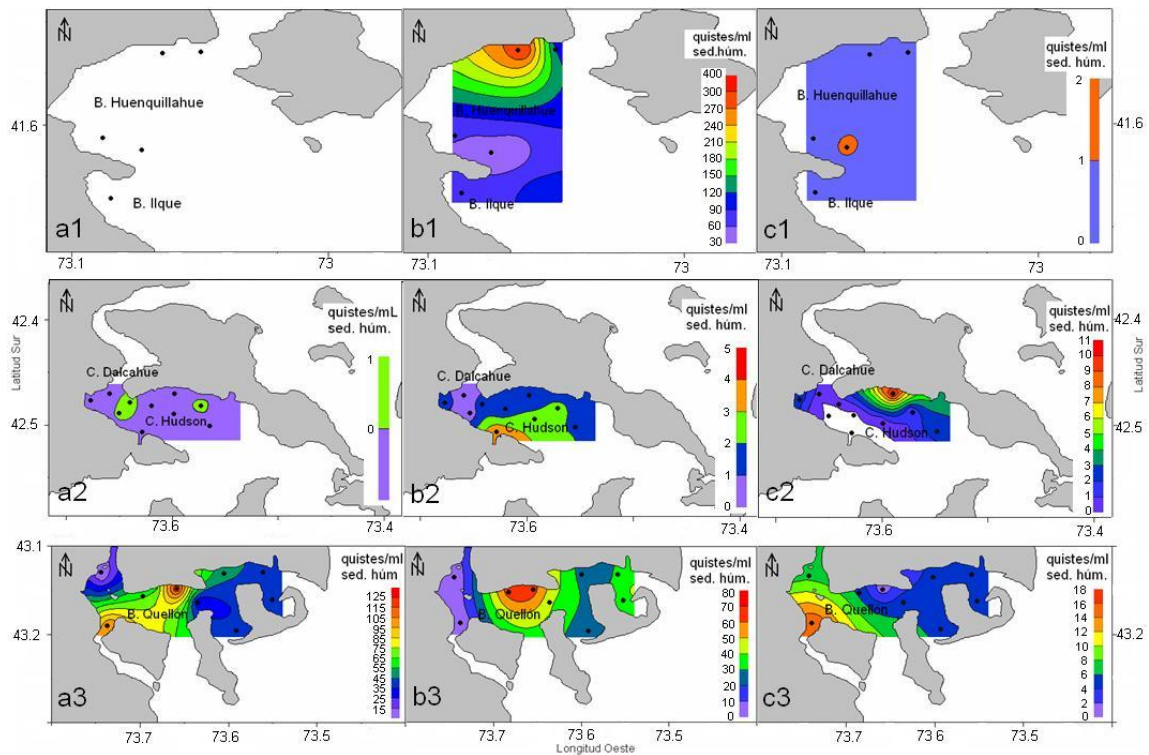
1450
 1452
 1454
 1456
 1458
 1460
 1462
 1464
 1466
 1468
 1470
 1472
 1474
 1476
 1478
 1480
 1482
 1484
 1486
 1488
 1490
 1492
 1494
 1496
 1498
 1500



1501 Figura 83 Perfiles de abundancia de quistes totales y tres especies abundantes en testigos de
 1502 sedimento de (a) BHI (sitio 4), (b) CDH (sitio 11), y (c) BQ (sitios 20 y 24), en el MICh.

1503
 1504 Figure 83 Total cyst abundance profiles, and three abundant species in sediment cores from (a)
 1505 BHI (site 4), (b) CDH (site 11), and (c) BQ (sites 20 and 24), in the MICh.

1506
1507
1508



1509
1510

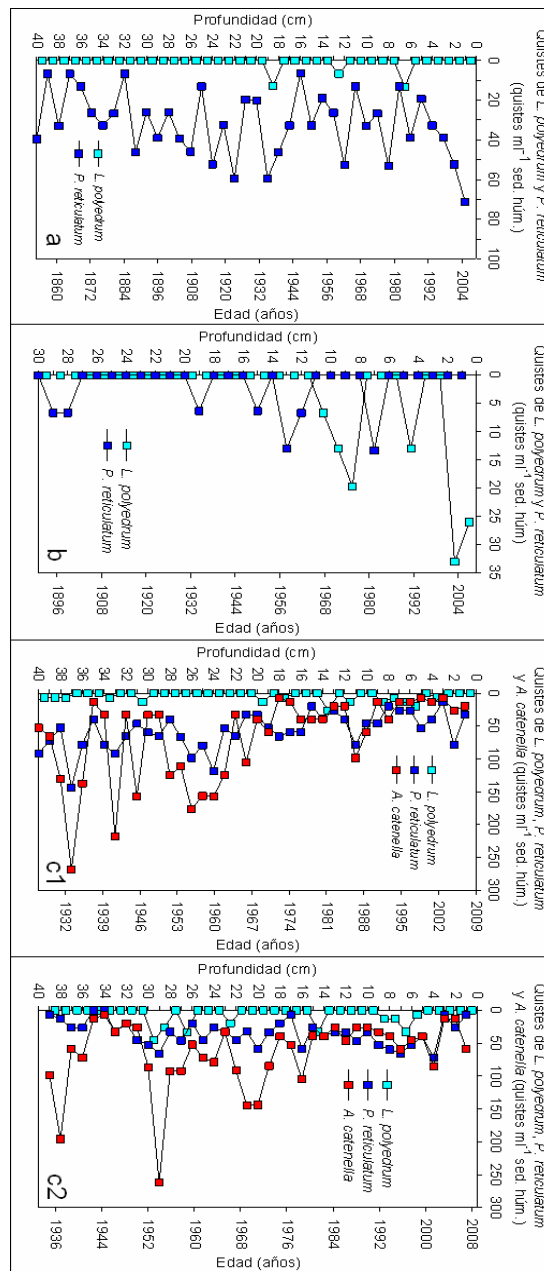
1511 Figura 84 Distribución espacial y abundancia de quistes de (a) *Alexandrium catenella*, (b)
1512 *Protoceratium reticulatum*, y (c) *Lingulodinium polyedrum* en sedimentos superficiales de
1513 BHI (a1–c1), CDH (a2–c2), y BQ (a3–c3), en el MICH.

1514

1515 Figure 84 Spatial distribution and cyst abundance of (a) *Alexandrium catenella*, (b)
1516 *Protoceratium reticulatum*, y (c) *Lingulodinium polyedrum* in surface sediments from BHI
1517 (a1–c1), CDH (a2–c2), and BQ (a3–c3), in the MICH.

1518

1520
 1522
 1524
 1526
 1528
 1530
 1532
 1534
 1536
 1538
 1540
 1542
 1544
 1546
 1548
 1550
 1552
 1554
 1556
 1558
 1560
 1562
 1564
 1566
 1567



1568 Figura 85 Perfiles de abundancia de quistes de especies tóxicas y potencialmente tóxicas en
 1569 testigos de sedimento de (a) BHI (sitio 4), (b) CDH (sitio 11), y (c) BQ (sitios 24 y 24), en el
 1570 MICH.

1571

1572 Figure 85 Cyst abundance profiles of toxic and potentially toxic species in sediment cores
 1573 from (a) BHI (site 4), (b) CDH (site 11), and (c) BQ (sites 20 and 24), in the MICH.

1575
 1577
 1579
 1581
 1583
 1585
 1587
 1589
 1591
 1593
 1595
 1597
 1599
 1601
 1603
 1605
 1607
 1609
 1611
 1613
 1615
 1617
 1619
 1621
 1622
 1623
 1624
 1625
 1626
 1627

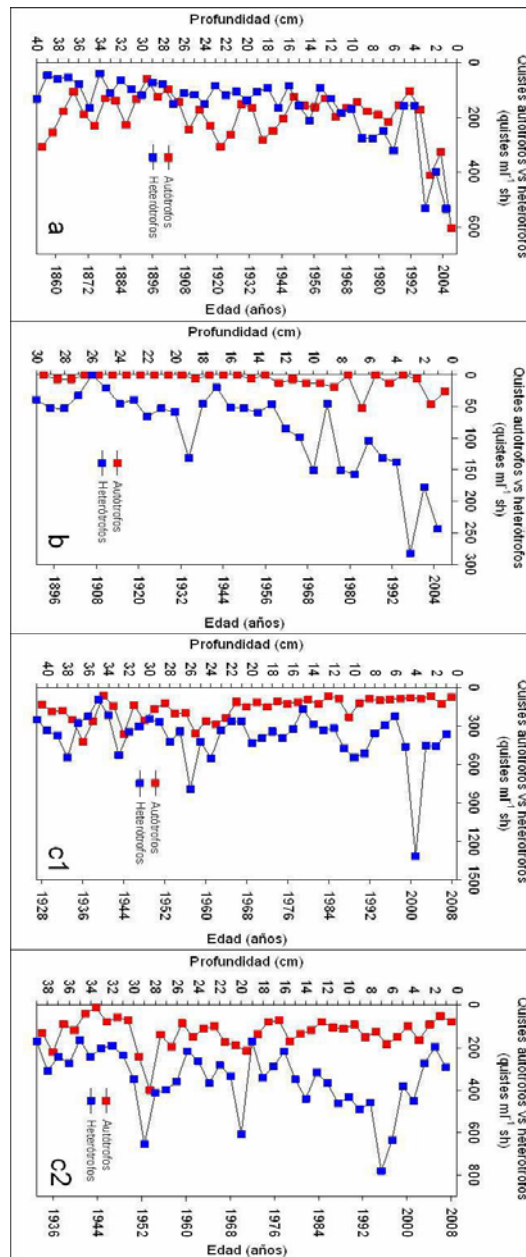
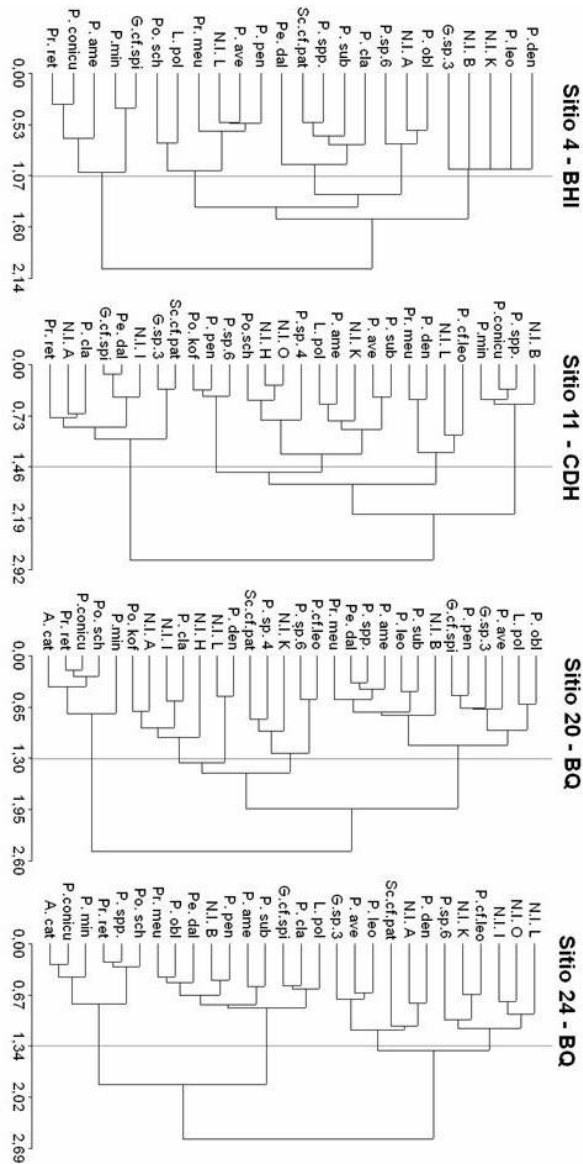


Figura 86 Perfiles de abundancia de quistes heterótrofos y autótrofos en testigos de sedimento de (a) BHI (sitio 4), (b) CDH (sitio 11), y (c) BQ (sitio 20 y 24), en el MICH.

Figure 86 Abundance profiles of heterotrophic and autotrophic cysts in sediment cores from (a) BHI (site 4), (b) CDH (site 11), and (c) BQ (sites 20 and 24), in the MICH.

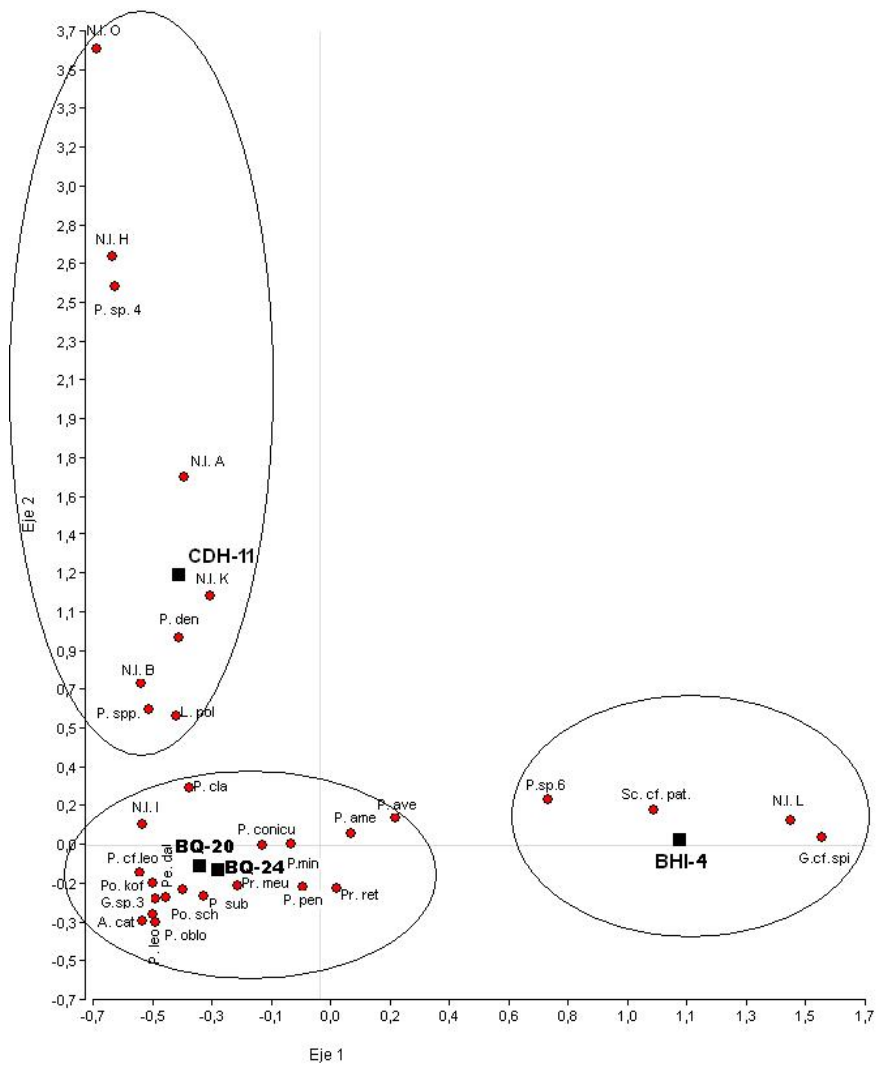
1629
 1631
 1633
 1635
 1637
 1639
 1641
 1643
 1645
 1647
 1649
 1651
 1653
 1655
 1657
 1659
 1661
 1663
 1665
 1667
 1669
 1671
 1673
 1674



1675 Figura 87. Dendrograma de índice de afinidad de Bray–Curtis entre especies de quistes de
 1676 dinoflagelados en testigos de sedimentos de BHI (sitio 4), CDH (sitio 11) y BQ (sitios 20 y
 1677 24).

1678
 1679 Figure 87. Bray–Curtis’ affinity index cluster between dinoflagellates cyst species in sediment
 1680 cores from BHI (site 4), CDH (site 11), y BQ (sites 20 and 24).

1681



1682

1683 Figura 88. Riqueza de especie determinada por análisis de correspondencia en testigos de
1684 sedimento de BHI, CDH, y BQ en el MICH.

1685

1686 Figure 88. Species richness determined by correspondence analysis of sediment cores from
1687 BHI, CDH, and BQ in the MICH.

4.- DISCUSIÓN

4.1. Composición de ensamblajes de quistes de dinoflagelados

Este es el primer trabajo en Chile que da cuenta del registro temporal y espacial de ensamblajes de quistes de dinoflagelados en la costa del Mar Interior de Chiloé, una de las zonas comerciales más productivas de Chile en el ámbito de cultivo de salmónidos, desembarcos de mariscos y turismo. El estudio se basó en 24 testigos de sedimento, encontrándose en todos ellos quistes de resistencia. De los 49 morfotipos encontrados en los sedimentos de BHI, CDH y BQ, 24 fueron identificados a nivel de especie, representando 10 géneros. Esto constituye el mayor registro de quistes de dinoflagelados en Chile (ver Lembeye, 2004; Alves-de-Souza et al., 2008). Del total de especies, hubo 25 heterótrofas, 9 autótrofas, y 15 no identificadas taxonómicamente. Aquí presentamos en detalle morfotipos que no han sido previamente descritos en la literatura, aumentando de esta forma el conocimiento de quistes de dinoflagelados del sur de Chile.

Los ensamblajes de quistes presentaron una diversa composición taxonómica, similar a la registrada para otros sitios neríticos del hemisferio sur (Baldwin, 1987; Bolch & Hallegraeff, 1990; Sonneman & Hill, 1997; Pitcher & Joyce, 2009; McMinn et al., 2010). En las áreas de estudio, los ensamblajes de quistes fueron dominados principalmente por especies Peridinales heterótrofos, siendo los protoperidinioides los más frecuentes y abundantes. Especies como *Protoperidinium minutum* y *Protoperidinium conicum* destacaron sobre el resto al encontrarse en todos los sitios de muestreo en altas densidades (hasta 1113 y 983 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo, respectivamente). El 51% de los quistes identificados en este estudio son heterótrofos (Peridinales y Gymnodinales), de los cuales los protoperidinioides constituyeron el 92%. Matsuoka (1999) y McMinn (1992) concluyeron que un incremento en quistes heterótrofos es probablemente un buen indicador de eutrofización costera, y que quistes protoperidinioides se asocian con altas concentraciones de nutrientes. Cambios en el ambiente, constituidos principalmente por incremento de nutrientes como nitrato, fosfato y sílice mejoran la activa reproducción de varios grupos del fitoplancton (Conley et al., 1993; Matsuoka, 1999; Parson et al., 2002; Dale, 2009). Esto lleva a que diatomeas y flagelados autótrofos (incluyendo dinoflagelados y rafidofíceas) puedan formar grandes floraciones en

aguas costeras, y consecuentemente incrementar la concentración de quistes de dinoflagelados en los sedimentos (Matsuoka & Shin, 2010). Además, estos grupos autótrofos son presas de dinoflagelados heterótrofos, siendo las diatomeas una de las dietas preferentes para los protopteridinioides (Jacobson & Anderson, 1986). En consecuencia, este incremento puede reflejar una abundante ocurrencia de dinoflagelados heterótrofos en la columna de agua, dejando plasmado su registro en los sedimentos mediante quistes.

En gran parte de la costa del Mar Interior de Chiloé se desarrollan, a menor y mayor escala, actividades productivas (e.g., acuicultura). Si consideramos que existen análisis de las concentraciones de nutrientes que muestran altos valores de nitrógeno, y que además aumentan en las cercanías de las balsas-jaula utilizadas para el cultivo de los salmonídeos (Buchmann & Fort, 2005), podemos inferir que el predominio de quistes de especies heterótrofas ocurre debido al aumento de nutrientes en la columna de agua y el consiguiente aumento de fitoplancton, entre ellas diatomeas, y los dinoflagelados productores de quistes (Dale et al., 1999). Además, parece razonable reflexionar que una menor abundancia de dinoflagelados autótrofos, puede deberse también a una disminución en la penetración de la luz provocada por el aumento de la producción de diatomeas en aguas superficiales (efecto sombra), o también debido al mayor material particulado suspendido proveniente de las fuentes de contaminación (Dale, 2009). No obstante, el incremento en las abundancias de ciertas especies autótrofas también puede llegar a ocurrir. En sedimentos de BHI quistes del autótrofo *Gonyaulax* cf. *spinifera* alcanzaron elevadas concentraciones en comparación a quistes de especies heterótrofas. De acuerdo a Matsuoka y Shin (2010), la señal de eutrofización registrada en los ensambles de quistes de dinoflagelados puede variar con los diferentes tipos de estuarios como los de Bahía de Tokio de Japón y el fiordo Oslo de Noruega (Dale et al., 1999; Matsuoka, 2001; Pospelova et al., 2002). Por ejemplo, quistes de *L. polyedrum* (*L. machaerophorum*) han sido utilizados como un indicador de bajas salinidades, y esta especie también es abundante en condiciones de altos nutrientes en el fiordo Oslo (Dale et al. 1999). Pospelova et al. (2002) también sugirió que quistes de *Gonyaulax* (*Spiniferites* spp.) son los ensambles más abundantes en bajas salinidades (5–15 PSU), coincidiendo con nuestros registros de *Spiniferites ramosus* en sedimentos de BHI, donde éstos alcanzaron las concentraciones más elevadas registradas en el sur de Chile, y donde los valores de salinidades superficial son bajos (Sievers & Silva, 2006).

Altas abundancias de quistes en los sedimentos pueden indicarnos que las condiciones ambientales de la columna de agua superficial son más adecuadas para la producción de quistes de estas especies, en relación a otras que presentan menores densidades (Zonneveld, 1997). A pesar de la frecuente ocurrencia y altas abundancias de quistes Perdiniales heterótrofos, también fue posible registrar elevadas densidades de quistes de especies autótrofas pertenecientes a Gonyaulacales. Este grupo fue el segundo en dominar los ensambles de quistes del Mar Interior de Chiloé, y su importancia radica en que son considerados, a nivel mundial, como uno de los grupos más nocivos al presentar entre sus integrantes a variadas especies tóxicas (e.g., *Alexandrium* spp.). En esta investigación se identificaron los quistes del dinoflagelado tóxico *Alexandrium catenella*, y de los dinoflagelados potencialmente tóxicos para el sur de Chile *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum*. El primero es conocido por producir toxinas del tipo paralizantes (PSP) en Chile y el mundo (Anderson et al., 1995; Krock et al., 2007; Aguilera-Belmonte et al., 2010) y los otros dos por presentar cepas con toxinas cardiotoxicas (yesotoxinas, YTXs) en diversas partes del mundo, tales como, como Rusia, Estados Unidos, Escocia y Sudáfrica (Morton et al., 2007; Paz et al., 2007; Howard et al., 2008, Krock et al., 2008). En Chile sólo se ha comprobado la producción de YTXs por parte de *Protoceratium reticulatum* para cepas del norte del país (ver Álvarez et al., 2011), faltando dilucidar la especie fuente primaria de toxinas para el sur de Chile. *Alexandrium catenella* y *Protoceratium reticulatum* alcanzaron en sedimentos profundos de BQ y BHI, respectivamente, las más altas densidades de quistes en el sur de Chile (Lembeye, 2004; Alves-de-Souza et al., 2008; Seguel et al., 2005a, 2005b, 2010; Seguel & Sfeir, 2010) demostrando que las condiciones ambientales (e.g. temperatura del agua, salinidad, luz, patrones de circulación del agua y nutrientes) del Mar Interior de Chiloé son favorables para el crecimiento poblacional y la producción de quistes de resistencia. Itakura & Yamaguchi (2001) sugieren que aumentos poblacionales de *Alexandrium tamarense* ocurren durante ventanas óptimas de temperatura en períodos de primavera-verano. Por lo tanto, el registro de quistes en los sedimentos da la potencialidad de futuros eventos tóxicos si se reúnen las condiciones ambientales óptimas para el crecimiento poblacional y la germinación de los quistes. Caso distinto ocurrió con las abundancias de *Lingulodinium polyedrum*. Este dinoflagelado presentó una baja densidad y una menor frecuencia de ocurrencia de quistes en sedimentos, lo cual podría explicar su nulo registro de su estado

móvil en investigaciones planctónicas (Avaria, 1970; Avaria et al., 1997, 2003, 2004; Cassis et al., 2002; Guzmán et al., 2010). No obstante, la presencia de *Lingulodinium polyedrum* y *Protoceratium reticulatum* en el Mar Interior de Chiloé dan la potencialidad de brotes tóxicos considerando que Yasumoto & Takizawa (1997) confirmaron la presencia de YTXs en mariscos colectados en el Archipiélago de los Chonos, no así su fuente primaria. Otro autótrofo que consiguió una elevada presencia en los sedimentos del Mar Interior de Chiloé (BHI, sitio 2) fue *Gonyaulax* cf. *spinifera* alcanzando la más alta densidad (hasta 9320 quistes mL⁻¹ sedimento húmedo) para un dinoflagelado en el sur de Chile (Lembeye, 2004; Alves-de-Souza et al., 2008; Seguel et al., 2005a, 2005b, 2010; Seguel & Sfeir, 2010). Pospelova et al. (2002) sugieren que *Spiniferites* spp. son los ensamblajes de quistes más abundantes en bajas salinidades (5-15). Esto podría explicar las altas abundancias de *G.* cf. *spinifera* (= *Spiniferites ramosus*) en BHI dado que el seno de Reloncaví presenta bajas salinidades debido al alto aporte de agua dulce provenientes de las precipitaciones, escurrimiento costero y glaciares, y la descarga de los ríos Petrohue, Cochamó y Puelo ubicados en el Estuario de Reloncaví con flujos medios anuales de 278, 20, 670 m³ s⁻¹, respectivamente (Sievers 2006, Silva et al. 2009). En contraste, no hay importantes fuentes cursos de agua en la costa de la Isla de Chiloé donde sus abundancias fueron bajas. Esta especie no es tóxica, pero su elevada densidad en los sedimentos podría indicarnos que se alcanzó una alta abundancia de células vegetativas en la columna de agua superficial, éstas podrían provocar un agotamiento del oxígeno y los nutrientes provocando un daño físico de forma indirecta a organismos pelágicos (Smayda, 1997), lo cual conllevaría un fuerte impacto sobre actividades productivas (e.g., acuicultura) de la región (Fuentes et al., 2008).

4.2. Distribución espacial de quistes

La construcción de mapas de abundancias de quistes totales, y particularmente de especies tóxicas o potencialmente tóxicas, son herramientas útiles para indicar áreas donde han ocurrido floraciones, o donde el crecimiento vegetativo puede ocurrir en el futuro (Anderson et al., 1982; Anderson & Keafer, 1985). El registro de quistes de dinoflagelados en el Mar Interior de Chiloé mostró que las mayores abundancias se encontraron en sectores donde hubo un mayor predominio de sedimento fino, y las menores donde el sedimento fue

más grueso, concordando con los resultados obtenidos por Nehering (1993) en su investigación de quistes de dinoflagelados realizada en sedimentos superficiales en el Mar del Norte. Esto es debido a que los quistes de dinoflagelados se comportan como partículas finas (Dale, 1983) sedimentando en sectores donde las forzantes hidrológicas son menores. La formación de reservorios de quistes en sectores protegidos otorga una importante información para indicarnos potenciales focos de floraciones tóxicas o nocivas en el Mar Interior de Chiloé. La diversidad de quistes entre BHI, CDH, y BQ se presentó de distinta forma, disminuyendo ésta desde sur a norte (S-N). Este patrón de diversidad S-N puede estar relacionado al transporte por corrientes locales y barreras topográficas tales como el Paso Desertores que actuaría como una barrera natural restringiendo el transporte de material orgánico fino (incluido los quistes) hacia en norte. Esto ocurriría debido al modelo de circulación estuarina que presenta el Mar Interior de Chiloé con flujos de salida de agua dulce superficial y flujos de entrada de agua salada profunda (Silva et al., 1995). De acuerdo a Sievers & Silva (2008) la región de aguas interiores del sur de Chile mostrarían en general una estructura de dos capas, con una capa superior de agua estuarina alcanzando profundidades 0–20 y 30 m, que fluye hacia fuera de los canales y golfos alejándose de las fuentes de agua dulce, y una capa profunda que entra principalmente por Paso Boca del Guafo desde el océano, bifurcándose hacia el norte hasta el Seno de Reloncaví, y al sur hasta el estero Elefantes. Debido a este modelo, los quistes depositados en sedimentos someros al sur de Islas Desertores, no traspasarían estas islas limitando su paso hacia el norte, quedando, por lo tanto, alojados en zonas someras y protegidas, tal como es el caso de BQ. En consecuencia, de acuerdo a nuestros resultados sobre distribución de quistes de dinoflagelados en el Mar Interior de Chiloé, y particularmente sobre los quistes del dinoflagelado tóxico *Alexandrium catenella*, áreas localizadas, tales como la franja costera de BQ pueden ser definidas como una zona de retención de quistes, confirmando la hipótesis que la distribución espacial de quistes está determinada principalmente por barreras topográficas y el sistema de corrientes presentes en el Mar Interior de Chiloé.

4.3. Distribución temporal de quistes

El flujo de ^{210}Pb desde la atmósfera y la columna de agua hacia los sedimentos, y su posterior enterramiento y decaimiento radioactivo puede ser usado para estimar la edad de los estratos (*i.e.*, relaciones edad-profundidad) bajo condiciones adecuadas, lo que a su vez permite calcular las tasas de acumulación una vez establecida la geocronología de los sedimentos (Salamanca & Jara, 2003). Esta información, unida a la emanada de las abundancias de quistes de dinoflagelados en sectores donde ocurre la sedimentación de partículas, da la potencialidad de registrar procesos biológicos ocurridos en la columna de agua en el pasado.

Nuestros perfiles verticales de abundancia de quistes totales en sedimentos de Mar Interior de Chiloé, muestran que números significativos de quistes fueron encontrados a lo largo de las columnas sedimentarias, indicando que floraciones de dinoflagelados, o períodos de alta productividad de los estados vegetativos han ocurrido durante los últimos 150 años. Esto indica de manera general, que las condiciones ambientales de la columna de agua superficial han sido adecuadas para ciertas especies o grupos (e.g. heterótrofos), con su correspondiente mayor registro de quistes en sedimentos, en comparación a otras especies o grupos con menor presencia (Zonneveld, 1997). Los perfiles de abundancias de quistes de especies heterótrofas y autótrofas indican que especies heterótrofas han aumentando su abundancia relativa en la columna de agua durante el tiempo. Este aumento progresivo ha sido fuertemente correlacionado con al aumento de nutrientes en aguas costeras (Matsuoka, 1999; Shin et al., 2007; Matsuoka & Shin, 2010) debido al aumento en la producción de diatomeas (Conley et al., 1993; Parsson et al., 2002), pero también por la disminución de especies autótrofas (Dale, 2009). Estos cambios positivos en abundancia de quistes en los sedimentos, particularmente durante las últimas tres décadas, mostraría una mejor adaptación de los estados vegetativos al medio marino incrementando su desarrollo poblacional en respuesta a cambios en la concentración de nutrientes del Mar Interior de Chiloé. Por lo tanto, son necesarios estudios de fitoplancton con series de datos de largo alcance para realizar correlaciones correctas con estudios de quistes de dinoflagelados en columnas sedimentarias, logrando de esta forma, generar información útil para dilucidar los cambios ecológicos de los dinoflagelados en respuesta a los cambios ambientales del Mar Interior de Chiloé.

De acuerdo a los resultados de conglomerados obtenidos de los testigos de sedimento de BQ, la conformación de grupos particulares de especies (*Protoperidinium minutum*, *Protoperidinium conicum*, *Protoceratium reticulatum* y *Polykrikos schwartzii*) que acompañaron a *Alexandrium catenella* en el tiempo desde ca.1929, nos señala que son especies adaptadas o aclimatadas a sus regímenes ambientales (e.g., temperatura del agua, salinidad, luz, patrones de circulación del agua, y nutrientes) como es sugerido por Levandowsky & Kaneta (1987). De acuerdo a estos registros, se acepta la hipótesis que los quistes de *Alexandrium catenella* se encuentran acompañados por un grupo particular de especies desde comienzos de sus registros.

Cambios en las características ambientales (e.g., temperatura, salinidad, horas de luminosidad) son factores que controlan la producción de quistes (Kremp & Heiskanen, 1999; Sgrosso et al., 2001; Kremp & Parrow, 2006), lo cual confirmaría el planteamiento que en aguas costeras templadas del sur de Chile, puede haber una interacción de variables que influyen en la producción primaria (e.g., nutrientes o limitación de luz) como se sugiere para algunas áreas en fiordos (Pizarro et al., 2000). Esto también es confirmado mediante el análisis de correspondencia que evidenció que BQ es el área que presenta condiciones más adecuadas para las especies de dinoflagelados presentando el mayor número de ocurrencias de las especies nocivas e inocuas. Se sugiere para investigaciones futuras, utilizar a BQ como área clave para el estudio de quistes de dinoflagelados.

De acuerdo a los perfiles de abundancia temporal de quistes de especies tóxicas y potencialmente tóxicas, éstos nos demuestran que *Alexandrium catenella*, *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum* han sido dinoflagelados habituales en el Mar Interior de Chiloé. No obstante, sus poblaciones se presentan en concentraciones distintas. La baja abundancia de *Lingulodinium polyedrum* en las tres áreas de estudio, concuerda con la nula presencia de esta especie en estudios de plancton del sur de Chile (Avaria, 1970; Avaria et al., 1997; Cassis et al., 2002; Avaria et al., 2003, 2004; Guzmán et al., 2010). Además, la alta capacidad de migración vertical de esta especie (Zonneveld et al., 2010) dificultaría aún más su identificación en muestras de plancton (Salgado et al., 2011). En sedimentos de BQ, se registraron quistes de *Alexandrium catenella* en sedimentos correspondientes a sedimentaciones ocurridas en el año 1929 aproximadamente. Este registro causa sorpresa e induce a la reflexión de cómo se formaron los bancos de quistes de una microalga que no

“debió” aparecer debido a que en ese período no se conocían registros en Chile. Datos históricos muestran que *A. catenella* fue registrada por primera vez en la región de Magallanes (~54° S) (y de Sudamérica también) en 1972 (Guzmán et al., 1975a). En 1981 y 1989 se registran dos brotes aislados en la misma región (Guzmán et al., 2002). Posteriormente su distribución se extendió más al norte, siendo detectada en la región de Aysén (~44– 48° S) en 1992 (Muñoz et al., 1992; Uribe et al., 1995) y estando desde 1994 de forma continua en sus aguas, para ser detectada, por primera vez en 1998 al sur de Chiloé en región de Los Lagos (Lembeye et al., 1998). El primer evento de crecimiento masivo en esta última región está registrado para el 2002 en las afueras de Quellón (García et al., 2004; Villaroel, 2004; Lembeye, 2006). En consecuencia, si comparamos el inicio de su registro en sedimentos de BQ con la cronología de sus eventos en Chile, podemos descartar la expansión geográfica de la microalga desde sur a norte, tanto por causas naturales (corrientes) o antropogénicas (transplante de mariscos o *wellboats*). Sin embargo, la falta de registro de las poblaciones móviles que generaron los quistes en BQ, pudieron ser una consecuencia de floraciones o eventos de alta productividad de su estado vegetativo, tanto en el lugar sur de Islas Desertores como también de eventos más oceánicos.

La presencia de quistes de *Alexandrium catenella*, *Protoceratium reticulatum* y *Lingulodinium polyedrum* en sedimentos del Mar Interior de Chiloé dan la alerta de potenciales semilleros para la iniciación de futuras floraciones y subsecuentes brotes de tóxicos. Dentro del Mar Interior de Chiloé hay varios mecanismos físicos (e.g., bioperturbación, corrientes de fondo, o de marea) que pueden potencialmente resuspender los quistes depositados en los sedimentos superficiales, y por lo tanto, introducirlos a la zona fótica y contribuir al desarrollo de futuras poblaciones vegetativas. Esta información sobre el lugar de sus reservorios es de gran relevancia para una de las zonas costeras más importantes para el desarrollo del país.

4.4. Conclusiones

- La dinámica oceanográfica y la presencia de barreras naturales juegan un rol fundamental en la distribución de los quistes en los sedimentos. Los patrones de distribución y abundancia de ensambles de quistes en el Mar Interior de Chiloé indican que Bahía Quellón y sus alrededores es un ambiente adecuado para la retención y acumulación de quistes.
- Los quistes de dinoflagelados son una herramienta útil para la reconstrucción paleoambiental de eventos FANs debido a su potencialidad de conservación en los sedimentos.
- Se descarta la teoría de transporte de quistes de *Alexandrium catenella* desde la región de Aysén y Magallanes hacia la región de Los Lagos, debido a la presencia de los quistes de la microalga en sedimentos de Bahía Quellón y sus alrededores desde principios del siglo 20, robusteciendo la idea de una producción de quistes por poblaciones móviles locales o costero-oceánicas.
- Quistes de dinoflagelados pueden ser utilizados como *proxy* ambiental debido a su potencialidad de reflejar las condiciones (nutrientes, salinidad, temperatura) de la columna de agua al momento de su producción.
- Quistes de especies de dinoflagelados particulares pueden dar la potencialidad de aparición de quistes de *Alexandrium catenella* en sedimentos.

5.- REFERENCIAS

- Aguilera-Belmonte, A., I. Inostroza, J. M. Franco, P. Riobó, and P. Gómez. 2010. The growth, toxicity and genetic characterization of seven strains of *Alexandrium catenella* (Whedon and Kofoid) Balech 1985 (Dinophyceae) isolated during the 2009 summer outbreak in southern Chile. *Harmful Algae*, doi:10.1016/j.hal.2011.09.006
- Aller, R., L. Benninger, and K. Cochran. 1980. Tracking particle-associated processes in nearshore environments by using ²³⁴Th/ ²³⁸U disequilibrium. *Earth and Planetary Science Letter* 47: 161–175.
- Álvarez, G., E. Uribe, R. Díaz, M. Braun, C. Mariño, and J. Blanco. 2011. Bloom of the Yessotoxin producing dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* (Dinophyceae) in Northern Chile. *Journal of Sea Research* 65: 427–434.
- Alves-de-Souza, C., D. Varela, F. Navarrete, P. Fernández, and P. Leal. 2009. Distribution, abundance and diversity of modern dinoflagellate cyst assemblages from southern Chile (43–54° S). *Botanica Marina* 51: 399–410.
- Anderson, D. M., and D. Wall. 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarens* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellates blooms. *Journal of Phycology* 14: 224–234.
- Anderson, D. M. 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarens* (Dinophyceae) hypnozygotes. *Journal of Phycology* 16: 166–172.
- Anderson, D. M., D. G. Aubrey, M. A. Tyler, and D. W. Coats. 1982. Vertical and horizontal distributions of dinoflagellate cysts in sediments. *Limnology and Oceanography* 27: 757–765.
- Anderson, D. M., and B. A. Keafer. 1985. Dinoflagellate cyst dynamics in coastal and estuarine waters. *In*: Anderson, D. M., A. W. White, and D. G. Baden (eds.). *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier Science Publishing Company: 219–224.
- Anderson, D. M., D. M. Kulis, and B. J. Binder. 1984. Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarens*: cyst yield in batch cultures. *Journal of Phycology* 20(3): 418–425.
- Anderson, D. M., C. Taylor, and E. Armbrust. 1987. The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. *Limnology and Oceanography* 32(2): 340–351.
- Anderson, D. M., F. Fukuyo, and K. Matsuoka. 1995. Cyst methodologies. *In*: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, and A. Cembella (eds.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*. IOC Manual and Guides No. 33, 229–249., International Oceanographic Commission of UNESCO.
- Anderson D. M. 1998. Physiology and Bloom Dynamics of Toxic *Alexandrium* species, with Emphasis on Life Cycle Transitions. *In*: Anderson, D. M., A. D. Cembella, and G. M. Hallegraeff (eds.), *Physiological Ecology of harmful Algal Blooms*, NATO ASI Series, Vol G 41, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Anderson, D. M., P. M. Glibert, and J. M. Burkholder. 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition and consequences. *Estuaries* 25(4b): 704–726.
- Avaria, S. 1970. Fitoplancton de la expedición del “Doña Berta” en la zona Puerto Montt-Aysén. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 14(2): 1–17.

- Avaria, S., D. Cassis, P. Muñoz, & P. Vera. 1997. Distribución del microfitoplancton marino en aguas interiores del sur de Chile en Octubre de 1995 (Crucero Cimar-Fiordo 1). *Ciencia y Tecnología del Mar* 20: 107–123.
- Avaria, S., C. Cáceres, P. Castillo, & P. Muñoz. 2003. Distribución del microfitoplancton marino en la zona Estrecho de Magallanes-Cabo de Hornos, Chile, en la primavera de 1998 (Crucero Cimar-Fiordos 3). *Ciencia y Tecnología del Mar*: 26(2): 79–96.
- Avaria, S., C. Cáceres, & P. Muñoz. 2004. Distribución del microfitoplancton marino entre el Golfo Corcovado y el Estero Elefantes en la primavera de 1998 y en el verano de 1999 (Crucero Cimar-Fiordos 4). *Ciencia y tecnología del Mar* 27(1): 17–47.
- Balech, E., 1995. The Genus *Alexandrium* Halim (Dinoflagellata). Sherkin Island Marine Station, Cork, Ireland. 151 pp.
- Baldwin, R. P. 1987. Dinoflagellate resting cysts isolated from sediments in Marlborough Sounds, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21: 543–553.
- Blackburn, S. I., G. M. Hallegraeff, and C. Bolch. 1989. Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania, Australia. *Journal of Phycology* 25: 577–90.
- Binder J. B, and D. M Anderson. 1990. Biochemical composition and metabolic activity of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *Journal of Phycology* 26: 289–298.
- Bolch, C., and G. M. Hallegraeff. 1990. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina*, 33:173–192
- Borgel, R., 1970. Geomorfología de las regiones australes de Chile. *Revista Geológica de Chile* 21: 135–140.
- Bravo, I., R. I. Figueroa, E. Garcés, S. Fraga, and A. Massanet. 2010. The intricacies of dinoflagellate pellicle cysts: The example of *Alexandrium minutum* cysts from a bloom-recurrent area (Bay of Baiona, NW Spain). *Deep Sea Research* 57: 166–174.
- Buschmann, A. 2005. Marea Roja y Salmonicultura en el Sur de Chile. Publiciones Oceana, 14 pág.
- Buschmann, A., & A. Fortt. 2005. Efectos ambientales de la acuicultura intensiva y alternativas para un desarrollo sustentable. *Ambiente y Desarrollo* 21(3): 58–64.
- Cáceres, M., A. Valle-Levinson, and M. Bello. 2008. Residual flow over a bump in Quellón Bay. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3): 629–639.
- Cassis, D., P. Muñoz, & S. Avaria. 2002. Variación temporal del fitoplancton entre 1993 y 1998 en una estación fija del Seno Aysén, Chile (45°26'S 73°00'W). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 37(1): 43–65.
- Conley, D. J., C. L. Schelske, and E. F. Stoermer. 1993. Modifications of the biochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* 101: 179–192.
- Clément, A., A. Aguilera, & C. Fuentes. 2002. Resumen. XXII Congreso Ciencias del Mar. Valdivia, UACH. Chile.
- Cho, Y., K. Hiramatsu, M. Ogawa, T. Omura, T. Ishimaru, and Y. Oshima. 2008. Non-toxic and toxic subclones obtained from a toxic clonal culture of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae). Toxicity and molecular biological feature. *Harmful Algae* 7: 740-751.
- Crickmore, M. J., P. G. Tazioli, P. G. Appleby, and F. Oldfield. 1990. The use of nuclear techniques in sediment transport and sedimentation problems. *Technical Documents in Hydrology, International Hydrological Programme IHP–III-5, UNESCO, Paris*, 170 pp.

- Dale, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". *In*: Fryxell, G. (ed.). *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 69–136.
- Dale, B., T. A. Thorsen, and A. Fjellså. 1999. Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 48: 371–382.
- Dale, B. 2001. The sedimentary record of dinoflagellate cysts: looking back into the future of phytoplankton blooms. *Scientia Marina* 65(2): 257–272.
- Dale, B. 2009. Eutrophication signals in the sedimentary record of dinoflagellate cysts in coastal waters. *Journal of Sea Research* 61:103–113.
- Dávila, P., F. Figueroa, and E. Muller. 2002. Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution of austral Chile (35–55° S). *Continental Shelf Research* 22: 521–534.
- de Vernal, A., and F. Marret. 2007. Organic-Walled Dinoflagellate Cysts: Tracers of Sea-Surface Conditions. *Developments in Marine Geology* 1: 371–408.
- Erdner D. L., L. Percy, B. Keafer, J. Lewis, and D.M. Anderson. 2010. A quantitative real-time PCR assay for the identification and enumeration of *Alexandrium* cysts in marine sediments. *Deep Sea Research II* 57: 279–287.
- Evitt, W. R. 1985. Sporopollenin Dinoflagellate Cysts: Their Morphology and Interpretation. American Association Stratigraphic Palynologists Foundation, Monograph Series, no. I, 333 pp.
- Falkowski, P. G. and, J. A. Raven. 1997. *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Publishers. 384 p.
- Fensome, R. A., F. J. Taylor, G. Norris, W. A. Sarjeant, D. I. Wharton, and D. L. Williams. 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. *American Museum of Natural History, Micropaleontology Special Publishing* 7.
- Field, C., M. Behrenfeld, J. Randerson, and P. Falkowski. 1998. Primary production of the biosphere. Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–240.
- Figueroa, R. I., I. Bravo, and E. Garcés. 2005. Effects of nutritional factors and different parental crosses on the encystment and excystment of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in culture. *Phycologia* 44(6): 658–670.
- Franks, P. J., and D. M. Anderson. 1992. A longshore transport of a toxic phytoplankton bloom in a buoyancy current: *Alexandrium tamarense* in the Gulf of Maine. *Marine Biology* 116(1): 153–164.
- Fuentes, C., A. Clement, and A. Aguilera. 2008. Summer *Alexandrium catenella* Bloom and the Impact on Fish Farming, in the XI region, Chile. *In*: Moestrup, Ø. et al., (eds.) *Proceedings of 12th International Conference on Harmful Algae*. International Society for the Study of Harmful Algae and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. 2008 Copenhagen.
- Gaines, G., and M. Elbrächter. 1987. Heterotrophic nutrition. *In*: F. J. R. Taylor (ed.), *The biology of dinoflagellates*, Oxford: Blackwell Scientific, 224–281.
- Garcés, E., I. Bravo, M. Vila, R. I. Figueroa, M. Maso, and N. Sampedro. 2004. Relation between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean). *Journal of Plankton Research* 26(6): 637–645.
- García, C., P. Mardones, A. Sfeir, and N. Lagos. 2004. Simultaneous presence of Paralytic and Diarrhetic Shellfish Poisoning toxins in *Mytilus chilensis* samples collected in the Chiloé Island, Austral Chilean Fjords. *Biological Research* 37: 721–731.

- Gentien, P., and G. Arzul. 1990. A theoretical case of competition based on the ectocrine production by *Gyrodinium* cf. *aureolum*. In: Graneli, E., B. Sundstrom, L. Edler, and D. M. Anderson (eds.), Toxic Marine Phytoplankton. Elsevier Science Publisher, pp. 161–164.
- GEOHAB. 2001. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan. Glibert, P. & G. Pitcher (eds.). SCOR and IOC, Baltimore and Paris. 87 pp.
- Genovesi, B., M. Laabir, and A. Vaquer. 2006. The benthic resting cyst: a key actor in harmful dinoflagellate blooms – a review. *Vie et milieu - Life and Environment* 56(4): 327–337.
- Graham, L., J. Graham, and L. Wilcox. *Algae*. Editions Benjamin Cumming, Second edition. 616 pp.
- Guzmán, L., & G. Lembeye. 1975. Estudios sobre un florecimiento tóxico causado por *Gonyaulax catenella* en Magallanes. II. Algunas condiciones hidrográficas asociadas. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Punta Arenas (Chile) 6, 185–195.
- Guzmán, L., I. Campodonico, & J. Hermosilla. 1975a. Estudios sobre un florecimiento tóxico causado por *Gonyaulax catenella* en Magallanes. I. Distribución espacial y temporal de *G. catenella*. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Punta Arenas (Chile) 6, 173–183.
- Guzmán, L., I. Campodonico, & M. Antunovic. 1975b. Estudios sobre un florecimiento tóxico causado por *Gonyaulax catenella* en Magallanes. IV. Distribución y niveles de toxicidad de veneno paralítico de los mariscos (noviembre de 1972-noviembre de 1973), *Anales del Instituto de la Patagonia*. Punta Arenas (Chile) 6, 209–223.
- Guzmán, L. 1976. Estudio sobre un florecimiento toxico causado por *Gonyaulax catenella* en Magallanes. V.– El probable cisto ecdísico de *G. catenella*. *Anales del Instituto de la Patagonia*. Punta Arenas (Chile) 7: 201–206.
- Guzmán, L., H. Pacheco, G. Pizarro & C. Alarcón. 2002. *Alexandrium catenella* y veneno paralizante de los mariscos en Chile. En: Sar, E.A., M.E. Ferrario & B. Reguera (eds.) *Floraciones algales nocivas en el cono sur americano*, pp 235–255. Instituto Español de Oceanografía, Vigo, España.
- Guzmán, L., G. Vidal, X. Vivanco, V. Arenas, L. Iriarte, S. Mercado, C. Alarcón, H. Pacheco, M. Palma, C. Espinoza, P. Mejias, E. Fernandez-Niño, J. Monsalve, V. Hinojosa & C. Zamora. 2010. Manejo y monitoreo de las mareas rojas en las regiones de Los Lagos, Aysén y Magallanes. Informe Final, III etapa, 238 pp. + Figuras + Tablas + Anexos. Ministerio de Economía. Subsecretaría de Pesca. Instituto de Fomento Pesquero.
- Hackett J. D., T. Mengmeng, D. Kulis, E. Fux, Ph. Hess, R. Bire, and D. M. Anderson. 2009. DSP toxin production de novo in cultures of *Dinophysis acuminata* (Dinophyceae) from North America. *Harmful Algae* 8: 873–879.
- Haley, S. T., J. F. Cavender, and T. E. Murray. 1999. Detection of *Alexandrium tamarensis* by Rapid PCR Analysis. *Biotechniques* 26(1): 88–91.
- Hallegraeff, G. M., and Bolch, C. J. 1992. Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture. *Journal of Plankton Research* 14: 1067–1084.
- Hallegraeff, G. M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32(2): 79–99.
- Hallegraeff, G. M., J. A. Marshall, J. Valentine, and S. Hardiman. 1998. Short cyst-dormancy period of an Australian isolate of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*. *Marine Freshwater Research* 49: 415–420.

- Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, and A. D. Cembella. 2003. Manual on Harmful Marine Microalgae. IOC-UNESCO Paris, 793 pp.
- Hallegraeff, G. M. 1995. Harmful algal blooms: a global overview. *In*: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, and A. D. Cembella (eds.), Manual on Harmful Marine Microalgae, IOC Manuals and Guides No. 33. UNESCO. pp. 1–22.
- Hakanson, L., and M. Jansson. 1983. Principles of Lake sedimentology. Springer-Verlag, NY, 316 pp.
- Hesse, K., U. Tillmann, S. Nehring, and U. Brockmann. 1996. Factors controlling phytoplankton distribution in coastal waters of the German Bight (North Sea). *In*: A. Eleftheriou, A.D. Ansell and C.J. Smith (eds.), Biology and ecology of shallow coastal waters. Olsen & Olsen, Fredensborg. pp. 11–22.
- Head, M. J. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. *In*: Jansonius, J. and D. C. McGregor (eds.), Palynology: Principles and applications. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Dallas, TX, Vol 3, pp. 1197–1248.
- Howard, M., M. Silver, and R. Kudela. 2008. Yessotoxin detected in mussel (*Mytilus californicus*) and phytoplankton samples from the U.S. west coast. *Harmful Algae* 7: 646–652.
- Ishikawa, A., and A. Taniguchi. 1996. Contribution of benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan. *Marine Ecology Progress Series* 140: 169–178.
- Itakura, S., and M. Yamahuchi. 2001. Germination characteristics of naturally occurring cyst of *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Hiroshima bay, Inland Sea of Japan. *Phycologia* 40: 263–267.
- Jacobson, D. M., and D. M. Anderson. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behavior and mechanisms. *Journal of Phycology* 22: 249–258.
- Jeong, H. J., Y. D. Yoo, J. S. Kim, T. H. Kim, J. H. Kim, N. S. Kang, and W. Yih. 2004. Mixotrophy in the Phototrophic Harmful Alga *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae): Prey Species, the Effects of Prey Concentration, and Grazing Impact. *Journal of Eukariotic Microbiology* 51(5): 563–569.
- Jeong, H. J., Y. D. Yoo, J. Y. Park, J. Y. Song, S. T. Kim, S. H. Lee, K. Y. Kim, and W. H. Yih. 2005. Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquatic Microbial Ecology* 40:133–150.
- Jeong, H. J., Y. D. Yoo, J. S. Kim, K. A. Seong, N. S. Kang, and T. H. Kim. 2010. Growth, Feeding and Ecological Roles of the Mixotrophic and Heterotrophic Dinoflagellates in Marine Planktonic Food Webs. *Ocean Science Journal* 45(2): 65–91.
- Joyce, L. B. 2004. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Scapa Flow, Orkney, Scotland. *Botanica Marina* 47: 173–183.
- Kokinos, J. P., T. I. Eglinton, M. A. Goni, J. J. Boon, P. A. Martoglio, and D. M. Anderson. 1998. Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in the cell wall of a marine dinoflagellate resting cyst. *Organic Geochemistry*, 28(5) 265–288.
- Krem, A., and A. Heiskanen. 1999. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Marine Biology* 134: 771–777.

- Kremp, A. 2000. Distribution, dynamics and *in situ* seeding potential of *Scrippsiella hangoei* (Dinophyceae) cyst populations from the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research* 22(11): 2155–2169.
- Kremp, A., and M. Parrow. 2006. Evidence for asexual resting cysts in the life cycle of the marine peridinioid dinoflagellate, *Scrippsiella hangoei*. *Journal of Phycology* 42: 400–409.
- Krock, B., C. G. Seguel, and A. Cembella. 2007. Toxin profile of *Alexandrium catenella* from the Chilean coast as determined by liquid chromatography with fluorescence detection and liquid chromatography coupled with tandem mass spectrometry. *Harmful Algae* 2007: 734–744.
- Krock, B., T. Alpermann, U. Tillmann, G. C. Pitcher, and A. Cembella. 2008. Yessotoxin profiles of the marine dinoflagellates *Protoceratium reticulatum* and *Gonyaulax spinifera*. In: Moestrup, Ø., et al. (eds.) Proceedings of the 12th International Conference on Harmful Algae, International Society for the Study of Harmful Algae and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Copenhagen. Pp 303–305.
- Kirn, S. L., D. W. Townsend, and N. R. Pettigrew. 2005. Suspended *Alexandrium* spp. hypnozygote cysts in the Gulf of Maine. *Deep-Sea Research II* 52: 2543–2559.
- Lembeye G., L. Guzmán & I. Campodonico. 1975. Estudios sobre un florecimiento tóxico causado por *Gonyaulax catenella* en Magallanes. III. Fitoplancton asociado. *Anales del Instituto de la Patagonia. Punta Arenas (Chile)* 6, 197–208.
- Lembeye, G., N. Marcos, A. Sfeir, C. Molinet, F. Jara, A. Clément & X. Rojas. 1998. Seguimiento de la toxicidad en recursos pesqueros de importancia comercial en la X y XI región. Informe Final Proyecto FIP 97/49. 86 pp.
- Lembeye, G. 2004. Distribución de quistes de *Alexandrium catenella* y otros dinoflagelados en sedimentos de la zona sur-austral de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 27(2): 21–31.
- Lembeye, G. 2006. Florecimientos Algales Nocivos en Aguas Australes. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, CONA, 99–103
- Levandowsky, M., and P. Kaneta. 1987. Behaviour in dinoflagellates. In: F.J. Taylor (ed.), *The biology of dinoflagellates*, Oxford: Blackwell Scientific, pp. 330–397.
- Lewis, J., A. Harris, K. Jones, and R. Edmonds. 1999. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *Journal of Plankton Research* 21(2): 343–354.
- Lewis, N., W. Xu, S. Jericho, H. Kreuzer, M. Jericho, and A. Cembella. 2006. Swimming speed of three species of *Alexandrium* (Dinophyceae) as determined by digital in-line holography. *Phycologia* 45(1): 61–70.
- Lilly, E. L., D. M. Kulis, P. Gentien, and D. M. Anderson. 2002. Paralytic shellfish poisoning toxins in France linked to a human-introduced strain of *Alexandrium catenella* from the Western Pacific: evidence from DNA and toxin analysis. *Journal of Plankton Research* 24(5): 443–452.
- Mardones, J., A. Clément, X. Rojas & C. Aparicio. 2010. *Alexandrium catenella* during 2009 in Chilean waters, and recent expansion to coastal ocean. *Harmful Algae News* 41: 8–9.
- Mattisoff, G. 1982. Mathematical models of bioturbation. In: Stheli, F. (ed.), *Animal-sediment relationships. The biogenic alteration of sediments. Topic in geobiology*. Plenum Press New York 2: 289–330.

- Matsuoka, K. 1999. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblage – a case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *Science of the Total Environment* 231: 17–35.
- Matsuoka, K., and Y. Fukuyo. 2000. Technical Guide for Modern Dinoflagellate Cyst Study. WESTPAC-HAB, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, Japan. 77 pp.
- Matsuoka, K. 2001. Further evidence for a marine dinoflagellate cyst as an indicator of eutrophication in Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *The Science of the Total Environment* 264: 221–233.
- Matsuoka, K., and Y. Fukuyo. 2003. Taxonomy of cysts. *In*: Hallegraeff, G.M., D.M. Anderson, and A.D. Cembella (eds), *Manual on Harmful Marine Microalgae*. UNESCO Publishing. pp 563–592.
- Matsuoka, K., and H. H. Shin. 2010. Environmental changes in the Inner Part of Ariake Sound, West Japan recorded in dinoflagellate cyst assemblages. *In*: Ishimatsu, A., and H.-J. Lie (eds.) *Coastal Environmental and Ecosystem Issues of the East China Sea*, by TERRAPUB and Nagasaki University, 2010. pp. 111–120.
- McMinn, A. 1992. Recent and Late Quaternary dinoflagellate cyst distribution on the continental shelf and slope of southeastern Australia. *Palynology* 16: 13–24.
- McMinn, A., C. J. Bolch., M. de Salas, and G. M. Hallegraeff. 2010. Recent Dinoflagellate Cysts. *In*: Hallegraeff, G. M., C. J. Bolch, D. Hill, D. Jameson, J-M. LeRoi, A. McMinn, S. Murray, M. de Salas, and K. Saunders (eds.), *Phytoplankton Flora of Australian Coastal Waters*. CSIRO Publishing, 432 pag.
- McQuoid, M., A. Godhe, and K. Nordberg. 2002. Viability of phytoplankton resting stages in the sediments of a coastal Swedish fjord. *European Journal of Phycology* 37: 191–201.
- Moestrup, Ø., G. A. Codd, M. Elbrächter, M. A. Faust, S. Fraga, Y. Fukuyo, G. Cronberg, Y. Halim, F. J. Taylor, and A. Zignone. 2004. IOC taxonomic reference list of toxic algae. Intergovernmental Oceanographic Commissions of UNESCO.
- Montesor, M., and D. Marino. 1996. Modulating effect of cold-storage on excystment in *Alexandrium pseudogonyaulax* (Dinophyceae). *Marine Biology* 127: 55–60.
- Morton, S. L., A. Vershinin, T. Leighfield, L. Smith, and M. Quilliam. 2007. Identification of yessotoxin in mussels from the Caucasian Black Sea Coast of the Russian Federation. *Toxicon*: 581–584.
- Muñoz, P., S. Avaria, H. Sievers, & R. Prado. 1992. Presencia de dinoflagelados tóxicos del género *Dinophysis* en el Seno Aysén, Chile. *Revista de Biología Marina (Chile)* 27(2): 187–212.
- Nagasaki, K., M. Yamaguchi, and I. Imai. 2000. Algicidal activity of a killer bacterium against the harmful red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* isolated from Ago Bay, Japan. *Nippon-Suisan-Gakkaish* 66: 666–673.
- Nehring, S. 1993. Mechanisms for recurrent nuisance algal blooms in coastal zones: resting cyst formation as life-strategy of dinoflagellates. *In*: Sterr, H., J. Hofstade and H.P. Plag (eds.) *Interdisciplinary Discussion of Coastal Research and Coastal Management Issues and Problems*. Lang, Frankfurt/M.: 454–467.
- Nehring, S. 1997. Dinoflagellate Resting Cysts from Recent German Coastal Sediments. *Botanica Marina* 40: 307–324.
- Orlova, T., T. Morozova, K. Gribble, D. Kulis, and D. Anderson. 2004. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east coast of Russia. *Botanica Marina* 47: 184–201.

- Parsons, T. R., M. Takahashi, and B. Hargrave. 1977. Biological oceanographic processes. Oxford: Pergamon Press. 332 pp.
- Parsons, M. L., Q. Dortch, and R. E. Turner. 2002. Sedimentological evidence of an increase in *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) abundance in response to coastal eutrophication. *Limnology and Oceanography* 47(2): 551–558.
- Persich, G., D. Kulis, E. Lilly, V. Garcia, and D. M. Anderson. 2006. Probable origin and toxin profile of *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech from southern Brazil. *Harmful Algae* 5: 36–44.
- Persson, A., B. Smith, G. Wikfors, and J. Alix. 2008. Dinoflagellate gamete formation and environmental cues: Observations, theory, and synthesis. *Harmful Algae* 7: 798–801.
- Pierce, R. H., M. S. Henry, P. C. Blum, J. Lyons, Y. S. Cheng, D. Yazzie, and Y. Zhou. Brevetoxin Concentrations in Marine Aerosol: Human Exposure Levels During a *Karenia brevis* Harmful Algal Bloom. *Bull Environ. Contam. Toxicol.* 70(1): 161–165.
- Pizarro, G., J. L. Iriarte, V. Montecino, J. L. Blanco, and L. Guzmán. 2000. Distribución de la biomasa fitoplanctónica y productividad primaria máxima de fiordos y canales australes (47–50° S) en octubre 1996. *Ciencia y Tecnología del Mar* 23:25–48.
- Pizarro, G., L. Escalera, S. González, J.M. Franco, and B. Reguera. 2008. Growth, behaviour and cell toxin quota of *Dinophysis acuta* during a daily cycle. *Marine Ecology Progress Series* 353: 89–105.
- Pfiester, L. A., and D. M. Anderson. 1987. Dinoflagellate reproduction. *In*: Taylor, F. J. (ed.), *The biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific, Oxford, pp 611–648.
- Pitcher, G., and L. Joyce. 2009. Dinoflagellate cyst production on the southern Namaqua shelf of the Benguela upwelling system. *Journal of Plankton Research* 31(8): 865–875.
- Pospelova, V., G. L. Chmura, W. S. Boothman, and J. S. Latimer. 2002. Dinoflagellate cyst records and human disturbance in two neighboring estuaries, New Bedford Harbor and Apponagansett Bay, Massachusetts (USA). *The Science of the Total Environment* 298: 81–102.
- Reñe, A., C. T. Satta, E. Garcés, R. Massana, M. Zapata, S. Anglès, & J. Camp. 2010. *Gymnodinium litoralis* sp. nov. (Dinophyceae), a newly identified bloom-forming dinoflagellate from the NW Mediterranean Sea. *Harmful Algae*, doi:10.1016/j.hal.2011.08.008
- Salamanca, M. 1989. El efecto de la bioperturbación en la distribución del exceso de ^{210}Pb y $^{239, 240}\text{Pu}$ en los sedimentos de Bahía Concepción, Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar*, CONA 13: 43–56.
- Salamanca, M. 1993. Sources and sinks of ^{210}Pb to Concepción Bay. Chile. Ph.D. Dissertation, Marine Sciences Research Center, State University of New York. 85 pp.
- Salamanca, M., & B. Jara. 2003. Distribución y acumulación de plomo (Pb y ^{210}Pb) en sedimentos de los fiordos de la XI región. Chile. *Ciencia y Tecnología del mar*, CONA 26(2): 61–71.
- Schmitter, R. E. 1979. Temporary cyst of *Gonyaulax excavata*: effects of temperature and light. *In*: Taylor, D.L. & H.H. Seliger (eds.), *Toxic Dinoflagellates Bloom*. Elsevier North Holland, New York, 123 pp.
- Schnepf, E., and M. Elbrächter. 1999. Dinophyte chloroplasts and phylogeny—a review. *Grana* 38: 81–97.

- Seguel, M., and A. Sfeir. 2003. Floraciones Algales Nocivas en el Área Sur de la X Región y los Canales Occidentales de la XI Región. Resultados Crucero Cimar 8 Fiordos. Informes preliminares. CONA 9 pág.
- Seguel, M., A. Sfeir, & V. Albornoz. 2005a. Distribución de quistes de *Alexandrium catenella* y *Protoceratium reticulatum* en la zona comprendida entre Puerto Montt y la Boca del Guafo (CONA-C10F 04-16). Informes Preliminares Crucero CIMAR 10 Fiordos. Octubre. 71-75.
- Seguel, M., M. A. Tocornal, & A. Sfeir. 2005b. Floraciones algales nocivas en los canales y fiordos del sur de Chile. *Ciencia y Tecnología del Mar* 28(2): 5–13.
- Seguel, M., & A. Sfeir. 2010. Distribución de las toxinas marinas y quistes de dinoflagelados tóxicos en los canales occidentales de la región de Aysén. *Ciencia y Tecnología del Mar* 33(1): 43–55.
- Seguel, M., A. Sfeir, & V. Albornoz. 2010. Floraciones de microalgas tóxicas en la región de Aysén y su relación con larvas de peces. *Ciencia y Tecnología del Mar* 33(1): 31–42.
- Sellner, K. G., G. J. Doucette, and G. J. Kirkpatrick. 2003. Harmful Algal Blooms: causes, impacts and detection. *Journal of industrial microbiology & biotechnology* 30: 383–406.
- Sgrosso, S., F. Esposito, and M. Montresor. 2001. Temperature and daylight regulate encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series* 211: 77–87.
- Shin, H. H., Y. H. Yoon, and K. Matsuoka. 2007. Modern dinoflagellate cysts distribution off the Part of Geoje Island, Korea. *Ocean Science Journal* 42(1): 31–39.
- Sievers, H. 2006. Temperatura y salinidad en canales y fiordos australes. En: Silva, N. & S. Palma (eds.), *Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a cabo de Hornos*. Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 31–36.
- Sievers, H., and N. Silva. 2008. Waters masses and circulation in austral Chilean channels and fjords. In: Silva, N. and S. Palma (eds.). *Progress in the Oceanographic Knowledge of Chilean Inner Waters, from Puerto Montt to Cape Horn*. Comité Oceanográfico Nacional – Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 53–58.
- Silva, N., H. Sievers, and R. Prado. 1995. Características oceanográficas y una proposición de circulación, para algunos canales australes de Chile entre 41°20' S y 46° 40' S. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 30: 207–254.
- Silva, N., C. Calvete, and H. A. Sievers. 1998. Masas de agua y circulación general para algunos canales australes chilenos entre Puerto Montt y Laguna San Rafael (Crucero CIMAR-Fiordo 1). *Ciencia y Tecnología Marina* 21: 17–48.
- Silva, N., 2006. Temperatura y salinidad en canales y fiordos australes. En: Silva, N. & S. Palma (eds.), *Avances en el conocimiento oceanográfico de las aguas interiores chilenas, Puerto Montt a cabo de Hornos*. Comité Oceanográfico Nacional - Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 31-36, 2006.
- Silva, N., J. Haro, and R. Prego. 2009. Metals background and enrichment in the Chiloé Interior Sea sediments there any segregation between fjords, channels and sounds?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 469–476.
- Silva, N., J. Haro, and R. Prego. 2009. Metals background and enrichment in the Chiloé Interior Sea sediments (Chile). Is there any segregation between fjords, channels and sounds?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82: 469–476.

- Smayda T. 1997. Harmful Algal Blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton bloom in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42(5, Part 2): 1137–1153.
- Smayda, T. J., and C. Reynolds. 2003. Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research* 49(2): 95–106.
- Sonneman, J. A., and D. R. Hill. 1997. A taxonomic survey of cyst-producing dinoflagellates from recent sediments of Victorian coastal waters, Australia. *Botanica Marina* 40(3): 149–177.
- Sournia, A. 1995. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into biodiversity. *In*: Lassus, P., G. Arzul, E. Erard-Le-Denn, P. Gentien, and C. Marcaillou-Le-Baut (eds.), *Harmful Marine Algal Blooms*, 103–112. Paris: Lavoisier.
- Steidinger, K. A., & K. Tangen. 1997. Dinoflagellates. *In*: Tomas, C.R. (ed.), *Identifying marine Phytoplankton*. San Diego: Academic Press. 387–584.
- Stumpf, R.P., M.E. Culver, P.A. Tester, M. Tomlinson, G.J. Kirkpatrick, B.A. Pederson, E. Truby, V. Ransibrahmanakul, M. Soracco. 2003. Monitoring *Karenia brevis* blooms in the Gulf of Mexico using satellite ocean color imagery and other data. *Harmful Algae* 2(2): 147–160.
- Strub, P. T., J. M. Mesias, V. Montecino, J. Rutllant, and S. Salinas. 1998. Coastal Ocean circulation off western south America. *In*: Robinson, C. and T. Brink, (eds.), *The Sea*. John Wiley & Sons, New York, pp. 273–313.
- Taylor, F. J., and U. Pollinger. 1987. The ecology of Dinoflagellates. *In*: F. J. Taylor (ed.), *The biology of Dinoflagellates*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 398–529.
- Taylor, F. J., Y. Fukuyo, and J. Larsen. 1995. Taxonomy of harmful dinoflagellates. *In*: Hallegraeff, G. M., D.M. Anderson and A.D. Cembella (eds.), *Manual on Harmful Marine Microalgae*: 283–309, IOC Manuals and Guides No. 33. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris.
- Taylor, F. J., M. Hoppenrath, and J. F. Saldarriaga. 2007. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation* 17: 407–418.
- Tett, P., and E. D. Barton. 1995. Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea?. *Journal of Plankton Research* 17: 1693–1704.
- Tomas, C. 1997. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego, 858 pp.
- Turpin, D. H., P. E. Dobell, and F. J. Taylor. 1978. Sexuality and cyst formation in Pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *Journal of Phycology* 14(2): 235–238.
- Tsujino, M., T. Kamiyama, T. Uchida, M. Yamaguchi, and S. Itakura. 2002. Abundance and germination capability of resting cyst of *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) from faecal pellets of macrobenthic organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271: 1–7.
- Tsujino, M., and T. Uchida. 2004. Fate of resting cyst of *Alexandrium* spp. ingested of *Perinereis muntia* (Polychaeta) and *Theola fragilis* (Mollusca). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 303(1): 1–10.
- Turekian, K., Y. Nozaki, and L. Benninger. 1977. Geochemistry of atmospheric Radon and Radon products. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 5: 227–255.
- Uribe, J. C., L. Guzmán, and S. Jara. 1995. Monitoreo mensual de la marea roja en la XI y XII regiones. Proyecto FIP 93/16, Informe Final, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile. 93 pp.

- Vila, M., E. Garcés, M. Maso, and J. Camp. 2001. Is the distribution of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* expanding along the NW Mediterranean coast?. *Marine Ecology Progress Series* 222: 73–83.
- Villarroel, O. 2004. Informe Final Programa de Vigilancia de la Marea Roja en Chile. Instituto de Salud Pública. 4 pág.
- von Stosch, H. A. 1973. Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. nov. *British Phycological Journal* 8:105–34.
- Wall, D., and B. Dale. 1968. Modern Dinoflagellate Cysts and Evolution of the Peridinales. *Micropaleontology* 14(3): 265–304.
- Wall, D., B. Dale, and K. Harada. 1973. Descriptions of new fossil dinoflagellates from the late quaternary of the Black Sea. *Micropaleontology* 19(1): 18–31.
- Wentworth, C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal of Geology* 30: 377–392.
- Wyatt, T. 1993. Una crítica de iniciativas recientes relacionadas con problemas de floraciones algales. En: *Actas del Aula de Trabajo sobre Purgas de Mar y Fitoplancton Tóxico en la Península Ibérica*. Fraga, S. (ed.). Inf. Téc. Inst. Ocean. Madrid 144: 32–35.
- Wyatt, T., and I. R. Jenkinson. 1997. Notes on *Alexandrium* population dynamics. *Journal of Plankton Research* 19(5): 551–575.
- Wang, Z. H., Y. Z., Qi, and Y. F. Yang. 2007. Cyst formation: an important mechanism for the termination of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) bloom. *Journal of Plankton Research* 29(2): 209–218.
- Yasumoto, T., and A. Takizawa. 1997. Fluorometric measurement of yessotoxins in shellfish by high-pressure liquid chromatography. *Bioscience, Biotechnology, Biochemistry* 61: 1775–1777.
- Zaborska, A., J. Carroll, C. Papucci, and J. Pempkowiak. 2007. Intercomparison of alpha and gamma spectrometry techniques used in 210Pb geochronology. *Journal of environmental radioactivity* 93: 38–50.
- Zonneveld, K. 1997. Dinoflagellate cyst distribution in surface sediments from the Arabian Sea (northwestern Indian Ocean) in relation to temperature and salinity gradients in the upper water column. *Deep-Sea Res. Part II Topical Studies in Oceanography* 44: 1411–43.
- Zonneveld, K., E. Susek, and G. Fisher. 2010. Seasonal variability of the organic-walled dinoflagellate cyst production in the coastal upwelling region off Cape Blanc (Mauritania): A five-year survey. *Journal of Phycology* 46: 202–215.