

## Dinoflagelados Nomenclatura portuguesa<sup>(\*\*♦)</sup>

Lígia Sousa (1, 2, a), M. R. Rivas-Carballo (3, b) & João Pais (1, c)

1 - Centro de Estudos Geológicos, Dep. Ciências da Terra, Faculdade de Ciências e Tecnologia (UNL), Quinta da Torre, 2825-114 Caparica, Portugal.

2 - Bolseira de Doutoramento BD/9094/96 ao abrigo do Programa Praxis XXI.

3 - Depto. Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Salamanca, 37008 Salamanca, España.

a - ls@mail.fct.unl.pt; b - crivas@gugu.usal.es; c - jjp@mail.fct.unl.pt.

### RESUMO

**Palavras-chave:** dinoflagelados; biologia; taxonomia; ecologia; paleoecologia; biostratigrafia.

Os dinoflagelados são microorganismos unicelulares, planctónicos que, em determinadas condições, podem produzir quistos susceptíveis de fossilizarem. Estes quistos são abundantes nos sedimentos desde o Paleozóico, proporcionando importante informação biostratigráfica e paleoecológica.

Em Portugal, o estudo de dinoflagelados está ainda numa fase incipiente. Tendo em conta os últimos desenvolvimentos neste domínio, apresenta-se nomenclatura actualizada em língua portuguesa, referente à biologia, taxonomia, ecologia, paleoecologia e biostratigrafia.

### ABSTRACT

**Key-words:** dinoflagellates; biology; taxonomy; ecology; palaeoecology; biostratigraphy.

Dinoflagellates are planktonic unicellular microorganisms, that under certain conditions may produce cysts prone to fossilization. These cysts are abundant in the sedimentary record since the Palaeozoic, supplying important biostratigraphical and palaeoecological information.

In Portugal, the study of dinoflagellates is still in its beginnings. Considering the late developments in this domain, an updated nomenclature in Portuguese language is presented, pertaining to its biology, taxonomy, ecology, palaeoecology and biostratigraphy.

## 1. INTRODUÇÃO

Os principais organismos produtores dos oceanos são algas microscópicas. Flutuam, fazendo parte do plâncton – conjunto de microorganismos vegetais (fitoplâncton) e animais (zooplâncton) que

vivem em suspensão na água. Constituem o primeiro elo da cadeia alimentar dos seres marinhos. Na globalidade, o plâncton constitui a maior e mais diversificada comunidade de seres vivos. As diatomáceas, os coccolitofóridos e os dinoflagelados constituem componentes essenciais do fitoplâncton.

\* - Faz-se a caracterização dos Dinoflagelados em língua portuguesa. Para o efeito foram tidas em conta diversas publicações, nomeadamente as de Fensome *et al.* (1996) e Williams & Fensome (1999).

♦ - Projecto Praxis XXI "Neogénico e Quaternário da margem atlântica da Ibéria e transformações globais".

Os restos destes microorganismos, após a morte, caem para o fundo. Alguns são digeridos ou decompostos por bactérias. O fundo vai-se enriquecendo de fosfatos, nitratos e dióxido de carbono. Estes materiais podem ascender à superfície devido a correntes ascendentes oceânicas (“up-welling”) ficando, de novo, à disposição dos seres vivos. O fitoplâncton é mais abundante nos locais onde as águas profundas e ricas de nutrientes atingem a superfície.

Os organismos do plâncton vivem, preferentemente, próximo da superfície dos oceanos. Todavia, o excesso de radiação solar é mal tolerado e os organismos mergulham até zonas de radiação ótima. Os dinoflagelados preferem relações constantes luz-temperatura. As maiores concentrações ocorrem entre os 18 e os 90 metros. Provavelmente, não ultrapassam os 200 metros de profundidade.

Os dinoflagelados são um dos membros mais importantes do fitoplâncton em ecossistemas marinhos e de água doce. São organismos planctônicos, geralmente vivem isolados mas, em alguns casos, formam colônias. São incluídos, classicamente, no **Reino Protista**, divisão **Dinoflagellata** (do grego *dinos*, rotação em espiral e do latim *flagellum*, pequeno chicote). Antigamente, os zoólogos classificaram-nos como protozoários e os botânicos como algas.

Um organismo, para ser diagnosticado ou reconhecido como dinoflagelado, tem de, em algum estágio do seu ciclo de vida, ser constituído por uma célula com dois flagelos diferentes e/ou possuir tipo especial de núcleo designado por dinocarion (definido adiante).

São dotados de esqueleto externo essencialmente de natureza celulósica, constituinte típico das células vegetais. Noutros, à semelhança de muitas células animais, é composto por um conjunto complexo de membranas.

A forma é variável, geralmente ovóide achatada. São quase todos autotróficos. Estão representados desde o Triásico (210-245 Ma) até a actualidade.

## 2. ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Baker, em 1753, foi provavelmente o primeiro a identificar um dinoflagelado vivo. Descreveu *Noctiluca*, que pode ter diâmetro superior a 2 mm. Dinoflagelados fósseis foram observados pela primeira vez em 1836 por Ehrenberg, que publicou os resultados em 1838. Neste trabalho

identificou dois tipos de microfósseis no Cretácico e, devido às semelhanças com formas modernas, reconheceu um deles como Dinoflagelado e designou-o por *Peridinium*. O outro tipo, constituído por zigosporos siliciosos com um corpo esférico coberto de apêndices, foi considerado afim da alga verde de água doce *Xanthidium*. Em 1845, Mantell, demonstrou que estes corpos esféricos com apêndices eram orgânicos e mais tarde incluiu-os no género *Spiniferites*. Wetzel (1933), com base nas descrições de Mantell, designou por *Hystrichosphaera* formas com corpo esférico e com apêndices. Esta designação passou a ser usada para microfósseis com parede orgânica com apêndices de afinidade desconhecida.

Evitt (1961, 1963) reconheceu a presença de aberturas regulares em dinoflagelados fósseis e em muitas histricosferas. Estas foram interpretadas correctamente como os orifícios dos quistos através dos quais a célula móvel se liberta. Actualmente, sabe-se que muitos dinoflagelados fósseis, incluindo os que foram referidos como histricosferas, são quistos. Mas, alguns que não apresentam aberturas, foram incluídos no grupo dos acritarcas (microfósseis com parede orgânica com afinidade biológica desconhecida). Muitas das histricosferas do Paleozóico são, possivelmente, acritarcas enquanto as do Meso-Cenozóico correspondem a quistos de dinoflagelados.

## 3. BIOLOGIA

### 3.1 Morfologia

Os dinoflagelados são, geralmente, organismos unicelulares, microscópicos, com dimensões entre 5 e 100 µm de diâmetro, ainda que alguns “gigantes” possam ultrapassar 2 mm. Frequentemente ocorrem como célula móvel por possuírem dois flagelos diferentes originados a partir de um único poro. Um dos flagelos é transversal, tem forma de fita ondulante, circunda o corpo e está, normalmente, alojado num sulco equatorial denominado **cíngulo** (*cingulum*), permitindo movimentos de rotação. Outro, longitudinal, é geralmente cilíndrico e menos ondulante, estende-se para o exterior a partir de um sulco médio (**sulco longitudinal** ou *sulcus*) e é responsável por movimentos de translação. O bater simultâneo dos flagelos permite-lhes manter a posição no meio aquático e deslocarem-se com movimento helicoidal. A migração

na água pode atingir velocidades entre 75 a 370  $\mu\text{m/s}$ , ou seja, 20 a 30 metros em 24 horas.

Podem ser **autotróficos** ou **heterotróficos**. Os primeiros contêm cloroplastos e são fotossintéticos. Os segundos não apresentam cloroplastos e alimentam-se, como os animais: **halozóicos** — ingestão de partículas alimentares e **saprófitos** — absorção de material alimentar dissolvido.

Os pigmentos presentes nos dinoflagelados são as **clorofilas a e c<sub>2</sub>** e a xantofila, **peridina**. Também contêm  **$\beta$ -carotenos** e pequenas quantidades de **diadinoxantina**, **diatoxantina** e **dinoxantina**.

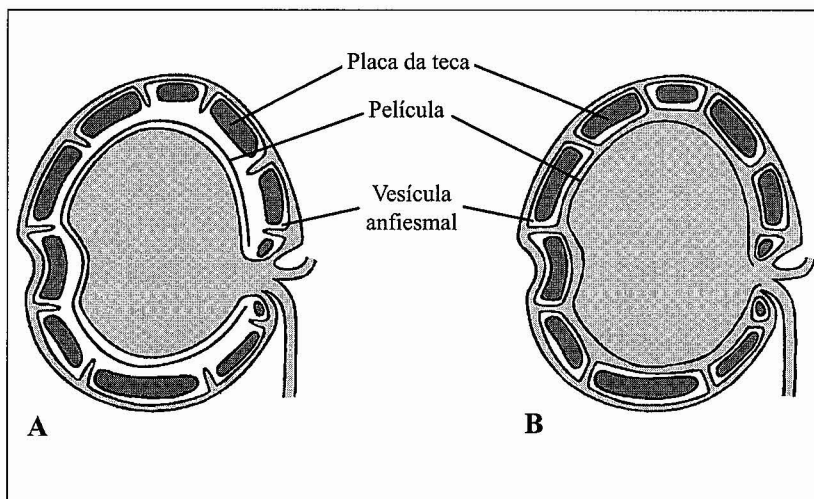
O núcleo dos dinoflagelados é tipicamente eucariota. Denomina-se **dinocarion** (Subdivisão Dinokaryota), por os cromossomas estarem sempre condensados e visíveis durante o ciclo mitótico; ao contrário de um eucariota normal, em que os cromossomas se separam durante a interfase, tornando-se invisíveis. Além disso, no dinocarion, a mitose é “fechada”, ou seja, a membrana nuclear não se rompe durante a divisão mitótica e o fuso cromático é extranuclear, não estando associado aos centríolos; os filamentos passam através de invaginações que se formam no núcleo durante a prófase. Outra característica do dinocarion é conter uma elevada quantidade de DNA sem histonas (proteínas básicas) e, portanto, de nucleossomas. O citoplasma contém cloroplastos, vacúolos, complexo de Golgi, mitocôndrias, microcorpos e reservas alimentares.

A parede externa das células dos dinoflagelados tem estrutura complexa, e é denominada

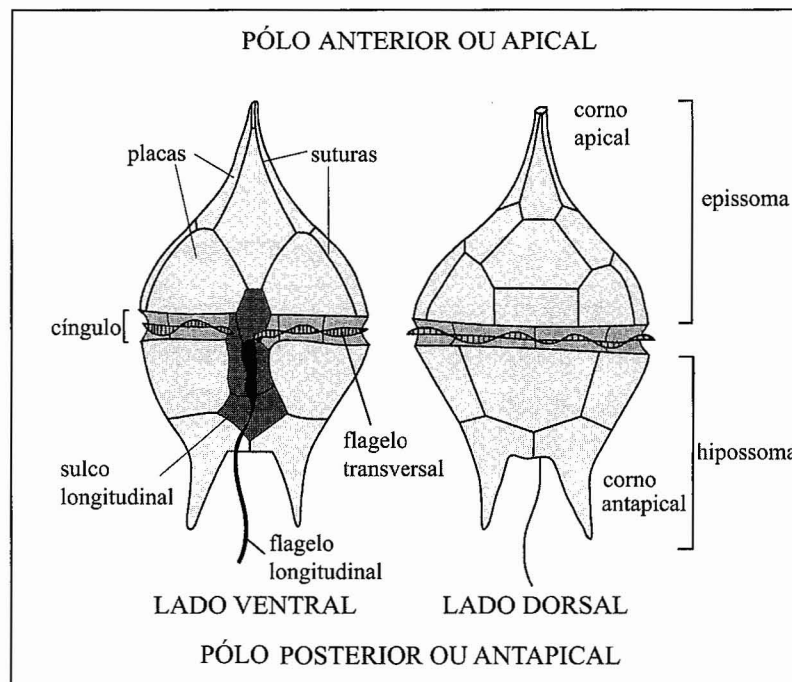
**anfiesma** (Morril & Loeblich III, 1983) ou **cortex** (Netzel & Dörr, 1984). As células móveis dos dinoflagelados são rodeadas por uma membrana celular designada **plasmalema**. Por baixo dela existe, quase sempre, uma camada simples de **vesículas anfiesmais**. A célula pode estar envolvida por um esqueleto externo, a **teca**, formado por placas de natureza celulósica — **dinoflagelados tecados ou couraçados**. Quando as vesículas não apresentam placas, os dinoflagelados designam-se por **atecados ou não couraçados**.

Nas formas tecadas cada vesícula anfiesmal contém uma placa da teca. Estas podem ser finas e difíceis de observar, a espessas e bastante ornamentadas. Entre as placas, existem suturas que dão flexibilidade e permitem o crescimento. O arranjo destas placas (**tabulação**) é constante para cada espécie.

Nos dinoflagelados atecados, a célula está protegida por um invólucro proteico e flexível. Algumas espécies podem desenvolver um esqueleto interno constituído por calcário ou, raramente, por sílica. Em alguns dinoflagelados atecados existe uma membrana muito fina e descontínua no interior das vesículas do anfiesma, semelhante à camada precursora das placas nas formas tecadas. Segundo Morril & Loeblich III (1983), a membrana que delimita as vesículas anfiesmais pode romper-se parcialmente e constituir a **película** (fig. 1A); em regra, a película constitui uma camada interna individualizada das vesículas anfiesmais (fig. 1B).



**Figura 1** - Relação entre a película e as vesículas do anfiesma. **A** - película formada por fusão de material precursor dentro da vesícula; **B** - película formada por baixo das vesículas (modificado de Taylor, 1990 in Fensome *et al.*, 1996).



**Figura 2** – Morfologia e orientação de um dinoflagelado móvel tecado (modificado de Evitt, 1985 in Fensome *et al.*, 1996).

A película é constituída, fundamentalmente, por celulose, às vezes com dinosporina. Em alguns géneros atecados (*Balechina*, *Ptychodiscus* e *Noctiluca*), a película forma a camada principal do anfiessa e as células são designadas **películas**.

A película pode existir por baixo da teca (*Alexandrium* e *Scrippsiella*); constitui a parede dos quistos e pode fossilizar.

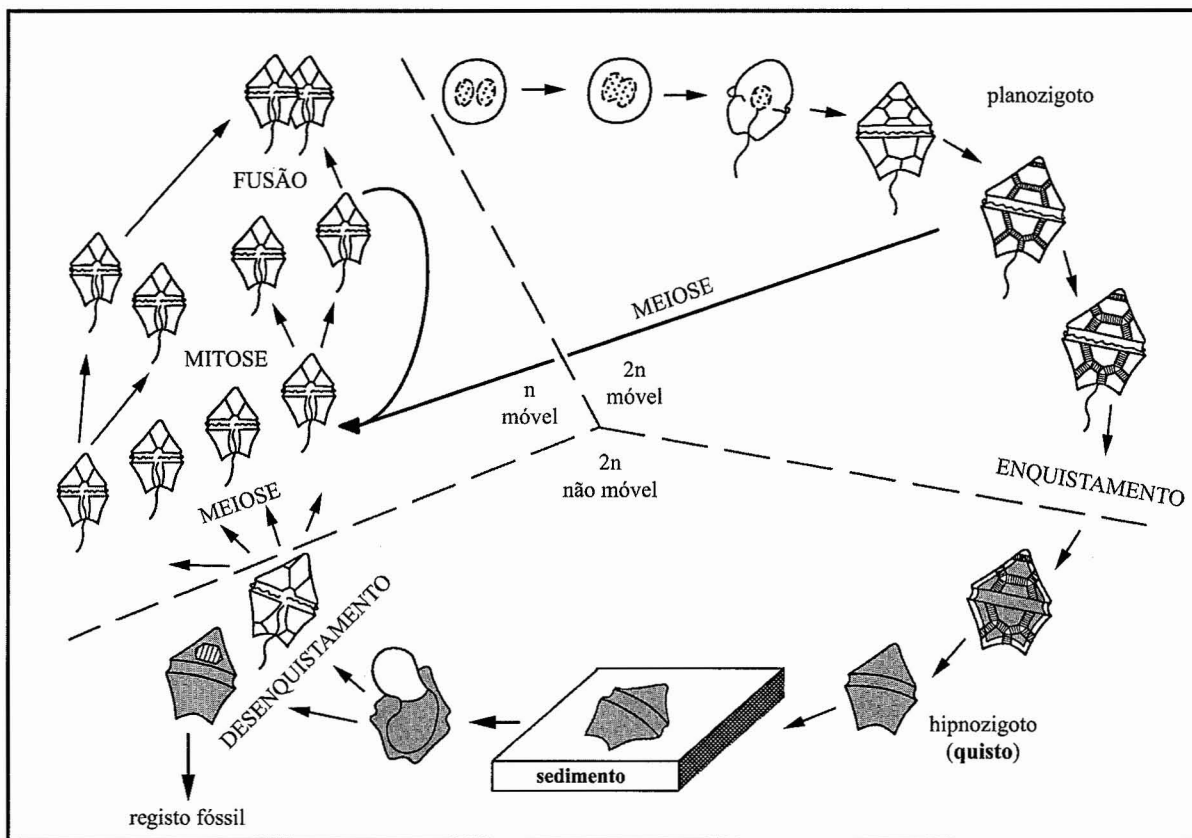
No que diz respeito à orientação (fig. 2), considera-se que a extremidade da célula oposta ao flagelo longitudinal constitui o **pólo anterior ou apical (apex)** e a que contém o **pólo posterior ou antapical (antapex)**. O lado de onde emergem os flagelos e que apresenta o sulco longitudinal constitui o **lado ventral** e o oposto o **lado dorsal**. O lado esquerdo e direito são convencionalmente definidos como no Homem. Por último, toda a parte da célula anterior ao cíngulo constitui o **epissoma (epiteca ou epittracto nas formas tecadas, epicone nas atecadas e epiquisto nos quistos)** e a zona posterior ao cíngulo é o **hipossoma (hipoteca ou hipottracto nas formas tecadas, hipocone nas atecadas e hipoquisto nos quistos)**.

A forma é variável. Geralmente são ovóides, com um prolongamento ou corno no extremo anterior (**corno apical**) e, às vezes, com outro, arredon-

do, ou com dois, normalmente desiguais, no extremo posterior (**cornos antapicais**) que, em regra, é mais desenvolvida que a apical.

### 3.2 Ciclo de vida

A reprodução pode ser vegetativa, assexuada ou sexuada. O ciclo de vida pode ser surpreendentemente complexo, com vários estádios (fig. 3). No entanto, a maioria das espécies tem, pelo menos, um estádio móvel biflagelado. Alguns ocorrem como células amebóides, células multinucleadas, células com apêndices, formas filamentosas ou colunas semelhantes a fitas de células. Os dinoflagelados actuais produzem diversos quistos (células com parede contínua e sem flagelos): quistos de resistência de períodos longos, temporários de pequena duração ou vegetativos. As membranas e paredes de dinoflagelados móveis e as paredes de muitos quistos temporários e vegetativos são rapidamente destruídos pela acção bacteriana após a morte. Contrariamente, a parede dos quistos de resistência é geralmente composta por material muito resistente (geralmente orgânico — **dinosporina**, semelhante à esporopolenina), mas ocasionalmente é inorgânica (carbonato de cálcio ou sílica) e pode fossilizar.



**Figura 3** – Ciclo biológico completo dos dinoflagelados. Inclui reprodução assexuada, sexuada e formação do quisto (modificado de Evitt, 1985 in Fensome *et al.*, 1996).

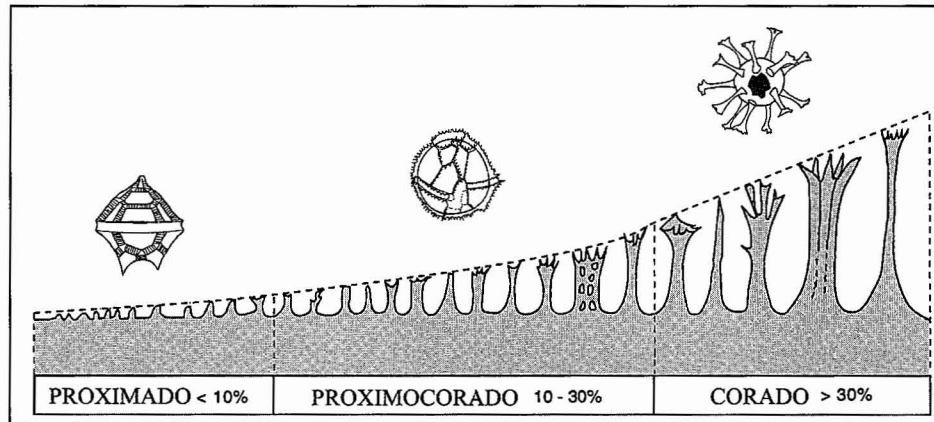
zar. Consequentemente acredita-se que muitos dinoflagelados fósseis são quistos de resistência.

O ciclo de vida, salvo raras exceções, é haplobiônico, pelo que a maioria dos dinoflagelados conhecidos são haplóides. Em geral, o ciclo implica unicamente a reprodução assexuada por bipartição, em que invariavelmente participam células móveis. A reprodução sexuada é apenas conhecida em 1% das espécies actuais; pensa-se que seja mais frequente, podendo ser tanto isocoma anisogâmica. Após a fusão plasmática, o zigoto (**planozigoto**) pode sofrer meiose ou, sob condições desfavoráveis de meio, originar um **hipnozigoto**. Este constitui um quisto de resistência, passando os dinoflagelados a um estágio de vida latente. Para manter a estabilidade do quisto no interior da teca, algumas formas desenvolvem projecções, mais ou menos numerosas, com extremidades distais variadas consoante as espécies. A célula contrai-se no interior da teca e forma-se um invólucro quitinoso que pode reflectir a morfologia externa da forma móvel. Quando a contracção da célula no interior da teca é pequena, a parede do

quisto tem a mesma forma e pode conservar vestígios das linhas de sutura, impressão de poros, bandas de crescimento, etc. No interior do quisto ficam retidos o citoplasma, o núcleo e as reservas nucleares. Ulteriormente, o quisto perde a mobilidade, afunda-se e deposita-se no sedimento. As placas exteriores da forma móvel desagregam-se rapidamente. Depois de um tempo variável e, logo que as condições do meio se tornem propícias, o quisto abre-se, saindo uma forma livre, uniflagelada, que rapidamente passa a forma móvel com dois flagelos que, por meiose, encerra o ciclo. O quisto, por ser imóvel, comporta-se como uma partícula sedimentar de parede resistente, susceptível de fossilizar.

### 3.3 Morfologia do quisto

Quando o quisto se forma no interior da teca, a parede externa desenvolve-se imediatamente por baixo dela, pelo que o aspecto do quisto é aproximadamente igual ao da célula móvel. Estes quistos

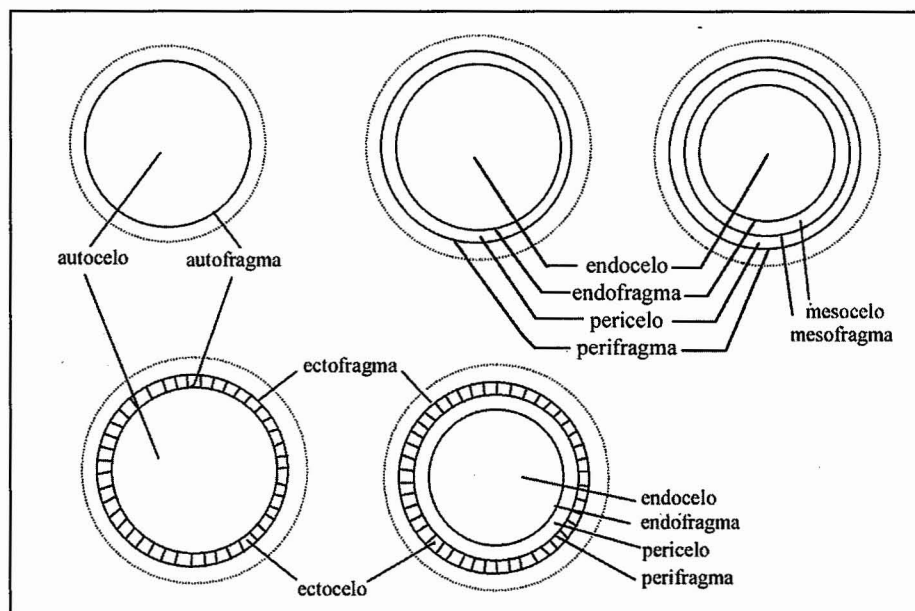


**Figura 4** - Tipos de quistos dependendo da relação entre a altura dos processos e o diâmetro menor do corpo central (modificado de Sarjeant, 1982 in Fensome *et al.*, 1996).

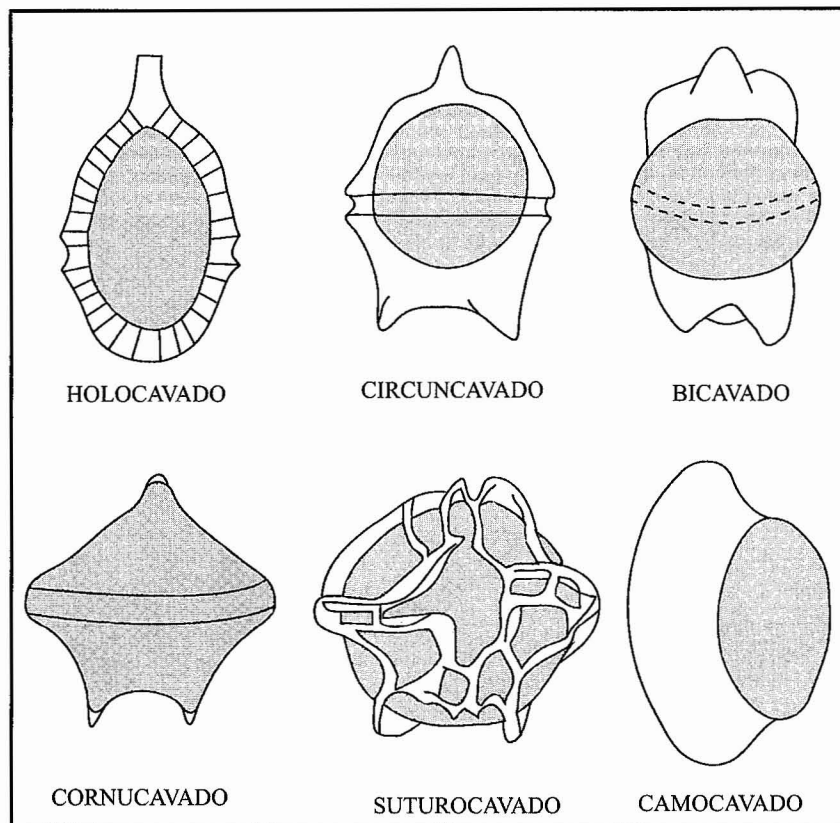
denominam-se **proximados** e, em geral, carecem de qualquer tipo de projecções externas. Pelo contrário, há quistos muito diferentes da célula-mãe; são formados por um corpo central, aproximadamente esférico, rodeado por projecções ou cristas. Denominam-se de **corados** ou **proximocorados** conforme a altura das projecções em relação ao diâmetro do corpo central (fig. 4). Para alguns autores, o crescimento destes apêndices é ulterior à libertação do quisto, no entanto, para outros, é responsável pela ruptura da teca.

### 3.3.1 Parede

Os quistos têm uma ou várias paredes (**-fragmas**) que encerram uma ou mais cavidades (**-celos**) (Fensome *et al.*, 1996) (fig. 5). O quisto mais simples é denominado **autoquisto**, formado por uma parede (**autofragma**), que rodeia a única cavidade (**autocelo**). No caso da existência de duas paredes, a interna é designada por **endofragma** e a externa por **perifragma**. Pode haver uma terceira parede, o **ectofragma**, com morfologia muito



**Figura 5** – Tipos de parede e respectivas cavidades e disposição em relação à teca (linha a ponteados).



**Figura 6** – Tipos mais frequentes de quistos cavados (modificado de Sarjeant, 1982 e Evitt, 1985 *in* Fensome *et al.*, 1996).

variada e sempre exterior ao autofragma ou ao perifragma. O ectofragma está, quase sempre, unido à parede infrajacente através de processos ou outras estruturas salientes e pode ser contínuo, perfurado, ou estar reduzido a trabéculas ou lâminas que unem os extremos dos processos. Outro tipo de parede constitui o **mesofragma**, que aparece em alguns peridinióides fósseis. É uma parede fina, que se dispõe entre o endofragma e o perifragma mas não está relacionado com eles por processos ou estruturas similares.

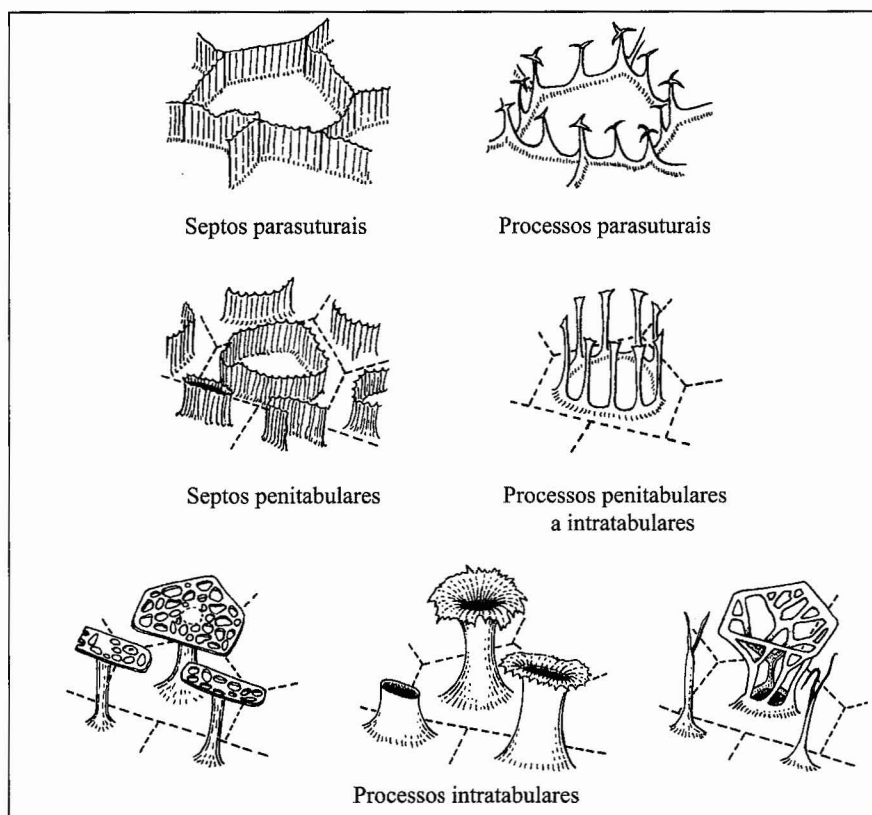
Quando aparecem duas ou mais paredes separadas por cavidades, os quistos denominam-se **cavados**. As cavidades que contêm designam-se por **endocelo**, **pericelo**, **mesocelo** e **ectocelo**, relativamente à parede que as rodeia. Os autoquistos, que apenas apresentam o autocelo, dizem-se **acavados**. Os quistos cavados correspondem, geralmente, a formas proximadas, mas também podem ser corados ou proximocorados. Reconhecem-se vários tipos de quistos cavados (fig. 6), dependendo da zona e volume do quisto onde se situa a cavidade.

### 3.3.2 Relevo

A superfície externa do quisto pode ser lisa ou apresentar um relevo produzido pelo prolongamento do autofragma ou perifragma numa grande variedade de estruturas. Estas podem ascender a partir de um único ponto, constituindo os **processos**, ou formar-se a partir de uma base linear, definindo anéis ou pregas designadas **septos**. Tanto os processos como os septos têm morfologia e tamanho muito variáveis (fig. 7) e são elementos taxonómicos importantes. A distribuição superficial pode ser irregular ou ter correspondência com a tabulação.

### 3.3.3 Caracteres tecamórficos e quistomórficos

O quisto pode conservar vestígios de características morfológicas da teca. Gocht (1983) designou-as como **estruturas tecamórficas**, presentes



**Figura 7** – Diferentes tipos de relevo em função da forma e distribuição das projecções (modificado de Evitt, 1985).

no quisto (paratabulação, cicatrizes flagelares, paracíngulo, ...) e homólogas às da teca (fig. 8). O mesmo autor designou por **estruturas quistomórficas** os caracteres específicos do quisto sem equivalentes na teca, mas que podem estar, de alguma forma, relacionados com ela (processos, ectofragma, ...).

### 3.3.4 Paratabulação

Os quistos de dinoflagelados podem reflectir a estrutura da parede das respectivas células móveis. O conhecimento da parede das células móveis dos dinoflagelados actuais é essencial para uma compreensão dos dinoflagelados fósseis.

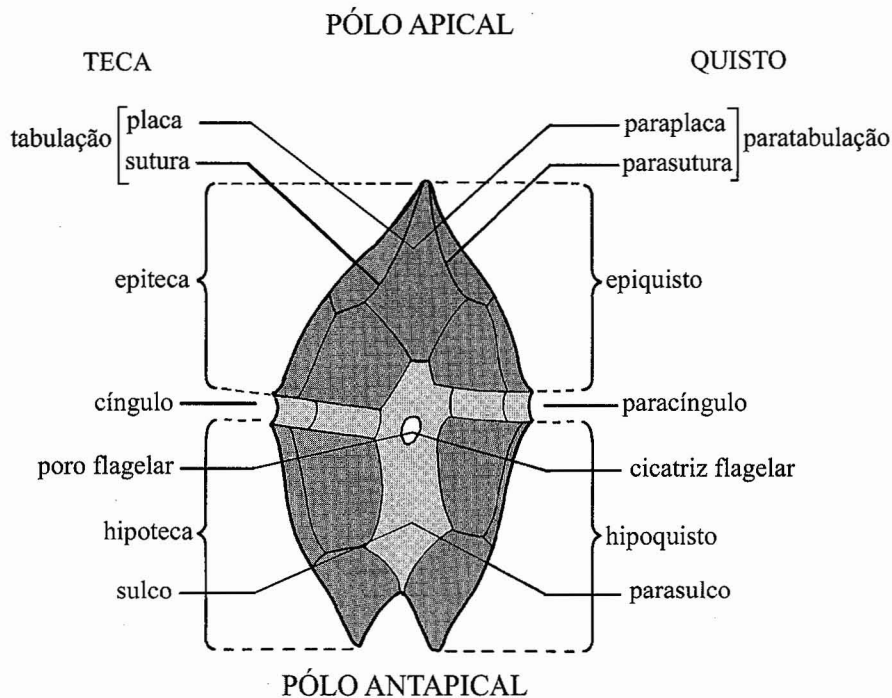
O termo **tabulação** tem sido usado para referir o arranjo das placas na teca. Contudo, como estas ocorrem dentro das vesículas anfiesmais e existe um contínuo morfológico entre taxa com e sem placas da teca, a tabulação também pode ser entendida como o arranjo das vesículas anfiesmais. As placas da teca contactam através de sutu-

ras lineares, normalmente com sobreposição do bordo das placas adjacentes.

A tabulação é muito importante na classificação dos dinoflagelados, especialmente nos fósseis. Os padrões de tabulação em dinoflagelados modernos e fósseis podem ser agrupados em seis tipos (fig. 9): **gimnodinióide**, **suessióide**, **goniaulacóide-peridinióide**, **nanoceratopsiíode**, **dinofisióide** e **procentróide**.

#### A) Tabulação gimnodinióide (fig. 9A)

As vesículas anfiesmais são numerosas, pequenas, poligonais, aproximadamente equidimensionais e com arranjo ao acaso ou em séries latitudinais aparentes (compreende mais de dez séries). Podem ser tecados ou atecados. Os fósseis de dinoflagelados com parede orgânica são raros mas, provavelmente, são reconhecíveis pela semelhança morfológica geral com as formas actuais. Este tipo de tabulação é raro e nunca foi observado nos fósseis. Exemplo de formas com este tipo de tabulação: *Gymnodinium*, *Dinogymnium*.



**Figura 8** – Relação entre as estruturas da teca e do quisto (modificado de Evitt, 1985).

### B) Tabulação suessióide (fig. 9B)

As vesículas anfiesmais contêm placas tecais. O arranjo é efectuado entre mais de seis e menos de onze séries latitudinais bem como séries longitudinais sulcais. As placas são poligonais e, aproximadamente, equidimensionais. O cíngulo pode ser difícil de distinguir ou estar bastante marcado por uma depressão latitudinal, que pode conter uma ou duas séries latitudinais de placas. Uma das formas fósseis com este tipo de paratabulação é *Suessia*, assim como a célula móvel de *Symbiodinium*.

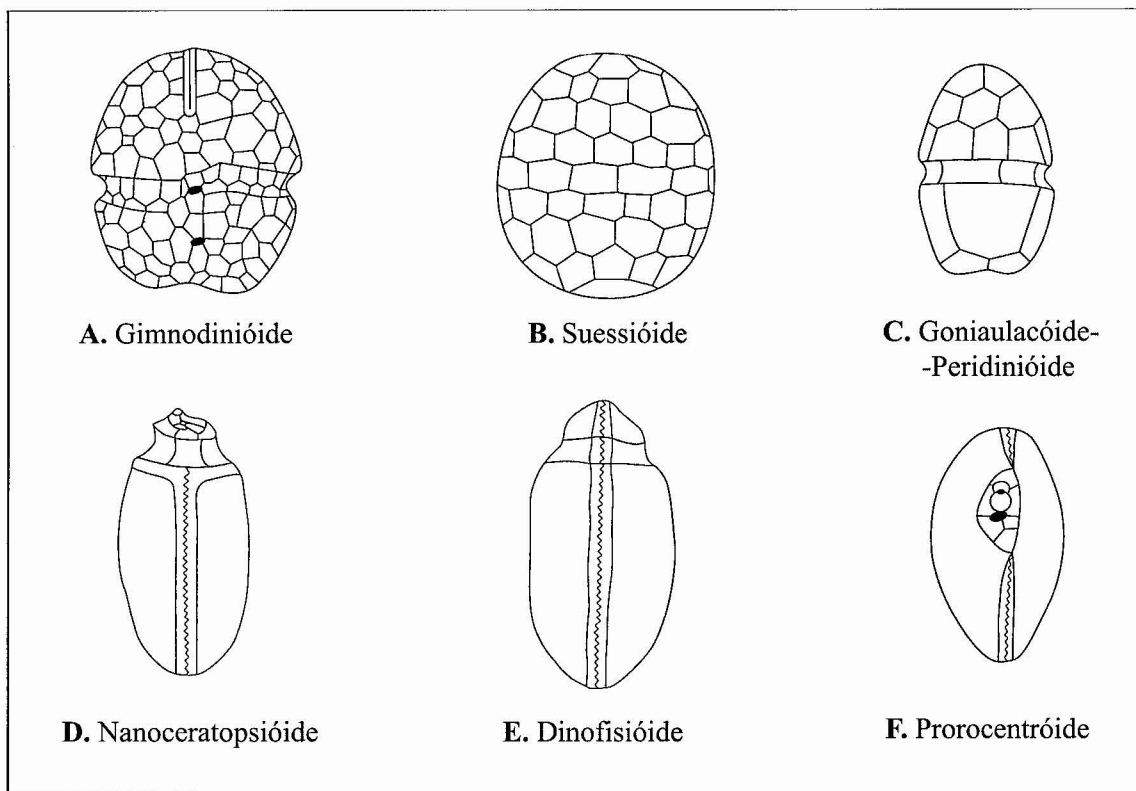
### C) Tabulação gonialacóide-peridinióide (fig. 9C)

As vesículas anfiesmais têm as placas tecais dispostas em séries de cinco ou seis placas latitudinais e uma série sulcal longitudinal. A tabulação revela uma repetição de temas em que as homologias interspecíficas podem geralmente ser reconhecidas. Os sistemas de designação de placas podem envolver a contagem objectiva referenciada a diversos pontos ou áreas na superfície da célula. Alternativamente, estes sistemas podem ser mais subjecti-

vos, envolvendo designações idênticas de placas que são interpretadas como homólogas. Alguns autores apresentam a combinação dos dois modelos.

#### C.1) Sistema de tabulação de Kofoid

O primeiro sistema de tabulação objectivo e mais usado (**Sistema de tabulação de Kofoid**) foi desenvolvido por Kofoid (1907a, b, 1909, 1911) a partir dos trabalhos pioneiros de Stein, Butschi, Schutt, Paulsen e Fauré-Fremiet (Kofoid, 1909). Utiliza quatro referências: o sulco, o cíngulo, o apex (vulgarmente determinado pela posição do poro apical ou do complexo do poro apical) e o antapex. As placas imediatamente anteriores ao cíngulo constituem a **série pré-cingular**; as imediatamente posteriores definem a **série pós-cingular**; as que contactam com o complexo do poro apical constituem a **série apical**; e as da região do antapex constituem a **série antapical**. As placas que ocorrem entre as séries pré-cingular e apical e entre as séries pós-cingular e antapical são designadas, respectivamente, por **placas intercalares anteriores** e **posteriores**. As placas do cíngulo constituem a **série cingular** e as do sulco as **placas sulcais**. No



**Figura 9** - Tipos de tabulação. A - vista ventral, B a E - vista dorsal, F - vista apical oblíqua (modificado de Taylor, 1990; Evitt, 1985; Loeblich, 1968; Piel & Evitt, 1980 *in* Fensome *et al.*, 1996).

sistema de Kofoid, as placas individuais de cada série (excepto as placas sulcais) são numeradas consecutivamente, começando pela placa mais próxima da posição médio-ventral e contornando o paralelo da célula até ao flagelo transversal, em sentido contrário aos ponteiros do relógio.

Kofoid (1909) utilizou uma notação para referenciar cada série em conjunto, constituída pela numeração das placas em questão. São usados os símbolos seguintes: placas apicais (**'**), placas intercalares anteriores (**a**), placas pré-cingulares (**''**), placas cingulares (**c**), placas pós-cingulares (**'''**), placas intercalares posteriores (**p**), placas antapicais (**''''**) e placas sulcais (**s**). As abreviaturas designam placas sulcais específicas: sulcal anterior (**as**), sulcal acessória direita (**ras**), sulcal direita (**rs**), sulcal esquerda (**ls**) e sulcal posterior (**ps**). Em algumas espécies de peridinióides existe uma placa de transição cingular/sulcal (**t**). O limite das placas é designado pelas notações das duas placas adjacentes separadas por uma barra: assim, por exemplo, 6''/1' designa o limite entre a sexta placa pré-cingular e a primeira placa apical.

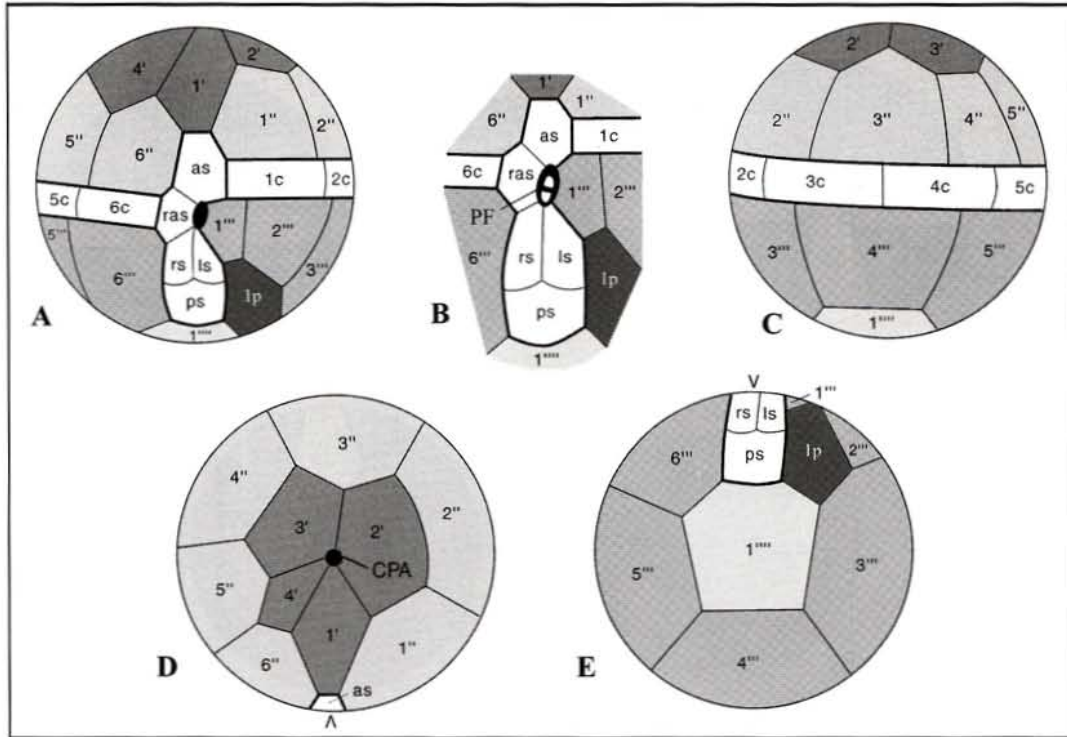
As figuras 10 e 11 ilustram, respectivamente, a tabulação goniaulacóide e peridinióide, de acordo

com a notação de Kofoid. A tabulação pode ser representada de modo específico por uma **fórmula de tabulação** que mostra o número total de placas em cada série. A fórmula de referência dos goniaulacóides é 4', 6'', 6c, 6''', 1p, 1''''', 5s; e, dos peridinióides, 4', 3a, 7'', 5''', 2''''.

A maior desvantagem do Sistema de Kofoid prende-se, com o facto de não levar em conta a homologia de algumas placas. Assim, mudanças na mesma série de placas envolvendo fusão de duas ou mais placas ou subdivisão de uma única placa requerem a renumeração de toda a série.

Outro aspecto relaciona-se com a atribuição das placas a séries. Por exemplo, as placas apicais contactam com o complexo do poro apical. Contudo, este complexo não está presente em todas as formas, nomeadamente em muitas espécies de *Peridinium* e em muitos quistos fósseis.

Outro problema do Sistema de Kofoid diz respeito às placas sulcais. A primeira placa pequena pós-cingular convencional de *Gonyaulax* e afins pode, mas nem sempre, limitar o cingulo, ou situar-se, frequentemente, na depressão sulcal. Deste modo, consoante a espécie, esta placa pode ser considerada tanto pós-cingular como sulcal.



**Figura 10** – Tabulação dos goniaulacóides de acordo com o sistema de tabulação de Kofoid em vistas ventral (A), dorsal (C), apical (D) e antapical (E). B pormenor da tabulação na posição médio-ventral. [CPA - complexo do poro apical, PF - poro flagelar, V e  $\Delta$  - posição da inserção dos flagelos; cingulo e sulco a branco] (modificado de Evitt, 1985 e Taylor, 1987 in Fensome *et al.*, 1996).

Levando estritamente em conta o modelo de Kofoid, *Gonyaulax* e afins, podem ter 5 ou 6 placas pós-cingulares, consoante a interpretação dada a esta pequena placa. Na tabulação de referência dos goniaulacóides é representada como uma verdadeira placa pós-cingular de Kofoid.

Outra limitação prende-se com a definição da série antapical. Não existem pontos de referência que ajudem a definir a série antapical; a placa convencionalmente designada por intercalar posterior (lp) em goniaulacóides típicos, tem uma posição que pode ser considerada antapical em alguns táxones. Relativamente a este problema, Balech (1980), redefiniu as placas antapicais como sendo as que limitam o sulco e não têm ligação com o cingulo. No entanto, esta proposta não tem sido seguida.

Kofoid não se preocupou com a homologia das placas e das dificuldades daí resultantes na aplicação estrita das suas normas. Contudo, o seu sistema introduziu uma nomenclatura para as placas e constituiu uma contribuição importante para o entendimento da morfologia dos dinoflagelados. Até 1970, o Sistema de Kofoid foi usado pela maioria dos investigadores; alguns seguiram as defini-

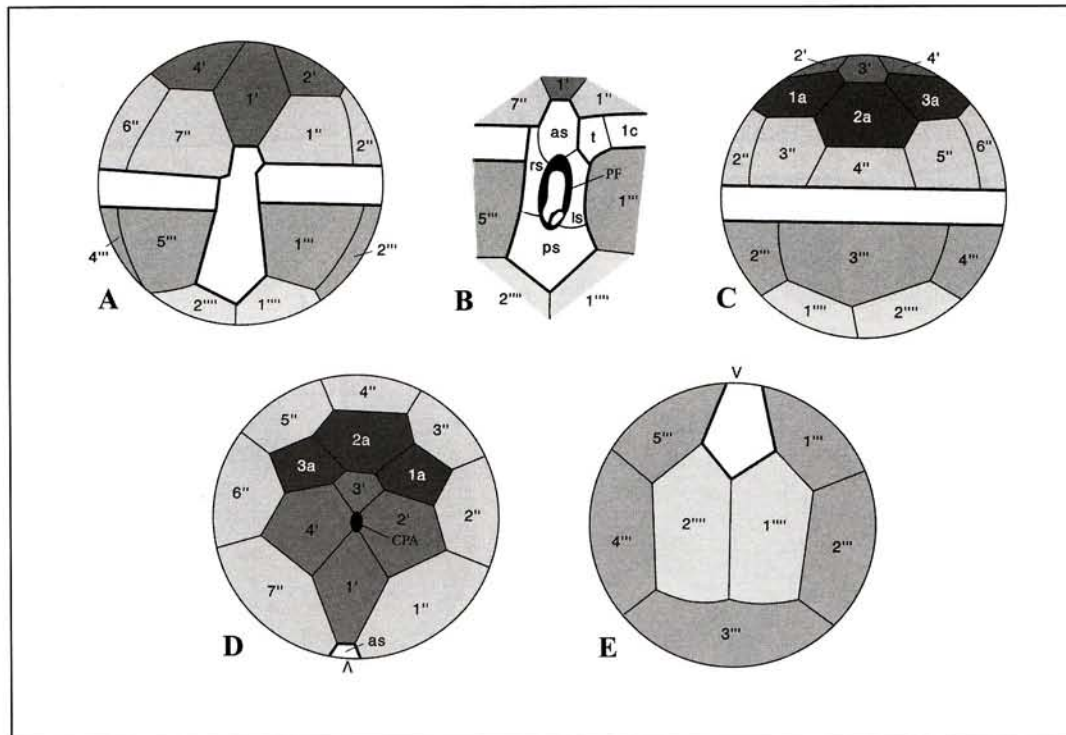
ções de Kofoid enquanto outros adaptaram as definições levando em conta morfologias presumíveis.

Taylor (Brugerolle & Taylor, 1979; Taylor, 1980, 1987) e Eaton (1980) tentaram resolver o problema das homologias apresentando outros modelos de numeração da tabulação.

Edwards (1990) propôs um sistema misto, tendo em conta elementos dos sistemas de tabulação de Taylor-Evitt e de Eaton, mas mais próximo do modelo de Eaton.

### C.2) Sistema de tabulação de Taylor-Evitt

Este modelo envolve algumas placas primárias hipotéticas (fig. 12). Utiliza cinco séries primárias latitudinais, compreendendo um total de 18 placas primárias, não havendo área sulcal. A série das 5 placas primárias latitudinais rodeia uniforme e simetricamente a célula. Compreendem placas primárias pentagonais e hexagonais. O cingulo inclui seis placas primárias hexagonais alongadas, identificadas por a, b, c, d, e e f; o limite entre a placa f e a faz-se no ponto de inserção do flagelo e, portanto, por definição, é **médio-ventral**. Há 6 placas primárias alternantes hexagonais e pen-



**Figura 11** – Tabulação dos peridinióides de acordo com o sistema de tabulação de Kofoid em vistas ventral (A), dorsal (C), apical (D) e antapical (E). B pormenor da tabulação na posição médio-ventral. [CPA - complexo do poro apical, PF - poro flagelar, V e  $\Lambda$  - posição da inserção dos flagelos; cíngulo e sulco **a branco**] (modificado de Evitt, 1985 e Taylor, 1987 in Fensome *et al.*, 1996).

tagonais em cada série, as quais ladeiam o cíngulo; as placas primárias pré-cingulares ou pré-equatoriais principais são numeradas **1, 2, 3, 4, 5 e 6** e as pós-cingulares ou pós-equatoriais são designadas por **I, II, III, IV, V e VI**. As placas pré-cingulares primárias 1, 3 e 5 e as primárias pós-cingulares II, IV e VI são pentagonais e têm um limite polar rectilíneo, isto é, contactam apenas com uma única placa da próxima série no sentido dos pólos. As placas pré-cingulares primárias 2, 4 e 6 e as primárias pós-cingulares I, III e V são hexagonais e têm um limite geniculado em direcção aos pólos, contactando com duas placas da próxima série.

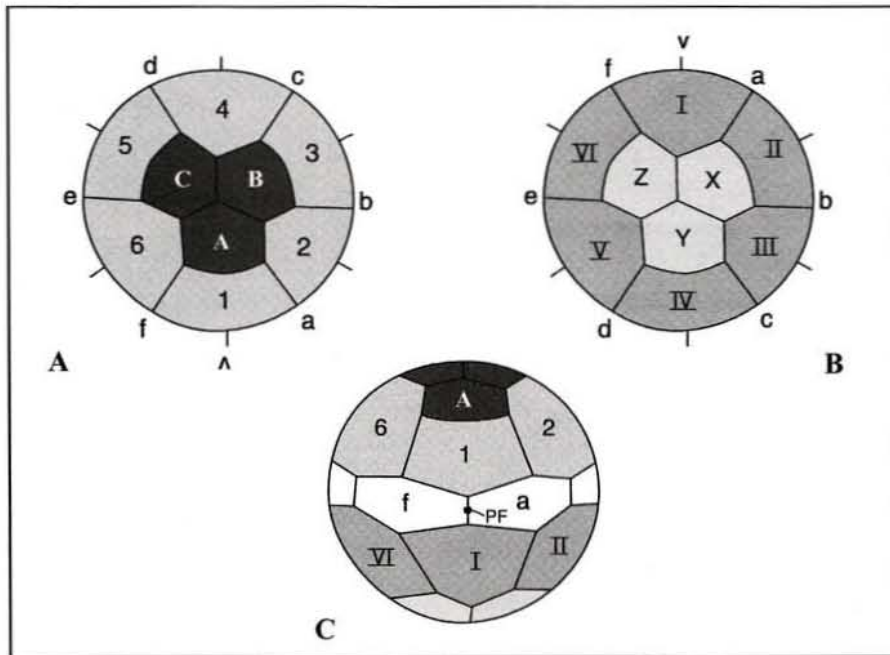
Em cada um dos pólos há três placas primárias pentagonais, as do pólo anterior designadas por **polares** são referenciadas por **A, B e C**, e as do pólo posterior (**antipolares**) por **X, Y e Z**. Todas as seis placas, polares e antipolares, são pentagonais.

Para designar subdivisões longitudinais de placas primárias (da direita para a esquerda), Evitt (1985) utilizou os seguintes termos e abreviaturas: "initialis" (**i**), "medialis" (**m**) e "ulter" (**u**). Para designar subdivisões latitudinais de placas primárias (da anterior para a posterior) adoptou os termos

e abreviaturas: "vorne" (**v**), "mittel" (**m**) e "hinten" (**h**). Assim, a primeira placa pós-cingular é interpretada como sendo dividida em três sub-placas longitudinais: a primeira (no sentido contrário aos ponteiros do relógio em vista apical) é **Ii**, a segunda **I<sub>m</sub>** e a terceira **I<sub>u</sub>**.

O modelo do sistema de tabulação Taylor-Evitt foi aplicado, quase exclusivamente, aos gonialacóides. Taylor (1989) mostrou como o modelo poderia ser aplicado aos peridinióides usando formas intermediárias. A partir da aplicação do sistema de tabulação de Taylor-Evitt para a forma *Goniodoma*, não é difícil deduzir a tabulação dos gonialacóides (fig. 13).

O modelo foi criticado por demasiado teórico e por ser baseado em tendências evolutivas hipotéticas de muitas para algumas placas, enquanto que o registo fóssil parece apontar em sentido oposto. Contudo, o modelo de tabulação de Taylor-Evitt não pretende representar um estágio ancestral. É uma abstracção resultante de uma pesquisa empírica para simplificar os padrões mais simétricos e mais simples dentre as tabulações actuais (Taylor, 1980). Foram utilizados padrões simples porque a



**Figura 12** - Modelo de tabulação de Taylor-Evitt, que mostra as designações das placas e a relação de modelos das placas com a inserção flagelar. **A** - epissoma em vista apical, **B** - hipossoma em vista antapical e **C** - vista ventral. [PF - poro flagelar, V e Δ - posição da inserção dos flagelos; cingulo a branco] (modificado de Taylor, 1990 in Fensome *et al.*, 1996).

homologia das placas apenas pode ser determinada com pormenor em tabulação com poucas placas. Além disso, os modelos de tabulação de Taylor-Evitt não leva em conta a fusão ou a fissão de placas.

#### **D) Tabulação dinofisióide (fig. 9D)**

Este tipo de tabulação inclui o cingulo e o sulco. A diferença entre este tipo e o anterior reside na teca. Esta, é fundamentalmente divisível em duas metades laterais separadas por uma sutura — **sutura sagital** que, provavelmente, é homóloga à dos goniatulacóides-peridinióides. É um tipo de tabulação conservador, com quatro séries latitudinais juntas compreendendo dezoito ou dezanove placas. Ocorre, por exemplo, em *Dinophysis*.

#### **E) Tabulação nanoceratopsióide (fig. 9E)**

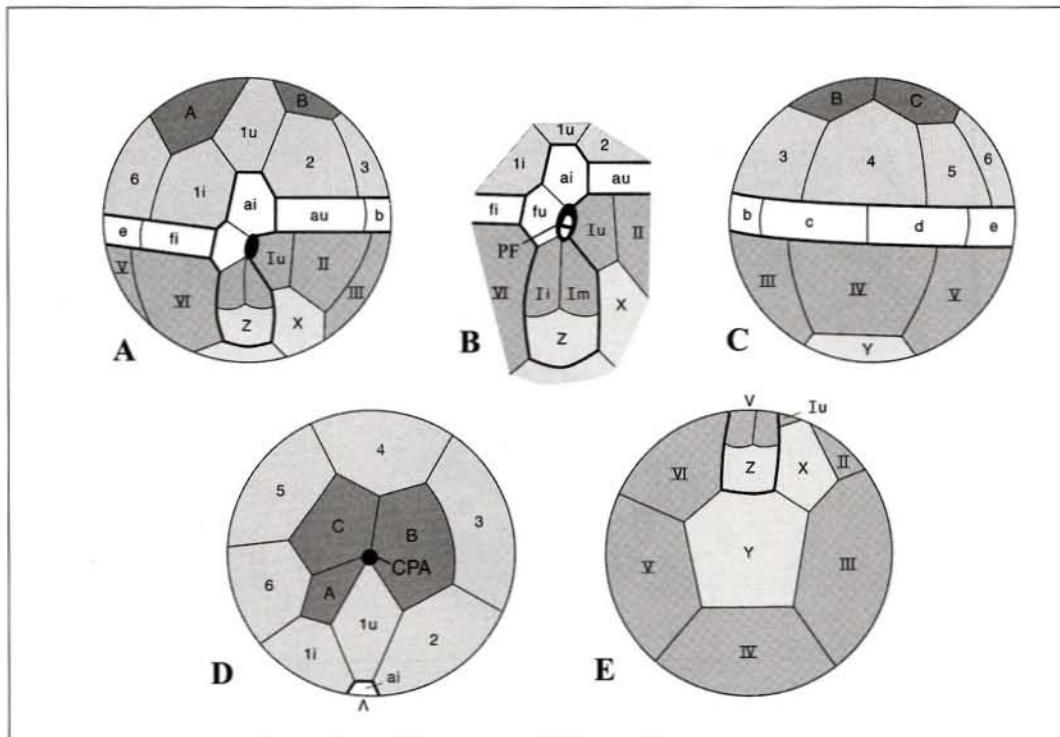
É conhecido apenas num único género do Jurássico, *Nannoceratopsis*. Constitui uma forma intermédia entre os tipos de tabulação goniatulacóide-peridinióide e dinofisióide. O paracingulo separa a célula em hipossoma "dinofisióide" e epissoma "goniatulacóide-peridinióide".

#### **F) Tabulação prorocentróide (fig. 9F)**

Este tipo de tabulação carece de cingulo e de sulco. Tem uma inserção flagelar apical e não ventral. Esta localização do flagelo representa, provavelmente, uma direcção de natação diferente, em vez do rearranjo da teca. Esta é constituída por duas grandes placas (ou valvas) e um conjunto de pequenas plaquetas periflagelares envolvendo dois grandes poros anteriores, um deles flagelar. As duas valvas encontram-se na sutura sagital que, provavelmente, é homóloga da sutura sagital dos dinofisióides, e da sutura fendida dos goniatulacóides-peridinióides. A valva da direita é mais escavada que a da esquerda. Ocorre em *Prorocentrum*.

### **3.3.5 Arqueópilo**

O arqueópilo é uma das estruturas mais importantes dos quistos de dinoflagelados. Trata-se da abertura por onde sai o protoplasma durante o desenquistamento. Esta abertura pode estar pré-determinada na parede do quisto, em relação com uma ou mais parasuturas, ou formar-se pelo desprendimento de uma ou várias paraplacas que fun-



**Figura 13** - Tabulação dos goniaulacóides de acordo com o sistema de Taylor-Evitt em vistas ventral (A), dorsal (C), apical (D) e antapical (E). B pormenor da tabulação na posição médio-ventral. [CPA - complexo do poro apical, PF - poro flagelar, V e A- posição da inserção dos flagelos; cingulo e sulco a branco] (modificado de Fensome *et al.*, 1996).

cionam como uma tampa, o **opérculo**. Este pode ser totalmente livre, quando se abre o arqueópilo, ou manter-se unido ao quisto (**opérculo adnato**). Se o opérculo fôr constituído por uma única placa, designa-se **monoplacóide**, e por **poliplacóide** se fôr composto. A formação de um opérculo constitui a forma mais habitual de desenquistamento e o arqueópilo resultante apresenta uma morfologia muito variada (fig. 14), dependendo do número de paraplacas. Segundo a posição, pode haver **arqueópilos apicais, intercalares e pré-cingulares**. Às vezes, as paraplacas pertencem a duas ou mais séries (**arqueópilo combinado**) e, num caso especial, formam-se pela perda do epiquisto completo (**arqueópilo epittractal**).

#### 4. TAXONOMIA

A classificação de dinoflagelados, para reflectir a sua filogenia, deve incluir tanto formas vivas como fósseis. Actualmente, o grupo compreende três sub-divisões, uma das quais incerta (Fensome *et al.*, 1993). Esta taxonomia é baseada

nas dimensões, contorno, simetria e em diversos factores que se reflectem na forma da parede. A maior parte dos géneros e espécies são conhecidos apenas no estado fóssil.

#### Reino Protista

##### Divisão Dinoflagellata

##### Subdivisão Dinokaryota

##### Classe Dinophyceae

##### Subclasse Gymnodiniphyceidae

##### Ordem Gymnodiniales

##### Ordem Ptychodiscales

##### Ordem Suessiales

##### Subclasse Peridiniphyceidae

##### Ordem Gonyaulacales

##### Ordem Peridinales

##### Ordem incerta

##### Subclasse Dinophysiphyceidae

##### Ordem Nannoceratopsiales

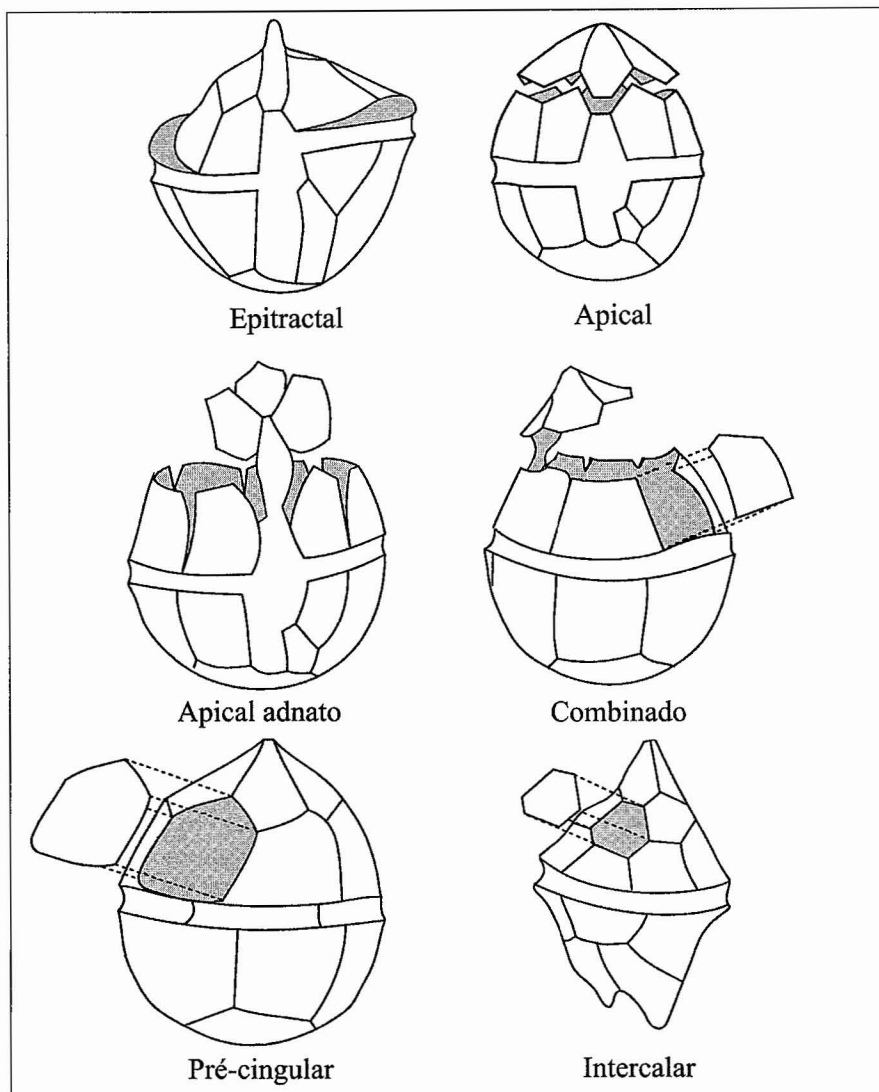
##### Ordem Dinophysiales

##### Subclasse Prorocentrophyceidae

##### Ordem Prorocentrales

##### Subclasse incerta

##### Ordem Desmocapsales



**Figura 14** - Tipos de arqueópilo (módificado de Woollam, 1983 e Evitt, 1985 in Fensome *et al.*, 1996).

- Ordem Phytodinales
- Ordem Thoracosphaerales
- Ordem incerta
- Classe Blastodiniphyceae
- Ordem Blastodinales
- Classe Noctiluciphyceae
- Ordem Noctilucales
- Classe incerta
- Ordem incerta
- Subdivisão Syndinea
- Classe Syndiniophyceae
- Ordem Syndiniales
- Subdivisão incerta

Todos os fósseis conhecidos estão incluídos na Sub-divisão Dinokaryota. Apenas a classe Dinophyceae inclui formas fósseis. Formas actuais

desta classe têm núcleo dinocarion em todo o seu ciclo de vida, em contraste com as outras duas classes em que o núcleo dinocarion alterna com o núcleo eucariota mais convencional. A Classe Dinophyceae corresponde, aproximadamente, ao tipo de tabulação da figura 9. Todas, excepto a Sub-classe Prorocentrophycidae, definida pela sua tabulação prorocentróide, têm representantes fósseis. Gymnodiniphycidae, que inclui formas com tipos de tabulação gimnodinióide e suessióide, tem um registo fóssil esporádico; são conhecidos desde o Triásico superior (*Suessia* e afins), Cretácico superior (*Dinogymnium* e afins) e Neogénico (*Polykrikos*). A Sub-classe Dinophysiphycidae é caracterizada pelos tipos de tabulação nanoceratopsióide e dinofisióide. O único género fóssil conhecido incluído neste grupo é *Nannoceratopsis*

(Jurássico). *Paleodinophysis* do Devónico e *Ternia* do Jurássico também são dinofisióides.

Os restantes fósseis estão incluídos na Sub-classe Peridiniphyceae, caracterizados pela tabulação goniaulacóide-peridinióide. A maioria dos géneros são atribuídos às Ordens Gonyaulacales ou Peridinales.

## 5. ECOLOGIA E PALEOECOLOGIA

A mobilidade é a principal característica que condiciona a distribuição dos dinoflagelados no meio e que, de certa forma, os diferencia de outros grupos. Têm capacidade para regular a profundidade realizando migrações diurnas dentro da zona eufótica, maximizando a fotossíntese. Podem concentrar-se e, manter a posição, ao longo de frentes marinhas que proporcionam águas enriquecidas de nutrientes. Outro facto que condiciona a sua distribuição é o uso de diferentes estratégias tróficas. Muitos dinoflagelados são autotróficos e heterotróficos e alguns têm comportamento misto. Os primeiros respondem a factores relacionados com a luz e nutrientes dissolvidos; os segundos dependem da disponibilidade de nutrientes na água.

Os dinoflagelados actuais têm invadido, com sucesso, todos os ambientes aquosos e são um dos maiores componentes do fitoplâncton marinho. Segundo Taylor (1987), 90% das espécies de dinoflagelados actuais são marinhos e os restantes 10% (cerca de 200 espécies) são de água doce. As espécies marinhas podem ser: **euri-halinas** – tolerantes a grandes variações da taxa de salinidade e **estenohalinas** – tolerantes a flutuações estreitas de salinidade. Podem preferir ambientes oceânicos ou neríticos (interno ou externo) e também podem ocorrer em águas salobras ou estuarinas. Outros dinoflagelados podem viver na areia (**psamófitos**), habitar na neve ou no gelo, serem simbioss e/ou parasitas.

Apesar de dinoflagelados marinhos serem encontrados em todos os tipos de clima, são mais diversificados nos trópicos e mais numerosos em águas temperadas neríticas. Espécies **euritéricas** (tolerantes a variações de temperatura) são cosmopolitas; espécies **estenotéricas** (sensíveis a variações de temperatura) estão, geralmente, restritos a águas quentes. Os factores que controlam o crescimento e a sua distribuição são a luz, temperatura, salinidade, nutrientes, correntes oceânicas, profundidade da água, “up-welling”, influência tidal, poluição e predação por outros organismos.

A abundância de dinoflagelados flutua sazonalmente. Geralmente, multiplicam-se rapidamente no fim da Primavera ou no Verão, depois da concentração máxima de diatomáceas, quando os nutrientes são mais abundantes. Durante este período os dinoflagelados podem atingir seis milhões de organismos/litro de água.

Algumas formas, como *Gonyaulax* e *Gymnodinium*, em condições extremamente favoráveis do meio e, por outros motivos mal conhecidos, reproduzem-se de forma explosiva. A concentração de dinoflagelados pode ser tal (mais de  $6 \times 10^6$  organismos/litro de água) que a água do mar adquire elevada viscosidade e coloração vermelha devido à presença de um pigmento avermelhado (marés vermelhas); também segregam uma potente toxina. Estas explosões de vida, altamente tóxicas, causam a morte a milhões de peixes e moluscos; podem, indirectamente, atingir o Homem ao alimentar-se de organismos afectados ou ao ingerir a água.

Existem outros dinoflagelados responsáveis por efeitos espectaculares de luminiscência nos mares.

Juntamente com outro fitoplâncton, os dinoflagelados são produtores primários, a primeira ligação vital na cadeia alimentar marinha. Produzem alimento para a maioria dos protozoários (como por exemplo, os foraminíferos) e para os metazoários (incluindo grandes animais, como a baleia azul).

Os quistos são resultantes de períodos de Inverno rigoroso ou de sobrevivência quando os nutrientes ou a radiação solar são reduzidos. Geralmente, o enquistamento ocorre depois de períodos de crescimento exponencial, por exemplo, depois dos “blooms”.

A paleoecologia dos dinoflagelados fósseis deve ser baseada, em parte, no estudo dos padrões de distribuição de quistos actuais. Uma vez que muitos quistos têm dimensões compreendidas entre 25 e 200  $\mu\text{m}$  de diâmetro, são transportados e depositados juntamente com partículas siltíticas. Podem depositar-se rapidamente em ambientes de baixa energia (autóctones) ou ser transportados a grandes distâncias em regimes de alta energia para partes profundas da bacia (alóctones).

Existem muitos estudos acerca dos padrões de distribuição de dinoflagelados actuais, tanto na fase móvel como na enquistada, de onde se deduzem tendências ecológicas. Wall *et al.* (1977) encontram os maiores valores de diversidade nas águas mais quentes em sistemas estuarinos e estuarino-costeiros. Geralmente, há variações no comporta-

mento de certas espécies segundo determinadas tendências latitudinais ou batimétricas.

Do mesmo modo, identificou-se um conjunto de "sinais" ecológicos nos quistos actuais, sumariadas por Dale (1996) e que foram reconhecidas nas associações do Quaternário. Como exemplo, o "sinal climático" é a resposta das associações à temperatura da água: a análise das associações glacio-marinhas, interglaciares e de transição na Noruega permitem caracterizar as preferências de certas espécies. Nas glacio-marinhas, de muito baixa diversidade, predomina *Protoperidinium conicoides* (actualmente restrito a águas muito frias próximo da Gronelândia) associado a *Multispinula minuta* (com uma distribuição actual polar-subpolar). Nos estádios interglaciares é maior a diversidade. São caracterizados por *Lingulodinium machaerophorum*, por elevada percentagem de *Spiriferites* (especialmente *S. ramosus*) e por *Operculodinium centrocarpum*. A presença de *L. machaerophorum* em todas as associações interglaciares parece confirmar o seu valor como indicador de águas temperadas ou temperadas-quentes.

Nos estudos pré-quaternários, a maioria dos modelos paleoecológicos são baseados na abundância relativa de géneros, espécies ou morfotipos, agrupados em conjuntos ou associações ou, também, agrupados de forma independente. Com as devidas precauções, podem indicar paleoambientes específicos por comparação com os equivalentes actuais. Provavelmente, uma das relações mais uti-

lizadas é a existente entre peridinióides e goniala-cóides (P/G) ou heterotróficos e autotróficos (H/A) como indicadores de proximidade da costa, de produtividade ou de áreas de "up-welling". Também se agrupam os quistos em associações ecologicamente significativas que reflectem o clima, batimetria ou correntes oceânicas, como as estipuladas por Harland (1983) para as formas actuais do Atlântico Norte foram utilizadas por Wrenn & Kokinos (1986) para estudos do Neogénico e do Quaternário do Golfo do México (fig. 15). Brinkhuis (1994), associou os quistos quantitativamente mais importantes do limite Eocénico--Oligocénico da área-tipo do Priaboniano (NE Itália) em "grupos" formados por táxones, morfologicamente muito próximos, e que foram utilizados pelo autor para definir o modelo ecológico da área (ambiente intra-nerítico) (fig. 16).

Abundâncias relativas de grupos de palinó-morfos, incluindo dinoflagelados, podem ser usadas para caracterizar ciclos de transgressão-regressão, a distância da linha de costa e a curva eustática. O simples incremento dos dinoflagelados e o decréscimo de esporos-pólenes deveria indicar aumento da distância relativa à linha de costa. No entanto, esta razão deve ser vista com alguma precaução porque os esporos e pólenes podem ser transportados a distâncias consideráveis.

A interpretação de certos quistos (por exemplo, de *Peridinium* e do género extinto do Terciário, *Deflandrea*) serem associados a ambientes de água

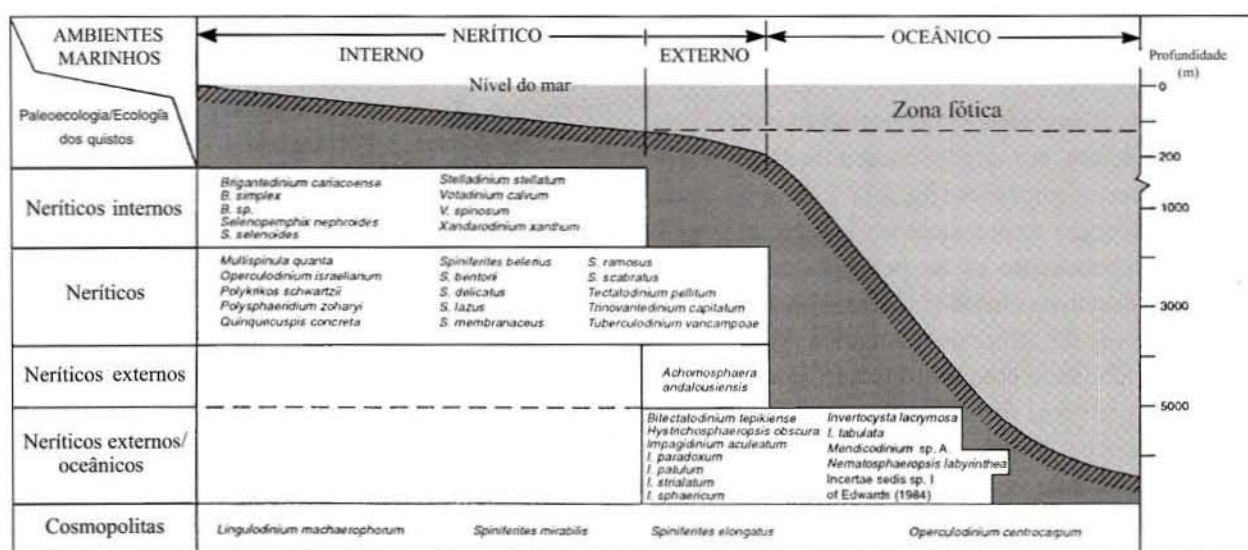
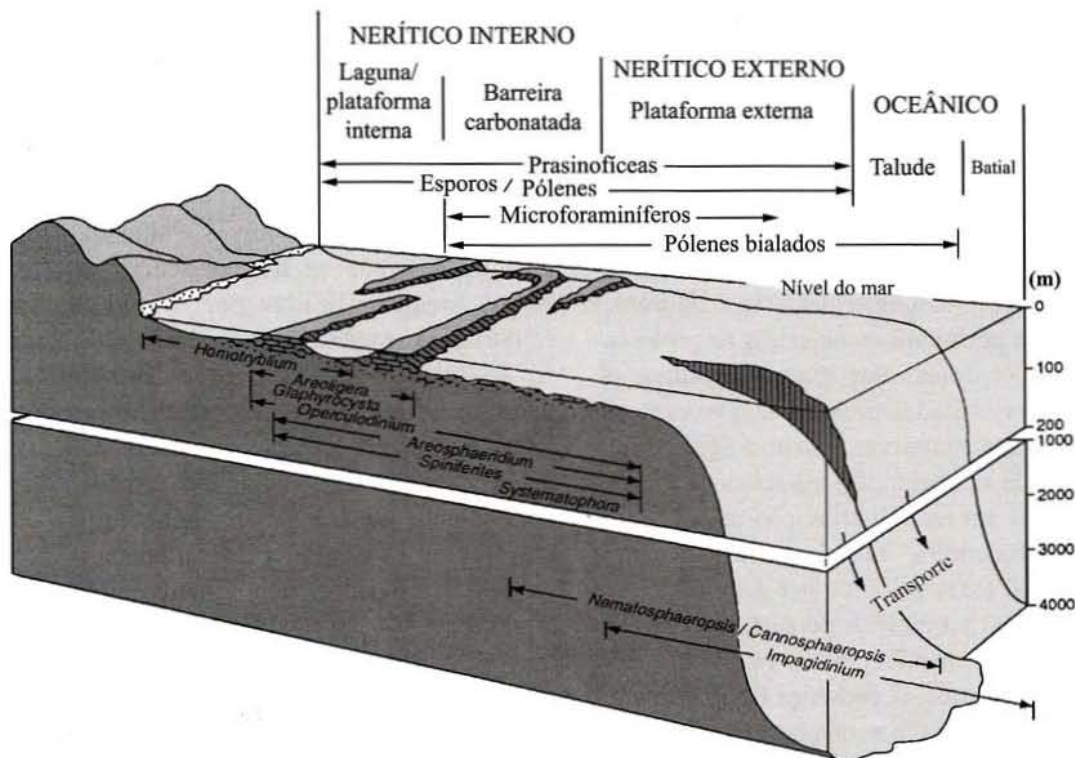


Figura 15 - Padrões de distribuição dos quistos de dinoflagelados actuais para os domínios nerítico e oceânico de latitudes temperadas (modificado de Wrenn & Kokinos, 1986 in Stover et al., 1996).



**Figura 16** - Modelo de distribuição dos quistos de dinoflagelados para a plataforma continental-talude, em Itália, no limite Eocénico superior/Oligocénico inferior (modificado de Brinkhuis, 1992 in Stover et al., 1996).

doce ou salobra é baseado em vários factores: morfologias características, parede fina (associado a ambientes de baixa energia), ausência de microfósseis marinhos ou outros grupos marinhos e litologia das rochas.

## 6. BIOSTRATIGRAFIA

Os dinoflagelados são importantes indicadores biostratigráficos em depósitos sedimentares marinhos do Meso-Cenozóico (fig. 17). Pela abundância e dimensões são muito úteis no estudo de sondagens, nomeadamente as de pesquisa de petróleo.

O mais antigo dinoflagelado conhecido é *Arpylorus antiquus* do Silúrico da América do Norte; no entanto, a afinidade com o grupo tem sido posta em causa. As primeiras formas indiscutíveis provêm do Triásico superior de ambos os hemisférios e mantêm-se até à actualidade, embora em regressão. O máximo desenvolvimento deu-se no Cretácico, com forte redução durante o Maastrichtiano.

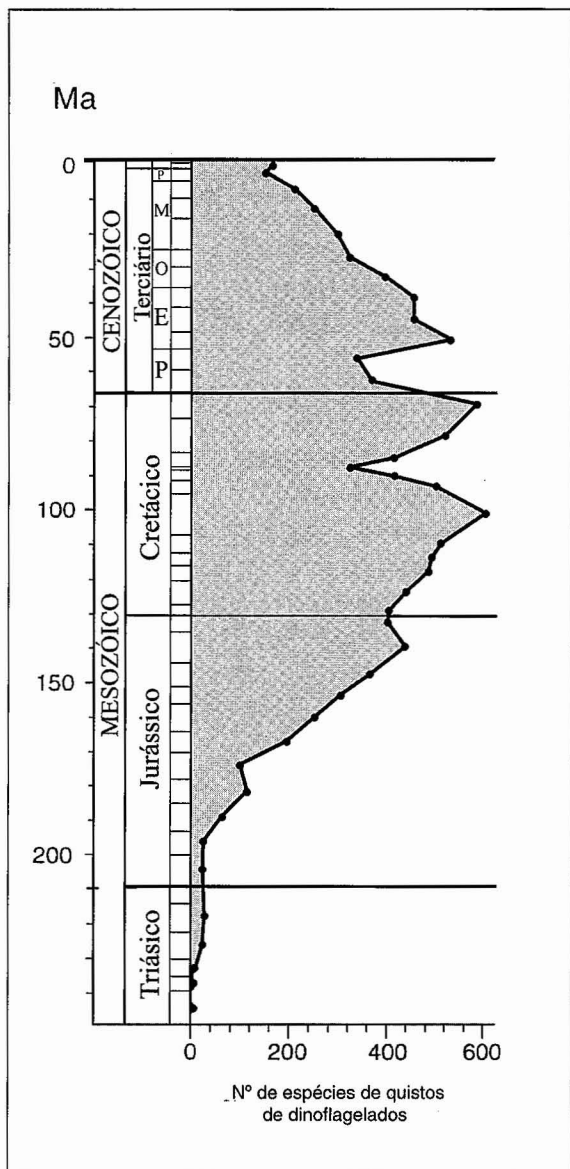
Os conjuntos do Triásico apresentam baixas diversidade e abundância o que parece relacionado com a insuficiência do registo fóssil e pode dever-

se, sobretudo, a factores paleoecológicos e litológicos e não ao desenvolvimento evolutivo.

No início do Jurássico, evoluíram de modo explosivo, a que se seguiu um intervalo de relativa estabilidade. Durante o Jurássico inferior, juntamente com os goniatulacóides, apareceu *Liasidium*, que pode representar o primeiro peridinióide. No Jurássico superior, ao desaparecimento de toda a linhagem de *Nannoceratopsis*, seguiu-se o aparecimento dos primeiros representantes de Areoligeráceos, Ceratiáceos e Peridináceos.

No Cretácico evoluíram moderadamente. No Cretácico inferior (Valanginiano) apareceu *Spiniferites*, enquanto *Oligosphaeridium* aumentou de diversidade e abundância. O aparecimento dos primeiros dinoflagelados não marinhos deu-se no início do Cretácico inferior, em Inglaterra. O Cretácico superior constituiu um intervalo de grande estabilidade. Há novo incremento no número de espécies mas, antes do limite Cretácico/Terciário, desapareceu o grupo dos Ceratiáceos.

Os dinoflagelados não sofreram extinções significativas no limite Cretácico/Terciário. No Paleocénico, alguns dos táxones do Cretácico desapareceram e expandiram-se novos morfotipos. O máximo desenvolvimento verificou-se no Eocénico



**Figura 17** - Evolução da diversidade de quistos de dinoflagelados durante o Meso-Cenozoico (modificado de Lentin & Williams, 1993 in Stover *et al.*, 1996).

inferior e médio. Com o arrefecimento climático nos finais do Eocénico, começa a regressão da diversidade de espécies, que chegou a ser dramática no Oligocénico e que se manteve até a actualidade. Durante o Oligocénico desapareceram, entre outros, *Deflandrea* e *Wetzeliella*. Em geral, o número de "Last Appearance Data" (LADs) é superior ao de "First Appearance Data" (FADs), especialmente a partir do Neogénico, ou seja, as extinções excederam o aparecimento de novas formas. No Neogénico as associações são similares às actuais, com predomínio dos géneros *Spiniferites* e *Operculodinium*.

## GLOSSÁRIO

**Acaçado, quisto** – autoquisto.

**Acritarca** – organismo unicelular fóssil, de parede orgânica, ornamentada por apêndices, com afinidade biológica desconhecida.

**Adnato, opérculo** – opérculo que se mantém unido ao quisto.

**Anfiesma** – parede externa das células de dinoflagelados com estrutura complexa, formada por uma série de membranas, vesículas e estruturas relacionadas.

**Anfiesmais, vesículas** – camada simples existente por baixo do plasmalema.

**Antapex** – o mesmo que pólo posterior.

**Antapical, corno** – prolongamento no extremo posterior das placas da teca que, em regra, é mais desenvolvido que no apex; os dinoflagelados podem apresentar um corno antapical geralmente arredondado, ou dois, normalmente desiguais.

**Antapical, pólo** – o mesmo que pólo posterior.

**Antapical, série** – placas da região do antapex.

**Anterior, pólo** – extremidade da célula oposta ao flagelo longitudinal.

**Antipolar, série** – conjunto de placas da região do antapex.

**Apex** – o mesmo que pólo anterior.

**Apical** – o mesmo que pólo anterior.

**Apical, arqueópilo** – arqueópilo pertencente à série apical.

**Apical, corno** – prolongamento ou corno no extremo anterior.

**Apical, série** – placas que contactam com o complexo do poro apical.

**Arqueópilo** – abertura por onde sai o protoplasma durante o desenquistamento; pode estar pré-determinada na parede do quisto, estar relacionado com uma ou mais parasuturas, ou formar-se pelo desprendimento de uma ou várias paraplacas que funcionam como tampa.

**Ateçados, dinoflagelados** – dinoflagelados que possuem vesículas sem placas; a célula é protegida por um invólucro proteico e flexível.

**Autocelo** – cavidade única do quisto.

**Autofragma** – parede única do quisto, que rodeia uma cavidade.

**Autoquisto** – quisto mais simples, formado por uma parede (autofragma) e uma cavidade (autocelo).

**Bicavado** – termo utilizado para designar o quisto com duas paredes em contacto equatorial, mas separadas anterior e posteriormente, dando origem a duas cavidades (-celos) que não se encontram ligadas entre si.

**Biflagelados** – termo aplicado a células com dois flagelos, como a maioria das células móveis dos dinoflagelados.

**Carbonatada, parede** – parede constituída por carbonato de cálcio, característica de quistos de dinoflagelados oceânicos.

**Caroteno** – tipo de pigmento comum nos dinoflagelados;  $\beta$ -caroteno, é um precursor da xantofila.

**Cavado, quisto** – quando aparecem duas ou mais paredes separadas por cavidades; correspondem, geralmente, a formas proximadas, mas também podem ser corados ou proximocorados.

**-celos** – (sufixo) uma ou mais cavidades dos quistos.

**Celular, parede** – estrutura reforçada, não membranosa, que envolve a célula, externa ou internamente à membrana celular; nos dinoflagelados, compreende placas tecais múltiplas, celulósicas, contínuas (película) e pode estar impregnada com dinosporina.

**Central, corpo** – parte do quisto que suporta os processos ou projecções em quistos corados ou proximocorados.

**Cingular, série** – conjunto de placas do cíngulo.

**Cíngulo** – sulco equatorial que contém o flagelo transversal.

**Cingulum** – o mesmo que cíngulo.

**Circuncavado** – termo utilizado para designar os quistos com duas paredes que envolvem o corpo central.

**Combinado, arqueópilo** – arqueópilo formado pela perda de duas ou mais séries de placas.

**Corado, quisto** – quisto formado por um corpo central, aproximadamente esférico, rodeado de projecções ou septos com relação superior a 30% entre a altura das projecções e o diâmetro do corpo central. Para alguns autores, o crescimento dos apêndices é ulterior à libertação do quisto, no entanto, para outros, é responsável pela ruptura da teca.

**Cortex** – o mesmo que anfiesma.

**Couraçados, dinoflagelados** – o mesmo que dinoflagelados tecados.

**Desenquistamento** – emergência de formas livres a partir dos quistos.

**Dianoxantina** – pigmento presente nos dinoflagelados.

**Diatoxantina** – pigmento presente nos dinoflagelados.

**Dinocarion** – núcleo eucariota em que os cromossomas se mantêm condensados e visíveis: a mitose é “fechada”, ou seja, a membrana nuclear não se rompe durante a divisão mitótica e o fuso cromático é extranuclear, não estando associado aos centríolos: os filamentos passam através de invaginações que se formam no núcleo durante a prófase; outra característica é conter elevados níveis de DNA sem histonas (proteínas básicas).

**Dinofisióide, tabulação** – tipo de tabulação que inclui o cíngulo e o sulco; a teca é fundamentalmente divisível em duas metades laterais separadas por uma sutura (sutura sagital), que provavelmente é homóloga à dos gonialacóides-peridinióides; inclui quatro séries latitudinais com dezoito ou dezanove placas; exemplo: *Dinophysis*.

**Dinoflagelados** – grupo de organismos planctónicos incluídos no Filo Protista, Divisão Dinoflagellata, dotados de esqueleto externo essencialmente celulósico. São quase todos predadores, vivem geralmente isolados mas podem formar colónias. São o constituinte mais importante do fitoplâncton.

**Dinoquisto** – quisto de resistência de dinoflagelados.

**Dinosporina** – material muito resistente, de composição orgânica semelhante à esporopolenina, que constitui a parede dos quistos de resistência.

**Dinoxantina** – pigmento presente nos dinoflagelados.

**Dorsal, lado** – lado oposto ao sulco longitudinal de onde emergem os flagelos.

**Ectocelo** – cavidade rodeada pelo ectofragma.

**Ectofragma** – parede externa ao autofragma ou ao perifragma do quisto, geralmente muito fina, com morfologia muito variada; está quase sempre unido à parede infrajacente através de processos ou outras estruturas salientes e pode ser contínuo, perfurado, ou estar reduzido a trabéculas ou lâminas que unem os extremos dos processos.

**Endocelo** – cavidade mais interna do quisto, rodeada pelo endofragma.

**Endofragma** – parede mais interna, quando o quisto é constituído por duas ou mais paredes.

**Enquistamento** – processo de formação de quistos de resistência.

**Epicone** – epissoma nas formas atecadas.

**Epiquisto** – epissoma nos quistos.

**Epissoma** – parte da célula anterior ao cíngulo.

**Epiteca** – o mesmo que epittracto.

**Epittractal, arqueópilo** – arqueópilo formado pela perda do epiquisto completo.

**Epittracto** – epissoma nas formas tecadas.

**Equatorial, série** – conjunto de placas equatoriais; equivalente à série cingular.

**Esteno-halina, espécie** – forma marinha tolerante a pequenas flutuações de salinidade.

**Estenotérmica, espécie** – forma sensível à temperatura, geralmente, restrito a águas quentes.

**Eucariota** – organismo com células nucleadas.

**Euri-halina, espécie** – forma marinha tolerante a taxas de salinidade diferentes.

**Euritérmica, espécie** – forma tolerante a variações de temperatura.

**Flagelar inserção** – ponto de emergência dos flagelos.

**Flagelar, marca** – estrutura do dinoquisto que corresponde ao ponto de inserção flagelar na teca.

**Flagelar, poro** – abertura da teca de onde emergem um ou dois flagelos.

**Flagelo** – estrutura filamentosa que permite a locomoção e facilita a alimentação; os dinoflagelados têm dois flagelos: um, transversal e outro longitudinal.

**-fragmas** – (sufixo) paredes dos quistos.

**Gimnodinióide, tabulação** – tipo de tabulação dos dinoflagelados atecados (biflagelados); as vesículas anfiesmais são numerosas, pequenas, poligonais, aproximadamente equidimensionais e com arranjo ao acaso ou em séries latitudinais aparentes (compreende mais de dez séries); podem ser tecados ou atecados; este tipo de tabulação é raro, e nunca foi observado nas formas fósseis; ocorre em: *Gymnodinium*, *Dinogymnium*.

**Gonialacóide** – tipo de células tecadas, como *Gonyaulax*.

**Gonialacóide-peridinióide, tabulação** – tipo de tabulação em que as vesículas anfiesmais contêm as placas tecais dispostas em séries de cinco ou seis placas latitudinais e uma série sulcal longitudinal.

**Hipnozigoto** – quisto de resistência dos dinoflagelados, correspondente a um estágio de vida latente.

**Hipocone** – hipossoma nas formas atecadas.

**Hipoquisto** – hipossoma nos quistos.

**Hipossoma** – parte da célula posterior ao cíngulo.

- Hipoteca** – o mesmo que hipotracto.
- Hipotracto** – hipossoma nas formas tecadas.
- Histicosferas** – microfósseis com parede orgânica, apêndices, com afinidade desconhecida.
- Homólogos, placas** – uma de duas ou mais placas que se presume terem a mesma origem, mas forma e posição variável ou algum relacionamento com placas adjacentes.
- Intercalar, arqueópilo** – arqueópilo inserido na série intercalar.
- Intercalares anteriores, placas** – placas entre as séries pré-cingular e apical.
- Intercalares posteriores, placas** – placas entre as séries pós-cingular e antapical.
- Kofoid, sistema de tabulação de** – primeiro sistema de tabulação objectivo, desenvolvido por Kofoid (1907a, 1907b, 1909, 1911) a partir dos trabalhos pioneiros de Stein, Butschi, Schutt, Paulsen e Fauré-Fremiet (Kofoid, 1909); utiliza quatro referências: o sulco, o cingulo, o apex e o antapex.
- Latitudinal, série** – série de placas da teca (ou vesículas anfiesmais) que envolvem a célula parcial ou completamente e são, aproximadamente, paralelas ao cingulo.
- Longitudinal, flagelo** – flagelo localizado no sulco, geralmente cilíndrico e menos ondulante que o transversal, responsável por movimentos de translação.
- Longitudinal, sulco** – sulco médio que contém o flagelo longitudinal.
- Mesocelo** – cavidade rodeada pelo mesofragma.
- Mesofragma** – parede fina, que se dispõe entre o endofragma e o perifragma mas que não está relacionado com estes através de processos ou estruturas similares; aparece em alguns peridinióides fósseis.
- Monoplacóide, opérculo** – opérculo constituído por uma única placa.
- Nanoceratopsióide, tabulação** – tipo de tabulação intermédia entre os tipos de tabulação gonialacóide-peridinióide e dinofisióide; é apenas conhecido num único género do Jurássico, *Nannoceratopsis*.
- Não couraçados, dinoflagelados** – o mesmo que dinoflagelados atecados.
- Opérculo** – estrutura que funciona como uma tampa, constituída por uma ou mais placas da teca, que pode ser totalmente livre ou manter-se unido ao quisto; a formação de um opérculo constitui a forma mais habitual de desenhamento e o arqueópilo resultante apresenta morfologia variada, dependendo do número de paraplacas.
- Paratabulação** – equivalente do quisto para a tabulação da teca. Ver paraterminologia.
- Paraterminologia** – o uso do prefixo "para" em conjugação com características do quisto, o qual foi previamente descrito como "correspondendo a", "reflectido" ou sendo "equivalente" de algumas características da teca, como o cingulo, placa, sulco, sutura e tabulação (passando a ser designado por paracingulo, paraplaca, parasulco, parasutura e paratabulação).
- Película** – camada interna individualizada das vesículas anfiesmais; é constituída, fundamentalmente, por celulose, às vezes por dinosporina.
- Peliculadas, células** – quando a película forma a camada principal do anfiesma; a película está, às vezes, presente por baixo da teca (*Alexandrium* e *Scrippsiella*).
- Pericelo** – cavidade rodeada pelo perifragma.
- Peridina** – pigmento acessório único para os dinoflagelados.
- Peridinióide** – designação para células da teca, como *Peridinium*, especialmente, na forma ou no padrão de tabulação.
- Perifragma** – parede externa dos quistos com duas paredes.
- Plâncton** – organismos suspensos na água, não têm movimento ou são limitados na capacidade de natação (insuficiente para os organismos serem independentes das correntes oceânicas).
- Planozigoto** – zigoto móvel.
- Plasmalema** – membrana celular externa que rodeia as células móveis dos dinoflagelados.
- Polares, placas** – placas do pólo anterior.
- Poliplacóide, opérculo** – opérculo constituído por mais que uma placa.
- Pós-cingular, série** – conjunto de placas imediatamente posteriores ao cingulo.
- Posterior, pólo** – extremidade da célula que contém o flagelo longitudinal.
- Pré-cingular, arqueópilo** – arqueópilo pertencente à série pré-cingular.
- Pré-cingular, série** – conjunto de placas imediatamente anteriores ao cingulo.
- Processos** – expansões do autofragma ou perifragma com grande variedade de formas; estas podem ascender a partir de um único ponto; são elementos taxonómicos importantes, com morfologia e tamanho variáveis; a distribuição superficial pode ser irregular ou ter correspondência com a tabulação.
- Procentróide, tabulação** – tipo de tabulação sem cingulo e sulco; tem uma inserção flagelar apical e não ventral; a teca é constituída por duas grandes placas (ou valvas) e um conjunto de pequenas plaquetas periflagelares envolvendo dois grandes poros anteriores, um deles flagelar; as duas valvas encontram-se na sutura sagital que, provavelmente, é homóloga da sutura sagital dos dinofisióides e da sutura fendida dos gonialacóides-peridinióides; a valva da direita é mais escavada que a da esquerda; ocorre em *Prorocentrum*.
- Proximado, quisto** – quisto com aspecto semelhante ao da célula móvel; em geral, carece de qualquer tipo de projecções externas, geralmente não ultrapassando 10% do diâmetro menor do corpo central.
- Proximocorado, quisto** – quisto formado por um corpo central, aproximadamente esférico, rodeado por projecções ou septos, com relação de 10 a 30% entre a altura das projecções e o diâmetro do corpo central; para alguns autores, o crescimento dos apêndices é ulterior à libertação do quisto, para outros, é responsável pela ruptura da teca.
- Psamófita, espécie** – habitante de terreno arenoso.
- Quisto** – célula não móvel com parede celular contínua e sem flagelos; há três tipos: quistos de resistência de períodos longos, temporários de pequena duração ou vegetativos.

**Quistomórficas, estruturas** – caracteres específicos do quisto sem equivalente na teca, mas que podem estar relacionados com ela (processos, ectofragma,...).

**Resistência, quisto de** – célula em estágio de vida latente (hipnozigoto).

**Septos** – relevo produzido pelo prolongamento do autofragma ou perifragma numa superfície externa do quisto; pode resultar de uma base linear, formando anéis ou pregas; são elementos taxonómicos importantes, com morfologia e tamanho muito variáveis; a distribuição superficial pode ser irregular ou ter correspondência com a tabulação.

**Suessióide, tabulação** – tipo de tabulação em que as vesículas anfiesmais contêm placas tecais; o arranjo é efectuado entre mais de seis e menos de onze séries latitudinais bem como séries longitudinais sulcais; as placas são poligonais e aproximadamente equidimensionais; o cingulo pode ser difícil de distinguir ou ser marcado por uma depressão latitudinal, que pode conter uma ou duas séries latitudinais de placas; ocorre em *Suessia* e *Symbiodinium*.

**Sulcais, placas** – placas do sulco.

**Sulcus** – o mesmo que sulco longitudinal.

**Tabulação** – arranjo das placas na teca; a tabulação também pode ser entendida como o arranjo das vesículas anfiesmais; a tabulação é muito importante na classificação

dos dinoflagelados, especialmente nos fósseis; os padrões de tabulação nos dinoflagelados modernos e fósseis podem ser agrupados em seis tipos: gimnodinióide, suessióide, gonialacóide-peridinióide, nanoceratopsióide, dinofisióide e prorocentróide.

**Taylor-Evitt, sistema de tabulação de** – modelo que envolve algumas placas primárias hipotéticas; utiliza cinco séries primárias latitudinais, compreendendo um total de dezoito placas primárias, não havendo área sulcal; a série das cinco placas primárias latitudinais rodeiam uniforme e simetricamente a célula; compreendem placas primárias pentagonais e hexagonais; o cingulo inclui seis placas primárias hexagonais alongadas.

**Teca** – esqueleto externo que envolve a célula, formado por placas de natureza celulósica.

**Tecados, dinoflagelados** – dinoflagelados que possuem teca; cada vesícula anfiesmal contém uma placa da teca; estas podem ser finas e difíceis de observar, a espessas e bastante ornamentadas.

**Tecamórficas, estruturas** – vestígios de características morfológicas presentes no quisto (paratabulação, cicatrizes flagelares, paracingulo,...) e homólogos às da teca.

**Transversal, flagelo** – flagelo localizado no cingulo e que permite movimentos de rotação.

**Ventral, lado** – lado de onde emergem os flagelos e que apresenta o sulco longitudinal.

## BIBLIOGRAFIA

- Baker, H. (1753) – Of luminous water insects. *In* Employment for the microscope, 399-403. R. Dodsley, London, U.K.
- Balech, E. (1980) – On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on cingular and sulcal plates. *Universidad Nacional Autonomas de Mexico, Centro de Ciencias del Mar y Limnologia, Anales*, 7: 57-68.
- Brinkhuis, H. (1992) – Late Eocene to Early Oligocene dinoflagellate cysts from central and northeast Italy. *Ph. D. dissertation, Utrecht University*, 169 p., 23 pl.
- Brinkhuis, H. (1994) – Late Eocene to Early Oligocene dinoflagellate cysts from the Priabonian type-area (northeast Italy): biostratigraphy and paleoenvironmental interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107: 121-163, 7 est.
- Brugerolle, G. & Taylor, F. J. R. (1979) – Round table 1. Taxonomy, cytology and evolution of the Mastigophora. *Fifth International Congress of Protozoology, 1977, Proceedings*: 15-28.
- Dale, B. (1996) - Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications. *In* Jansonius, J. & McGregor, D. C. (ed.) *Palynology: principles and applications*; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 3: 1249-1275.
- Eaton, G. L. (1980) – Nomenclature and homology in peridinialean dinoflagellate plate patterns. *Paleontology*, 23: 667-688.
- Edwards, L. E. (1990) – Peridinialean dinoflagellate plate patterns, labels and homologies. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 65: 293-303.
- Evitt, R. E. (1985) – *Sporopollenin dinoflagellate cysts. Their morphology and interpretation*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas. 333 p.
- Evitt, W. R. (1961) – Observations on the morphology of fossil dinoflagellates. *Micropaleontology*, 7(4): 385-420, pl. 1-9.
- Evitt, W. R. (1963) – A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, I [and] II. *National Academy of Sciences, Washington, Proceedings*, 49: 158-164, 298-302.
- Fensome, R. A., Riding, J. B. & Taylor, J. R. (1996) – Dinoflagellates. *In* Jansonius, J. & McGregor, D. C. (ed.) *Palynology: principles and applications*; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 1: 107-169.

- Fensome, R. A., Taylor, F. J. R., Norris, G., Sarjeant, W. A. S., Wharton, D. J. & Williams, G. L. (1993) – A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology, Special Publication*, 7: 1-351, 191 figs.
- Gocht, H. (1983) – Morphogenetische Deutung und Bezeichnung Ausgewählter Merkmale bei Dinoflagellaten-Zysten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* (5): 257-276.
- Harland, R. (1983) – Distribution maps of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Palaeontology*, 26: 321-387, 6 est.
- Kofoed, C. A. (1907a) – The plates of *Ceratium* with a note on the unity of the genus. *Zoologischer Anzeiger*, 32 (7): 177-183.
- Kofoed, C. A. (1907b) – Dinoflagellata of the San Diego region. III. Descriptions of new species. *University of California Publications in Zoology*, 3 (13): 299-340, est. 22-33.
- Kofoed, C. A. (1909) – On *Peridinium steini* Jorgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinae. *Archiv für Protistenkunde*, 16: 25-47, 1 est.
- Kofoed, C. A. (1911) – Dinoflagellata of the San Diego region. IV. The genus *Gonyaulax*, with notes on its skeletal morphology and a discussion of its generic and specific characters. *University of California Publications in Zoology*, 8 (4): 187-286, est. 9-17.
- Lentin, J. K. & Williams, G. L. (1993) – Fossil dinoflagellates: index to genera and species, 1993 edition. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, 28: 1-856.
- Loeblich, A. R. (1968) – A new marine dinoflagellate genus, *Cachonina*, in axenic culture from the Salton Sea, California, with remarks on the genus *Peridinium*. *Biological Society of Washington, Proceedings*, 81: 91-96.
- Mantell, G. A. (1845). Notes of a microscopical examination of the chalk and flint of southeast England, with remarks on the animalcules of certain Tertiary and modern deposits. *Annals and Magazine of Natural History*, 16: 73-88.
- Morril, L. C. & Loeblich, A. R., III (1983) – Ultrastructure of the dinoflagellate amphiesma. *International Review of Cytology*, 82: 151-180.
- Netzel, H. & Dörr, G. (1984) – Dinoflagellate cell cortex. In Spector, D. L. (ed. ), *Dinoflagellates*; Academic Press, Orlando, p. 43-105.
- Piel, K. M. & Evitt, W. R. (1980) – Paratabulation in the Jurassic dinoflagellate genus *Nannoceratopsis* and a comparison with modern taxa. *Palynology*, 4: 79-104, 5. est.
- Sarjeant, W. A. S. (1982) – Dinoflagellate cyst terminology: a discussion and proposals. *Canadian Journal of Botany*, 60: 922-945.
- Stover, L. E., Brinkhuis, H., Damassa, S. P., De Verteuil, L., Helby, R. J., Monteil, E., Partridge, A. D., Powell, A. J., Riding, J. B., Smelror, M. & Williams, G. L. (1996) – Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. In Jansonius, J. & McGregor, D. C. (ed. ) *Palynology: principles and applications*; American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 2: 641-750.
- Taylor, J. R. (1980) – On dinoflagellate evolution. *BioSystems*, 13: 65-108.
- Taylor, J. R. (1987) – The biology of dinoflagellates. *Botanical Monographs*, 21: 785 p.; Blackwell Scientific, Oxford U. K.
- Taylor, J. R. (1990) – 24. Phylum Dinoflagellata. In Margulis, L., Corliss, J. O., Melkonian, M., Chapman, D. J. & Mckhann, H. I. (ed. ), *Handbook of Protoctista*. Jones and Bartlett, Boston: 419-437.
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. P. & Smith, W. K. (1977) – The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent areas. *Marine Micropaleontology*, 2: 121-200.
- Wetzel, O. (1933) – Die in organischer substanz erhaltenen mikrofossilien des baltischen kreide — Feuersteins mit einen sediment — petrographischen und stratigraphischen. *Anhang. Palaeontographica, Abteilung A*, 77: 141-186; 78: 1-110, pl. 1-7.
- Williams, G. L. & Fensome, R. A. (1999) – Dinoflagellates. In G. L. Williams, Rob E. Fensome, J. P. Bujak & H. Brinkhuis — *Course on Mesozoic dinoflagellate cyst*, conducted by Università degli Studi di Urbino, Facoltà di Scienze Matematiche, Fisiche e Naturali – Istituto di Geologia e Centro di Palinologia. Urbino (Italy), May 17-22: 21 p.
- Woollam, R. (1983) – A review of the Jurassic dinocyst genera *Ctenidodinium* Deflandre 1938 and *Dichadogonyaulax* Sarjeant 1966. *Palynology*, 7: 183-196, pl. 1.
- Wrenn, J. H. & Kokinos, J. P. (1986) – Preliminary comments on Miocene through Pleistocene dinoflagellate cysts from De Soto Canyon, Gulf of Mexico. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, 17: 169-225, pl. 1-20.