

CONSECUENCIAS DEL TAMAÑO Y LA FORMA SOBRE EL DESPLAZAMIENTO DE LOS DINOFLAGELADOS

SONSOLES GONZÁLEZ-GIL¹, VICTORIA LOPEZ-RODAS¹, ANGELES AGUILERA¹ & EDUARDO COSTAS¹.

ABSTRACT: González-Gil, S.; López-Rodas, V.; Aguilera, A. & E. Costas. 1994. Effects of size and form on dinoflagellate motion. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 29(1): 101-111.

The effects of size and form on dinoflagellate swimming speeds has been analyzed in a theoretical model based on the hydrodynamic properties of motion at low Reynold's number. This model was checked using literature data and experimental results suggesting that the Froude's law can be generalized to dinoflagellate motion without isodiametricity restriction. The swimming speed is proportional to square root of length with independence of shape. The drag force is proportional to square root of cell length and speed. In chain-forming dinoflagellates the swimming speed is proportional to cell number of the chain. The chain formation appear as the best solution to obtain an efficient displacement, suggesting that the chain formation appeared as an adaptation to long term motility in dinoflagellates.

Key words: Size, shape, swimming speed, dinoflagellates.

RESUMEN: González-Gil, S.; López-Rodas, V.; Aguilera, A. & E. Costas 1994. Consecuencia del tamaño y la forma sobre el desplazamiento de los dinoflagelados. *Revista de Biología Marina, Valparaíso* 29(1): 101-111.

Se analizaron los efectos del tamaño y de la forma de los dinoflagelados sobre su velocidad de natación desde un punto de vista teórico, basado en las características propiedades hidrodinámicas de movimiento a bajos números de Reynolds. Los resultados experimentales sugieren que la ley de Froude puede ser aplicada, sin ninguna restricción isodiamétrica, al movimiento de los dinoflagelados. Así, la velocidad de natación es directamente proporcional a la raíz cuadrada de la longitud independientemente de la forma del dinoflagelado. La fuerza de arrastre es proporcional a la raíz cuadrada de la longitud de la célula y a su velocidad. En los dinoflagelados formadores de cadenas, la velocidad de natación es proporcional al número de células que forman la cadena. De esta manera, la formación de cadenas parece ser la mejor solución para obtener un desplazamiento eficaz, sugiriendo que este tipo de formaciones son adaptaciones a la motilidad.

Palabras clave: Tamaño, forma, velocidad de natación, dinoflagelados.

1 Genética, Facultad de Veterinaria, Universidad Complutense, 28040 Madrid, Spain.

INTRODUCCION

Las peculiares características de la natación de los dinoflagelados despertaron un temprano interés. Ya Butschli (1885) describió la natación y el movimiento de los flagelos de las peridíneas. Posteriormente los estudios de Metzner

(1929) y Peters (1929) caracterizaron con una precisión sorprendente tanto el movimiento de los flagelos y sus corrientes de flujo asociadas, como las complejas trayectorias helicoidales y las velocidades de desplazamiento de numerosas especies. Lindeman (1928) averiguó que la propulsión de dinoflagelados dinocontas

se debía principalmente al flagelo transverso, mientras que la principal función del flagelo longitudinal es la orientación.

Gaines & Taylor (1985) demostraron mediante filmaciones de video que los dinoflagelados describen trayectorias helicoidales laeotrópicas presentando siempre la misma cara hacia el eje de la espiral y rotando siempre en sentido de las agujas del reloj mientras avanzan, como ya había propuesto Metzner (1929). Hand & Schmidt (1975) comprobaron que los dinoflagelados pueden nadar sin flagelo longitudinal aunque más despacio que con él. Así mismo Holwill (1966) y Brennen & Winet (1977) analizaron en detalle los complejos mecanismos físicos subyacentes al movimiento flagelar. En la actualidad se conocen las velocidades de desplazamiento de aproximadamente 40 especies (Levandowsky & Kaneta 1987; Navarro, 1990). También se ha descrito la influencia de diversos factores ambientales como la salinidad y la temperatura en la velocidad de natación de las peridíneas (Hand *et al.* 1965, Kamykowski 1986, Kamykowski & McCollum 1986) así como su respuesta a estímulos luminosos, térmicos, químicos, eléctricos, de presión y gravedad (Levandowsky & Kaneta 1987). Además las implicaciones ecológicas de la motilidad de las dinofíceas han sido analizadas en gran detalle (Levandowsky & Kaneta 1987, Fraga *et al.* 1988, Fraga *et al.* 1992).

Sin embargo, a nivel de motilidad existe una cuestión de lo más sorprendente: las dinofíceas presentan una extraordinaria diversidad de formas, que, sin duda, superan con creces las de los organismos nadadores macroscópicos. Además muchas de estas formas apa-

rentemente están muy mal diseñadas para el desplazamiento en el agua, sobre todo si los comparamos con peces u otros organismos nadadores. Así existen dinoflagelados que presentan tecas altamente ornamentadas como los Peridinales, o de formas muy prolongadas como los Ceratium, de la misma manera que los hay formadores de largas cadenas de hasta 16 células como algunos Gymnodinales (Balech 1988). Pero... ¿están en realidad tan mal diseñados?

En el presente trabajo analizamos la forma y el tamaño de los dinoflagelados y sus consecuencias en la velocidad de desplazamiento. En este sentido, ya Thompson (1917) trató este problema a nivel teórico en un trabajo pionero sobre las consecuencias que el tamaño y la forma tienen sobre la velocidad de natación de los organismos acuáticos extendiendo la Ley de Froude de la correspondencia de velocidades al campo de la Biología (McMahon & Bonner 1983).

MATERIAL Y METODOS

Se estableció un modelo teórico basado en las propiedades físicas del desplazamiento de móviles a bajos números de Reynolds (McMahon & Bonner 1983). De este modelo se seleccionaron las principales consecuencias del tamaño y la forma sobre el desplazamiento de los dinoflagelados. Realizamos una primera comprobación de este modelo mediante datos bibliográficos, relacionando las velocidades de desplazamiento de 13 especies de dinoflagelados con su longitud. Las especies se seleccionaron de la bibliografía basándonos en que sus velocidades fueron medidas en condiciones ambientales semejantes, mientras que su

morfología resultó muy diferente. Las velocidades de estas especies fueron obtenidas a partir de las publicaciones de Peters (1929), Metzner (1929), Hasle (1964), Thronsen (1973), y Kamykowski (1980, 1981, 1986), considerando sus valores medios. Las medidas de longitud fueron tomadas de Dodge (1982) y Balech (1988) utilizando también sus valores medios.

A continuación realizamos una comprobación experimental del modelo sobre cultivos clónicos de las siguientes especies: *Prorocentrum micans* Ehreberg, *Prorocentrum triestinum* Schiller, *Alexandrium excavata* (Braarud) Balech, *Scripsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III y *Gymnodinium catenatum* Graham. Tanto el material biológico como las técnicas de cultivo empleadas se describen extensamente en trabajos anteriores (López-Rodas *et al.* 1992, Costas *et al.* 1993) por lo que se comentarán de forma resumida.

CONDICIONES DE CULTIVO

Los clones, procedentes de la colección del Instituto Español de Oceanografía de Vigo, fueron aislados a partir de una sola célula vegetativa haploide y cultivados en placas de petri con 20 ml de agua de mar enriquecida con medio *f/2* sin silicatos (Sigma). Se mantuvieron en cámaras de cultivo a temperatura constante de $20 \pm 1^\circ\text{C}$ y una intensidad lumínica de $50 \mu\text{Eins m}^{-2}\text{sg}^{-1}$. Se conservaron en el tiempo mediante transferencias seriadas de un inóculo a medio fresco cada 15 días. Fueron cultivados en condiciones de asepsia rigurosa comprobándose la ausencia de bacterias mediante chequeos periódicos del cultivo con técnicas de epifluorescencia, previa tinción con na-

ranja de acridina.

DESARROLLO EXPERIMENTAL

Sobre estos cultivos caracterizamos las propiedades cinemáticas de su desplazamiento, estimando la velocidad instantánea máxima y media, la velocidad de desplazamiento en trayectos largos y la velocidad de rotación y giro (Costas *et al.* 1987).

Para comprobar los efectos del tamaño y la forma sobre la velocidad de desplazamiento de los dinoflagelados sin que interviniese la fisiología particular de cada especie, medimos como único parámetro la velocidad con que caían los dinoflagelados en una columna de agua. La innovación de este método consistió en trabajar sobre dinoflagelados muertos fijados con lugol (pero que conservaban su forma original) con objeto de que ningún elemento propio del organismo que no fuera su morfología y tamaño influyera significativamente en los resultados. La columna de agua se fabricó utilizando una cubeta de Uthermöl de 15 cm de altura y 2,5 cm de diámetro.

La velocidad de caída de todos los dinoflagelados fue medida en idénticas condiciones ambientales (agua de mar filtrada por $0,22 \mu\text{m}$ de poro, a 20°C en cámara para evitar turbulencia y estratificación). Además, las columnas se mantuvieron 24 horas en estas condiciones antes de añadir los dinoflagelados para evitar turbulencias en la columna de agua. De cada especie se midieron 100 células mediante observación directa de su caída en un microscopio invertido (Fig. 1).

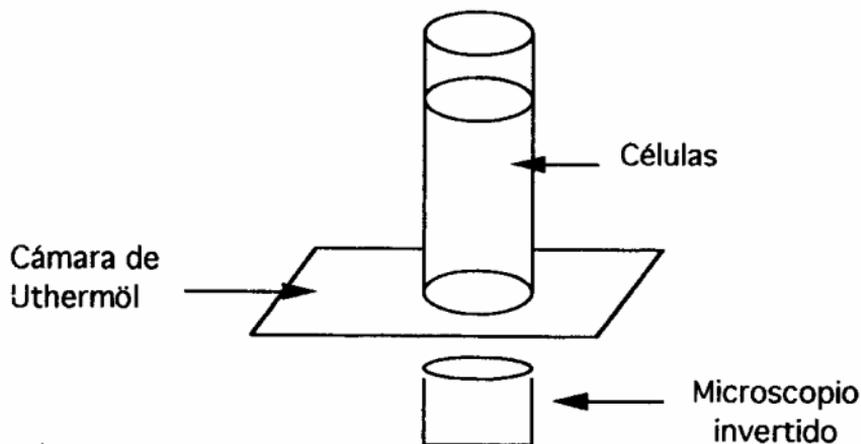


Fig. 1. Esquema del sistema experimental empleado para medir la caída de las células en un microscopio invertido.

Fig. 1. Experimental development for the measurement of the cell falls in an inverted microscope.

RESULTADOS Y DISCUSION

EL MODELO TEORICO

I- CONSIDERACIONES PREVIAS:

Para establecer nuestro modelo teórico consideramos dinoflagelados ideales, en los que sus propiedades hidrodinámicas dependen exclusivamente de sus tamaños y formas. Suponemos que presentan la misma eficiencia fotosintética y metabólica, por lo que la energía captada es directamente proporcional a su superficie mientras que su capacidad de trabajo es directamente proporcional a su volumen. Consideramos despreciable la energía en forma de calor que liberan o toman del medio. Además nadan siempre en un

medio uniforme con idénticas propiedades físicas.

II- FORMA Y NUMERO DE REYNOLDS:

Generalmente los dinoflagelados miden entre 2μ y 2 mm . Debido a su pequeño tamaño, sus propiedades de movilidad están asociadas a bajos números de Reynolds. El número de Reynolds es un coeficiente adimensional que expresa la relación entre las fuerzas inerciales y las viscosas que afectan al movimiento de cualquier objeto en un fluido. En el caso de peces las fuerzas inerciales predominan sobre las viscosas y sus propiedades hidrodinámicas se caracterizan por la

ecuación de Euler. Contrariamente en el mundo microbiano, predominan las fuerzas viscosas, y su hidrodinámica se caracteriza por la ecuación de Stokes (McMahon & Bonner 1983).

En el mundo de los dinoflagelados, gobernado por bajos números de Reynolds, la hidrodinámica que nos resulta familiar, deja de tener efecto, y la forma afecta muy poco a la velocidad del movimiento. Así Roberts (1981) demostró que la viscosidad de una pequeña hemisfera a lo largo de su eje de simetría es el mismo en ambas direcciones. Por tanto los dinoflagelados deberán verse menos restringidos por las limitaciones hidrodinámicas de sus formas que otros móviles con números de Reynolds mayores, tales como peces. Cabría suponer que al no encontrar grandes restricciones hidrodinámicas a su forma, la diversidad morfológica de los dinoflagelados sería mayor que la de otros organismos con mayor número de Reynolds. En realidad esto es lo que parece ocurrir en la naturaleza: los dinoflagelados adoptan una gran cantidad de formas diferentes, fundamentalmente en aguas tropicales, desde simples esferas hasta husos, pasando por diseños elípticos, aplanados, retorcidos, e incluso prolongados en espinas, aletas o cuernos mucho mayores que su cuerpo. Por el contrario la gran mayoría de los peces son de forma fusiformes o aplanadas.

III- EXTENSION DE LA LEY DE FROUDE:

La velocidad de natación de un dinoflagelado (v) resulta directamente proporcional a la energía o trabajo que puede consumir o realizar (W) e inversamente proporcional a su resistencia al avance (R), según la expresión:

$$v^2 \approx W/R$$

donde el símbolo \approx indica proporcionalidad.

Como el trabajo realizado depende del volumen del dinoflagelado y el volumen es proporcional al cubo de la longitud (l), entonces:

$$W \approx l^3$$

Como la resistencia al avance depende de la superficie mojada (S) y ésta es proporcional al cuadrado de la longitud, entonces:

$$S \approx l^2$$

y por tanto:

$$v^2 \approx l^3/l^2 \quad v \approx l$$

con lo cual las velocidades de los dinoflagelados guardarán relación con la raíz cuadrada de su longitud. Esto resulta una extensión a los dinoflagelados y a otros pequeños microorganismos de la Ley de Froude.

Pero la energía consumida para la natación (E_c) es proporcional al volumen y así:

$$E_c \approx l^3$$

Mientras que la energía asimilada (E_a) solo es proporcional a la superficie de sección con lo cual:

$$E_a \approx l^2$$

Vemos que la velocidad, energía consumida (del medio o del dinoflagelado) y energía asimilada están ligadas a la longitud mediante las expresiones \sqrt{l} , l^2 , l^3 respectivamente.

Para el caso particular de dinoflagelados que forman cadenas, todas las

expresiones anteriores seguirían cumpliéndose, simplemente multiplicando cada expresión por n , donde n indica el número de individuos de la cadena.

Como ejemplo de todo esto consideraremos dos dinoflagelados, A y B, tales que la longitud de A sea 4 veces la longitud de B ($I_A = 4 I_B$). A nadará el doble de rápido, aunque consumirá para ello 64 veces más energía que B. Sin embargo A solo asimila por unidad de tiempo 16 veces más energía que B, con lo cual podrá mantener este gasto energético 4 veces menos tiempo que B. Supongamos ahora el caso de un dinoflagelado formador de cadenas y compararemos una célula aislada con una cadena de 4 células. La cadena se desplazará al doble de la velocidad que el individuo aislado, consumiendo para ello 4 veces más energía, aunque también su asimilación energética es cuádruple.

Por esta razón, formar cadenas aparece como la mejor estrategia para conseguir desplazarse eficazmente, con lo que aparece como una adaptación característica de los dinoflagelados que necesitan nadar grandes distancias (termoclinas de más de 5 metros en vertical). De igual manera, contribuye a la flotabilidad, disminuyendo tanto el gasto energético durante el desplazamiento como el riesgo de depredación por selección de tamaños. Este hecho ya había sido sugerido por Fraga *et al.* (1988) y Fraga *et al.* (1992), basándose en observaciones experimentales de laboratorio y de campo con *Gymnodinium catenatum*, que por la noche desciende a la nutriclina para captar nutrientes y por el día asciende a la superficie para hacer la fotosíntesis, y prolifera en condiciones de

gran estratificación cuando la nutriclina se encuentra a gran profundidad.

IV- FUERZA DE VISCOSIDAD:

Consideremos ahora la fuerza de viscosidad (F) que actúa sobre un dinoflagelado se calcula según la expresión (McMahon & Bonner 1983):

$$F = 1/2 C_D \cdot \rho \cdot S \cdot v^2$$

Siendo: C_D = coeficiente de viscosidad (que depende de la forma del dinoflagelado).

ρ = densidad del medio
 v = velocidad
 S = área de la sección máxima perpendicular a la trayectoria

Podemos estimar la variación de la fuerza de viscosidad sobre un dinoflagelado en función de su velocidad. Como todos los componentes de la expresión son constantes en un mismo dinoflagelado con la excepción de la velocidad, entonces:

$$F \approx v^2$$

Así la fuerza de viscosidad sobre un dinoflagelado varía en función del cuadrado de la velocidad.

Por otra parte, considerando el caso de dinoflagelados que se desplacen a la misma velocidad, tendríamos que:

$$F \approx S$$

y como:

$$S = l^2 \text{ entonces } F \approx l^2$$

Con lo cual la fuerza de viscosidad inducida sobre dinoflagelados que se desplazan a la misma velocidad, varía en función del cuadrado de la longitud.

COMPROBACION EXPERIMENTAL

I- Basada en la bibliografía:

En un intento de comprobar nuestro modelo teórico, hemos relacionado la velocidad de desplazamiento de varias especies de tamaños y formas diferentes con la raíz cuadrada de su longitud. En la figura 2 se representa la recta de regresión de la velocidad de desplazamiento respecto a la raíz cuadrada de la longitud en 13 especies de dinoflagelados selec-

cionadas a partir de la bibliografía. La bondad del ajuste es baja ($p > 0.05$). Esta baja correlación entre las velocidades y las longitudes puede ser debida, por una parte, a las diferencias en las condiciones ambientales y en las metodologías de medir las velocidades por los diferentes autores, y por otra parte a diferencias fisiológicas interespecíficas, o a que dediquen mayor o menor cantidad de energía a su propulsión.

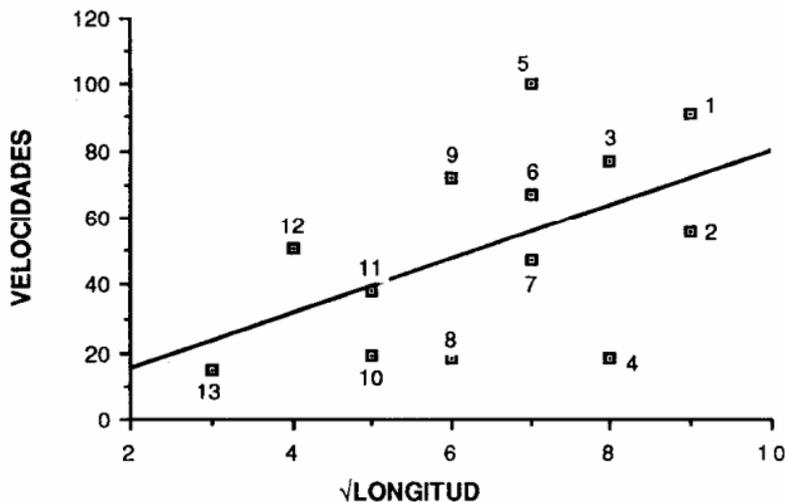


Fig. 2. Velocidad de natación en relación con la longitud en distintas especies de dinoflagelados -a partir de datos bibliográficos de Peters (1929), Metzner (1929), Hasle (1945), Throndsen (1973) y Kamykoswki (1980, 1981 y 1986) para velocidades; Dodge (1982) y Balech (1988) para longitudes. 1-*Protoperidinium pentagonum*, 2-*Protoperidinium crassipes*, 3-*Protoperidinium claudicans*, 4-*Dinophysis acuta*, 5-*Protoperidinium subinermis*, 6-*Protoperidinium ovatum*, 7-*Prorocentrum micans*, 8-*Gonyaulax polygramma*, 9-*Gonyaulax polyedra*, 10-*Scrippsiella trochoidea*, 11-*Hemidinium nasutum*, 12-*Cactonina niei*, 13-*Catodinium rotundatum*.

Fig. 2. Swimming speed related with the length of the different species of dinoflagellates - based on bibliographic data from Peters (1929); Metzner (1929), Hasle (1945), Throndsen (1973) and Kamykoswki (1980, 1981 y 1986) related with velocity; Dodge (1982) y Balech (1988): 1-*Protoperidinium pentagonum*, 2-*Protoperidinium crassipes*, 3-*Protoperidinium claudicans*, 4-*Dinophysis acuta*, 5-*Protoperidinium subinermis*, 6-*Protoperidinium ovatum*, 7-*Prorocentrum micans*, 8-*Gonyaulax polygramma*, 9-*Gonyaulax polyedra*, 10-*Scrippsiella trochoidea*, 11-*Hemidinium nasutum*, 12-*Cactonina niei*, 13-*Catodinium rotundatum*.

Así, en este sentido, aunque Kamykoswki (1986) encontró una correlación positiva de la velocidad tanto con la temperatura como con la longitud total, por el contrario Costas *et al.* (1987) no solo no encuentran correlación entre las velocidades y la longitud de diferentes especies medidas en idénticas condiciones ambientales, si no que incluso describen diferencias entre las velocidades de desplazamiento de distintas cepas de *Prorocentrum micans* que se encuentran dentro del mismo rango de tamaño, lo que confirma la existencia de diferencias en el rendimiento de la natación de los dinoflagelados.

II- BASADA EN NUESTROS DATOS EXPERIMENTALES:

Aparentemente, las diferencias interespecíficas en la fracción de energía dedicada a la propulsión, impide que se pueda estimar con exactitud la influencia que la forma y el tamaño tienen sobre la velocidad de natación de los dinoflagelados, si se trabaja directamente con las velocidades de desplazamiento de organismos vivos. Así en un intento de comprobar la validez de nuestro modelo teórico, que tan solo relaciona la forma y el tamaño con la velocidad sin la intervención de parámetros fisiológicos, relacionamos la velocidad de caída de dinoflagelados muertos de especies de diferentes tamaños y formas, a través de agua en régimen estacionario laminar.

Contrariamente a lo que ocurre cuando trabajamos con organismos vivos, la velocidad de sedimentación de dinoflagelados muertos de las distintas especies mostró una correlación estadís-

ticamente significativa ($p < 0.05$) con la raíz cuadrada de su longitud (Fig. 3).

El que la velocidad de caída no dependa de la forma del dinoflagelado y sí de su tamaño, confirma en la práctica la validez de nuestro modelo teórico.

CONCLUSIONES

Aunque tanto el mecanismo íntimo y preciso de la propulsión flagelar y sus fenómenos hidrodinámicos asociados no se conocen en toda su extensión, ni tampoco se ha caracterizado con exactitud la compleja cinemática del desplazamiento helicoidal laetrópico, nuestro modelo permite reflexionar sobre algunas de las leyes generales que rigen el desplazamiento de los dinoflagelados. Así podemos concluir que su velocidad de natación es independiente de la forma del dinoflagelado así como proporcional a la raíz cuadrada de su longitud, mientras que en el caso de organismos formadores de cadenas, esta velocidad de natación es proporcional al número de células que posee la cadena.

Por su parte, la fuerza de arrastre es proporcional tanto al cuadrado de la longitud como al cuadrado de la velocidad.

En resumen, la Ley de Froude puede aplicarse a los dinoflagelados en su sentido más amplio, ya que no se ve limitada ni siquiera por las restricciones de isodiametricidad que afectan a buques u organismos que se desplazan a números de Reynolds más elevados.

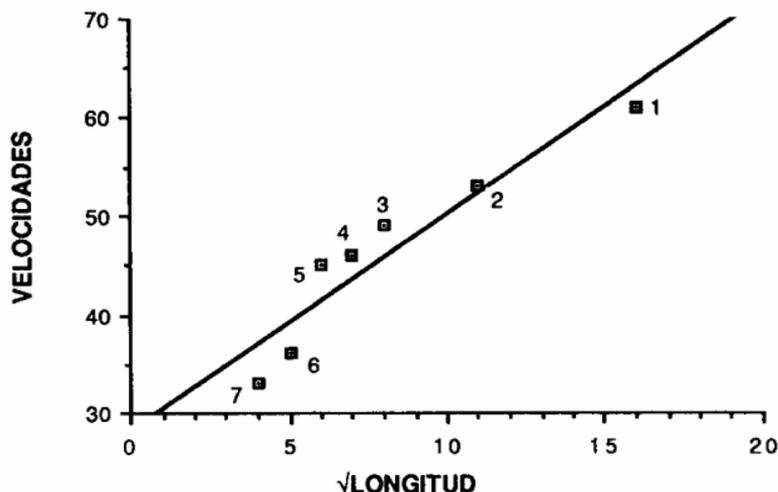


Fig. 3. Velocidad de sedimentación en relación con la longitud de los dinoflagelados: 1- *Gymnodinium catenatum* (cadenas de 4 células), 2- *Gymnodinium catenatum* (cadenas de 2 células), 3- *Gymnodinium catenatum* (individuos aislados), 4- *Prorocentrum micans*, 5- *Gonyaulax excavata*, 6- *Prorocentrum triestinum*, 7- *Scrippsiella trochoidea*.

Fig. 3. Sedimentation velocity related with the length of the dinoflagellates: 1- *Gymnodinium catenatum* (4 cells chains), 2- *Gymnodinium catenatum* (2 cells chains), 3- *Gymnodinium catenatum* (isolated cells), 4- *Prorocentrum micans*, 5- *Gonyaulax excavata*, 6- *Prorocentrum triestinum*, 7- *Scrippsiella trochoidea*.

AGRADECIMIENTOS

Guardamos una muy especial deuda de gratitud al Prof. Manuel Martínez de la Sección de Física Aplicada de la U.C.M. por sus comentarios y correcciones. Trabajo financiado por el Proyecto de CICYT IN93-0171.

LITERATURA CITADA

- Balech, E. 1988. Los dinoflagelados del atlántico sudoccidental. Publicación Especial del Instituto Español de Oceanografía 1: 310-311.
- Brennen, C. & H. Winet. 1977. Fluid mechanics of propulsion of cilia and flagella. Annual Review of Fluid Mechanics 9: 339-398.

- Bütschli, O. 1885. Protozoen. In: J. Bronn (ed), Klassen und Ordnungen der Thierreich. pp 5-45.
- Costas, E.; Maneiro, E.; Rodriguez, B. & M. Varela. 1987. Velocidad y fuerza de arrastre en dinoflagelados: un estudio comparativo. Boletín del Instituto Español de Oceanografía, 4: 107-112.
- Costas, E.; González-Gil, S.; Aguilera, A. & V. López-Rodas. 1993. Effects of growth factors on growth rates in marine dinoflagellates. *Phycologia* 32: 351-355.
- Dodge, J.D. 1982. Marine dinoflagellates of the British Isles. London: Her majesty's Stationery Office. 303 pp.
- Fraga, S.; Gallager, S.M. & D.M. Anderson. 1988. Chain forming dinoflagellates: an adaptation to red tides. In: International Symposium on Red Tides. pp. 1-4. Elsevier Science Publishing Co. New York.
- Fraga, F.; Pérez, F.; Figueiras, F.G. & A.F. Ríos. 1992. Stoichiometric variations of N, P, C and O₂ during a *Gymnodinium* catenatum red tide and their interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 87: 123-134.
- Gaines, G. & F.R.J. Taylor. 1985. Form and function of the dinoflagellate transverse flagellum. *Journal of Protozoology* 32: 290-296.
- Hand, W.G.; Gollard, P. & D. Davenport. 1965. The effects of temperature and salinity change on the swimming rate in dinoflagellates *Gonyaulax* and *Gyrodinium*. *Biological Bulletin* 128: 90-101.
- Hand, W.G.; & J.A. Schmidt. 1975. Phototactic orientation by the marine dinoflagellate *Gyrodinium dorsum* Kofoid II. Flagellar activity and overall response mechanism. *Journal of Protozoology* 22: 494-498.
- Hasle, G.R. 1964. More on phototactic diurnal migration in marine dinoflagellates. *Nytt. Mag. Bot.* 2: 139-147.
- Holwill, M.E.J. 1966. Physical aspects of flagellar movement. *Physiological Reviews* 46: 696-785.
- Kamykowski, D. 1980. Subthermocline maximums of the dinoflagellate *Gymnodinium simplex* (Lohman) Kofoid and Swezy and *Gonyaulax polygramma* Stein. *Northeast Gulf Science* 4: 39-43.
- Kamykowski, D. 1981. Laboratory experiments on the diurnal vertical migration of marine dinoflagellates through temperature gradients. *Marine Biology*, 62: 57-64.
- Kamykowski, D. 1986. A survey of laboratory temperature studies of dinoflagellate behavior from the viewpoint of ecological implications. In: M.A. Rasmkin (ed), *Migration: Mechanism and Adaptive Significance*. pp 67-78. U. Texas Press, Austin.
- Kamykowski, D. & S.A. McCollum. 1986. The temperature-acclimated swimming speed of selected marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research* 8: 275-287.
- Levandowsky, M. & P. Kaneta. 1987. Behaviour in dinoflagellates. In: F.J.R. Taylor (ed), *The Biology of Dinoflagellates*. pp 360-400. Blackwell Oxford Scientific Publishing. Oxford.

- Lindemann, E. 1928. Über die schwimmbewegung einer experimentell eingeseiselig gemachten dinoflagellaten. *Arch. Protistenk* **64**: 507-510.
- López-Rodas, V; González-Gil, S.; Aguilera, A. & E. Costas. 1992. Mecanismos de control biológico de la proliferación de dinoflagelados: 1- Factores de crecimiento y mitógenos. *Scientia Marina* **56**: 293-299.
- McMahon, T.A. & J.T. Bonner. 1983. In: *Tamaño y Vida*. 255 pp. Biblioteca of Scientific American. Labor, Barcelona.
- Metzner, P. 1929. Bewegungstudien an Peridineen. *Z. Bot.* **22**: 225-265.
- Navarro, M. 1990. Características de los cultivos a pequeña escala de dinoflagelados marinos: su evaluación como organismos para la producción primaria en acuicultura. Ph. D. Universidad Complutense de Madrid. 197 pp.
- Peters, N. 1929. Orts-und Geisselbewegung bei marinen Dinoflagellaten. *Archiv Protistenk*, **67**: 291-321.
- Roberts, A.M. 1981. Hydrodynamics of protozoan swimming. In: I. Levandowsky & S. Hutner (eds), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. pp 5-66. Academic Press, New York.
- Thomsom, D. 1917. In: *Sobre el crecimiento y la forma*. H. Bonner (ed). Blume, Madrid. 140 pp.
- Thronsdn, J. 1973. Motily in some marine nanoplankton flagellates. *Norwegian Journal of Zoology* **21**: 193-200.