

LA DIVERSIDAD PIGMENTARIA DEL FITOPLANCTON MARINO: IMPLICACIONES ECOLÓGICAS

Manuel Zapata¹ y José Luis Garrido²

¹CIMA. Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura, Xunta de Galicia.

²Instituto de Investigacions Mariñas de Vigo, CSIC.

El medio acuático presenta un ambiente lumínico heterogéneo con fuertes gradientes verticales en la intensidad y composición espectral de la luz (Kirk, 1996). Este ambiente constituye el escenario donde los organismos fotosintéticos han evolucionado un complejo sistema de captación de luz (Jeffrey, 1980).

La atenuación exponencial de la luz en función de la profundidad lleva pareja una variación en las características espectrales de dicha radiación. Podemos decir que a lo largo de la columna de agua la intensidad y calidad espectrales covarían.

Solamente los organismos fotosintéticos que viven en la superficie de la columna de agua disponen de un elevado nivel de irradiancia (p.ej. 2000 μ moles de fotones $m^{-2} s^{-1}$) de luz “blanca”: 400-700 nm. A medida que la luz penetra se observa una modificación en la calidad espectral, de modo que en las aguas oceánicas a profundidades donde solo alcance el 0.5 % de la radiación incidente (10 μ moles de fotones $m^{-2} s^{-1}$) la calidad espectral se corresponde con luz azul-verdosa.

LA DIVERSIDAD PIGMENTARIA ES UNA CARACTERÍSTICA DE LOS PRODUCTORES PRIMARIOS DE ECOSISTEMAS ACUÁTICOS

Frente a un sistema altamente conservado de pigmentos fotosintéticos que se observa en los vegetales terrestres, compuesto por las clorofilas *a* y *b*, y un número limitado de carotenoides, la diversidad pigmentaria es una característica de sus homólogos acuáticos, entre los cuales la presencia de una amplia familia de clorofilas *c* constituye un rasgo definitorio del grupo cromofita (Jeffrey, 1989), ampliamente distribuido en el medio marino (a este grupo pertenecen las diatomeas y los dinoflagelados); asimismo, existen un gran número de carotenoides de distribución restringida al medio marino (Bjornland & Liaaen-Jensen, 1989; Liaaen-Jensen, 1991).

¿QUIÉNES SON LOS PROTAGONISTAS DE LA DIVERSIDAD PIGMENTARIA?

Dos familias de moléculas, las clorofilas y los carotenoides, constituyen los pigmentos fotosintéticos, susceptibles de análisis por técnicas cromatográficas como la cromatografía líquida de alta eficacia (HPLC) tras su extracción con disolventes orgánicos. Existe otro grupo de pigmentos de naturaleza hidrosoluble, las ficobiliproteínas, presentes en las cianobacterias, criptofitas, y los escasos miembros que las rodofitas aportan a las microalgas marinas, que de momento no se estudian de forma rutinaria por HPLC.

Dentro de cada grupo de pigmentos existe una gran variación en términos de estructura molecular lo que les confiere diferencias acusadas de polaridad. La complejidad estructural de las clorofilas presentes en el fitoplancton marino se muestra en la figura 1. Podemos observar que las clorofilas *a* y *b* son de naturaleza apolar debido a la presencia de fitol, mientras las clorofilas *c*, al carecer de dicho alcohol son de naturaleza más polar. En otros casos, las diferencias entre clorofilas consisten únicamente en la presencia o ausencia de un doble enlace en uno de los sustituyentes

del macrociclo común (caso de las formas mono y divinílicas de las diferentes clorofilas).

De la misma forma, los carotenoides constituyen una familia de moléculas con un amplio rango de polaridades, desde los carotenos de naturaleza apolar, a las xantofilas más polares (figura 2).

Todo ello constituye un reto a las técnicas de análisis que pretenden la separación simultánea de las clorofilas y carotenoides presentes en el fitoplancton marino.

ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD PIGMENTARIA DEL FITOPLANCTON: ANTECEDENTES

La diversidad pigmentaria del fitoplancton marino ha atraído la atención de los ecólogos desde los años 60. En una búsqueda de índices que pudieran expresar las características del ecosistema pelágico, Margalef (1968) propuso un índice pigmentario (la relación de absorbancias de extractos acetónicos a dos longitudes de onda: D430/D665), que a su entender reflejaba dicha diversidad.

La simplicidad de su cálculo hizo que se generalizara su empleo y pronto se propusieron relaciones de dicho índice con variables tan relevantes como la biomasa y el flujo de energía (producción primaria: biomasa); asimismo, se relacionó un cambio en dicho índice con el curso de la sucesión ecológica del fitoplancton (Margalef, 1968).

¿Reflejaba realmente el índice D430/D665 la diversidad pigmentaria entendida en términos de riqueza (número de pigmentos) y su importancia relativa (uniformidad o equitabilidad)?

Los estudios realizados con técnicas como la cromatografía en papel circular permitieron testar dicha hipótesis (Hallegraeff, 1976) y ante los resultados discordantes se abandonó el empleo del índice D430/D665 como un estimador de la diversidad pigmentaria.

Años más tarde la diversidad pigmentaria vuelve al debate de la ecología del fitoplancton de la mano de nuevas técnicas cromatográficas como el HPLC.

DIVERSIDAD PIGMENTARIA: SITUACIÓN ACTUAL Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

Como resultado de la aplicación de técnicas cada vez más resolutivas (HPLC, HPLC/MS, RMN) se han podido descubrir y caracterizar nuevos pigmentos.

Un buen ejemplo de ello es el caso del cocolitofórido *Emiliania huxleyi* que ha sido una fuente sorprendente de nuevos pigmentos en los últimos años, tanto en lo que respecta a clorofilas: Chl c_3 (Jeffrey & Wright, 1987), Chl c apolar (Nelson & Wakeham, 1988), monovinil (MV) Chl c_3 (Garrido *et al.*, 1995, Garrido & Zapata, 1998), como a carotenoides: aciloxifucoxantinas como la 19'-hexanoiloxifucoxantina (Wright & Jeffrey, 1987) y un nuevo derivado de este pigmento descrito recientemente (Garrido & Zapata, 1998)

¿Seguirá aumentando el número de nuevos pigmentos aislados de las microalgas?

Un incremento en el número de pigmentos puede surgir al estudiar la composición pigmentaria de especies de microalgas conocidas mediante nuevos métodos de HPLC con mayor capacidad de resolución (Garrido & Zapata, 1997) especialmente si se acoplan a espectrometría de masas (HPLC-MS). Dicha expectativa se basa en que sólo se han estudiado un número limitado de representantes de las distintas clases algales, e incluso dentro de una especie solo se han caracterizado un número reducido de cepas (Ej. *Emiliania huxleyi*).

Una segunda fuente de nuevos pigmentos puede venir asociada con el aislamiento de nuevas especies de aguas oceánicas, por ejemplo representantes de la nueva clase Pelagophyceae (Andersen *et al.*, 1993), con importantes componentes del picoplancton eucariota de aguas

oceánicas: *Pelagococcus* y *Pelagomonas*, y de aguas costeras: *Aureococcus anophagefferens*.

Por otra parte, hay un gran número de cultivos algales de posición taxonómica incierta procedentes de diversas zonas oceánicas y costeras. En tal sentido resulta especialmente importante revisar las grandes colecciones de microalgas con nuevos métodos de análisis.

¿CÓMO PODEMOS APROVECHAR LA DIVERSIDAD PIGMENTARIA DESDE UNA ÓPTICA ECOLÓGICA?

La aproximación que denominaremos quimiotaxonómica propone la caracterización del fitoplancton presente en muestras naturales a partir del análisis de pigmentos.

Se basa en la existencia de pigmentos marcadores asignables a diferentes niveles taxonómicos, generalmente al nivel de clase, excepcionalmente al nivel de género y especie.

Son pocos los ejemplos de un pigmento marcador asociado a una única especie o género, como es el caso de las formas divinílicas de las clorofilas *a* y *b* (DV-Chl *a* y DV-Chl *b*) solo detectadas (hasta el momento) en *Prochlorococcus marinus* (Chisholm *et al.*, 1988).

En general los pigmentos marcadores tienen una distribución restringida a una clase algal, como los carotenoides aloxantina (criptofíceas) y peridinina (dinoflagelados). En otros casos es una combinación de pigmentos la que establece la capacidad marcadora: Chl *c*₃ + aciloxifucóxantinas + clorofilas *c* apolares (primnesiofíceas)

La aplicación del análisis de pigmentos del fitoplancton mediante HPLC ha favorecido la detección e identificación de nuevos pigmentos, pero por otra parte ha servido para mostrar que los esquemas de distribución son más complejos que lo que se creía inicialmente.

Reglas generalmente aceptadas sobre la distribución de clorofilas *c* se han visto modificadas con la incorporación de métodos que separan este conjunto de pigmentos.

Tradicionalmente se ha considerado la MgDVP como un pigmento marcador de prasinofíceas, dado que no se detectaba en otros grupos taxonómicos debido a su coelución con las clorofilas c_1 y c_2 . Solamente en aquellas especies que carecían de estas clorofilas c se podía detectar la MgDVP. Al mejorar la resolución de las técnicas de HPLC, este pigmento se pudo observar, en pequeñas concentraciones, como un componente habitual en la mayoría de los cultivos estudiados.

Un estudio detallado de las dotaciones pigmentarias de las distintas clases que componen el fitoplancton nos lleva a la imagen que se recoge en las Tablas 1 y 2. A partir de estas tablas se pueden definir grupos pigmentarios a los que adscribir determinadas clases algales u otra entidad taxonómica Tablas 3 y 4.

De las dos formas de examinar la dotación pigmentaria, la visión más convencional, representada por las Tablas 1 y 2, nos muestra la diversidad pigmentaria detectada hasta el momento en una determinada clase algal; mientras que la representada en las Tablas 3 y 4 nos aproxima al segundo aspecto de la quimiotaxonomía ¿cómo asignar una microalga desconocida a una determinada entidad taxonómica?, o ¿cómo a partir de una composición pigmentaria obtenida de una muestra de agua de mar podemos “revelar” la composición taxonómica de dicha muestra?.

UNA APROXIMACIÓN CUALITATIVA AL ESTUDIO DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA A TRAVÉS DEL ANÁLISIS DE PIGMENTOS.

Los primeros estudios sobre la distribución de pigmentos del fitoplancton en aguas oceánicas y costeras emplearon cromatografía en capa fina convencional y bidimensional (Jeffrey, 1974, 1976; Jeffrey & Hallegraeff, 1980a, b), estableciendo las bases para la actual aproximación mediante HPLC.

Como resultado de esos estudios pioneros se demostró que las técnicas cromatográficas no sólo aportaban determinaciones de la clorofila a (el estimador de biomasa fitoplanctónica) libres de las

interferencias de sus productos de degradación (feofitina *a* y feofórbidos *a*), que afectaban a los métodos espectrofotométricos y fluorimétricos de uso general en oceanografía, sino que la presencia de estos derivados podía dar información sobre procesos como el consumo de fitoplancton por el zooplancton, así como la senescencia algal estimada por la presencia de clorofílica *a*.

La dificultad de aplicar de forma rutinaria esas técnicas cromatográficas en las campañas oceanográficas se vio superada con la incorporación del HPLC.

Las primeras aplicaciones de análisis de pigmentos fitoplanctónicos por HPLC al estudio de muestras de aguas oceánicas permitieron constatar como las técnicas convencionales, basadas en la microscopía óptica, podían ignorar la presencia de grupos de fitoplancton como las criptofíceas (Gieskes & Kraay, 1983), y como esta técnica analítica era especialmente adecuada para caracterizar la composición de la comunidad fitoplanctónica (Gieskes & Kraay, 1986; Gieskes & Elbrachter, 1986; Bidigare *et al.*, 1990; Ondrusek *et al.*, 1991).

En los últimos años el análisis de pigmentos fitoplanctónicos por HPLC ha experimentado un gran auge en su aplicación al medio marino. Estudios de caracterización de la estructura de la comunidad fitoplanctónica proliferan en la literatura reciente (Andersen *et al.*, 1996, Bidigare & Ondrusek, 1996; Goericke, 1998, Mackey *et al.*, 1998).

En muchos casos esta técnica se presenta como una aproximación “moderna” a la taxonomía convencional, pero solo en contadas excepciones se plantea una comparación de los resultados obtenidos sobre componentes del picoplancton con la información obtenida por microscopía electrónica (Andersen *et al.*, 1996).

Hoy en día la aproximación cualitativa está respaldada por la información que aporta sobre grupos de fitoplancton de pequeño tamaño (picoplancton procariota y eucariota: 0,2-2 μm) o de mayor talla: nanoplancton (2-20 μm) y microplancton (20-200 μm), en el caso de carecer de características morfológicas (o no preservarlas, tras el proceso

de fijación con lugol o formaldehído tamponado) para su clasificación por técnicas de microscopía óptica.

Estas aportaciones del análisis de pigmentos por HPLC a la elucidación de la composición cualitativa del fitoplancton no deben suponer el abandono de técnicas como la microscopía, y en todo caso será la suma de diferentes visiones, entre ellas la citometría de flujo, lo que permitirá un mejor conocimiento de la estructura de la comunidad fitoplanctónica

CARACTERIZACIÓN CUANTITATIVA DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA MEDIANTE ANÁLISIS DE PIGMENTOS POR HPLC

Como complemento a la información cualitativa pronto surgieron estudios que basándose en las concentraciones de pigmentos marcadores pretendían determinar la contribución de los diferentes grupos de fitoplancton al total de la comunidad fitoplanctónica.

En tal sentido Gieskes & Kraay (1983) aplicaron análisis de regresión múltiple para calcular la importancia de una determinada clase algal con respecto a la clorofila total.

Posteriormente, Gieskes *et al.* (1988) propusieron agrupar el fitoplancton en función de pigmentos comunes y expresar la contribución de dichos grupos al total de la comunidad fitoplanctónica. La aproximación propuesta por Everitt *et al.* (1990) se basaba en el cálculo de la concentración de los pigmentos marcadores y en las relaciones entre la clorofila *a* y el pigmento marcador de cada clase algal (índices de pigmentos) para establecer la composición (por clases) de la comunidad fitoplanctónica.

En un desarrollo posterior Letelier *et al.* (1993) establecieron una serie de algoritmos para el cálculo de la contribución de los diferentes grupos algales a la clorofila *a* total. Este conjunto de algoritmos ha sido aplicado en diversos estudios (Bidigare & Ondrusek, 1996; Andersen *et al.*, 1996; Peeken, 1997) con resultados satisfactorios, para las clases

mayoritarias del fitoplancton, si bien en el cálculo de otras clases (estimadas por diferencia) se pueden generar resultados no realistas e incluso abundancias negativas.

La limitación de esta aproximación es la presencia de esquemas pigmentarios comunes a diferentes clases de fitoplancton, así como la variabilidad en las relaciones pigmentarias de un determinada clase algal.

Hay que señalar que los valores de los índices de pigmentos obtenidos de la bibliografía se corresponde en muchas ocasiones al calculado para un único representante de una clase algal.

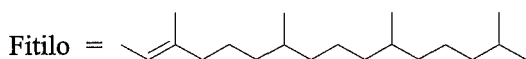
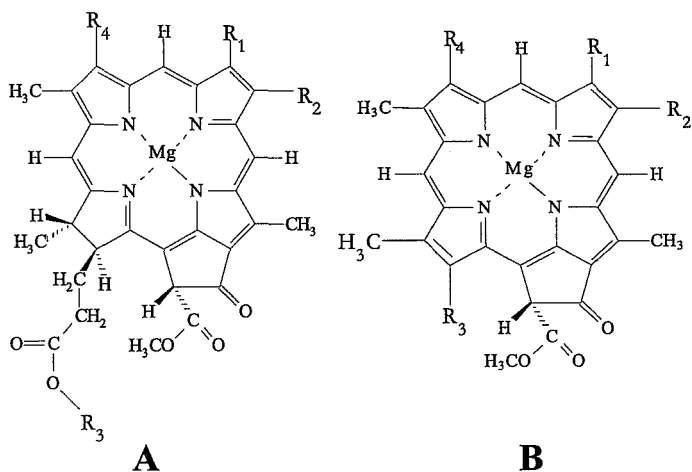
Para superar estas limitaciones, Mackey *et al.* (1996) han propuesto un método de análisis factorial (CHEMTAX) para calcular las abundancias de clases algales a partir de medidas de clorofilas y carotenoides por HPLC.

Dicho método parte de los datos de índices pigmentarios existentes en la bibliografía para cada clase algal, pero permite adecuar los valores de la matriz de índices al conjunto de datos experimentales mediante sucesivas iteraciones.

Los resultados obtenidos mediante el CHEMTAX (Wright *et al.*, 1996; Mackey *et al.*, 1998) han permitido estimar las aportaciones de hasta 10 clases algales a la concentración de clorofila *a* total.

Pero en todo caso es de esperar que al combinarlo con nuevos métodos de HPLC que proporcionen un mayor número de pigmentos marcadores e índices pigmentarios más reales, puedan convertirse en una aproximación quimiotaxonómica más adecuada para el estudio de la estructura de la comunidad fitoplanctónica de áreas oceánicas y costeras.

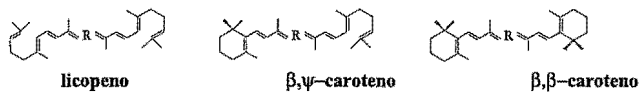
Figura 1. Estructuras de las clorofilas presentes en los organismos fotoautótrofos acuáticos



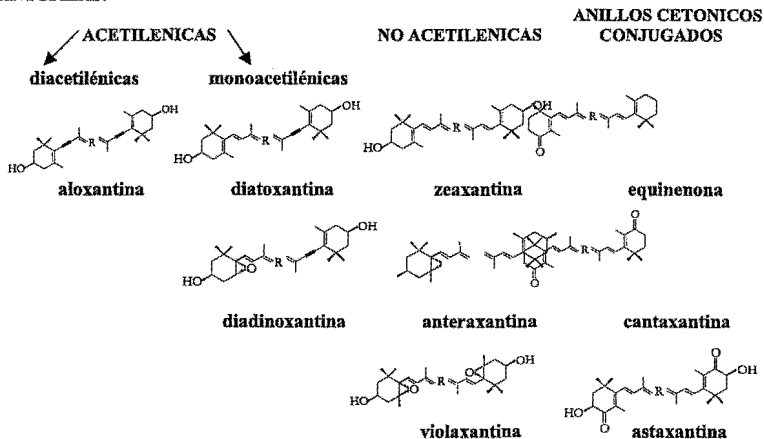
Compuesto (abreviación)	Estructura principal	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄
Monovinil clorofila <i>a</i> (MV-Chl <i>a</i>)	A	CH ₂ -CH ₃	CH ₃	Fitilo	CH ₂ =CH
Divinil clorofila <i>a</i> (DV-Chl <i>a</i>)	A	CH=CH ₂	CH ₃	Fitilo	CH ₂ =CH
Monovinil clorofila <i>b</i> (MV-Chl <i>b</i>)	A	CH ₂ -CH ₃	CHO	Fitilo	CH ₂ =CH
Divinil clorofila <i>b</i> (DV-Chl <i>b</i>)	A	CH=CH ₂	CHO	Fitilo	CH ₂ =CH
Clorofila <i>d</i>	A	H	CH ₂ -CH ₃	Fitilo	CHO
Clorofila <i>c</i> ₁	B	CH ₂ -CH ₃	CH ₃	CH=CH-COOH	CH ₂ =CH
Clorofila <i>c</i> ₂	B	CH=CH ₂	CH ₃	CH=CH-COOH	CH ₂ =CH
Monovinil clorofila <i>c</i> ₃ (MV-Chl <i>c</i> ₃)	B	CH ₂ -CH ₃	COOCH ₃	CH=CH-COOH	CH ₂ =CH
Divinil clorofila <i>c</i> ₃ (DV-Chl <i>c</i> ₃)	B	CH=CH ₂	COOCH ₃	CH=CH-COOH	CH ₂ =CH
Divinil protoclorofilida <i>a</i> (MgDVP)	B	CH ₃	CH=CH ₂	CH=CH ₂	CH ₂ =CH

Figura 2. Relaciones estructurales entre carotenoides algales (modificado de Bjornland, 1997)

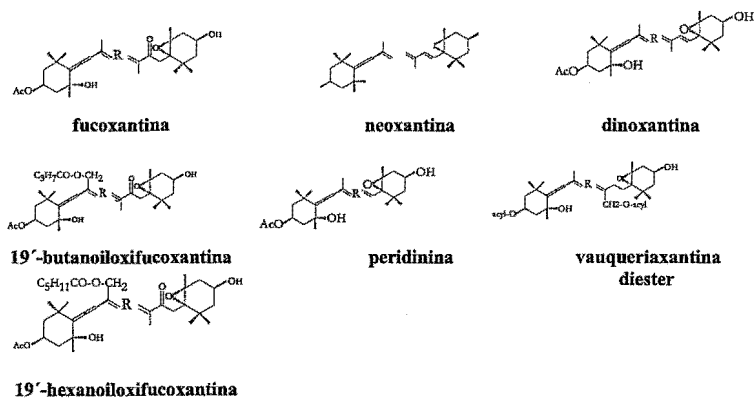
CAROTENOS:



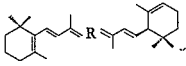
XANTOFILAS:



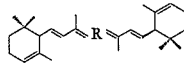
ALENICOS



CAROTENOS:

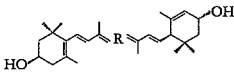


β,ϵ -caroteno



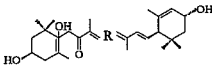
ϵ,ϵ -caroteno

NO ACETILENICOS



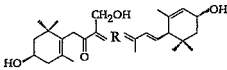
luteína

8-cetona

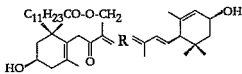


prasinoxantina

19-oxigenado

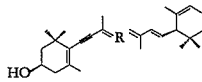


sifonoxantina

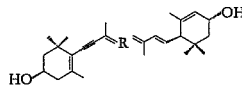


sifonéina

ACETILENICOS



crocoxantina



monadoxantina

cadena centrales parciales

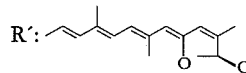
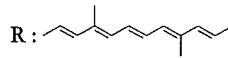


Tabla 1.- Distribución de clorofilas en organismos fotoautótrofos marinos

Entidad taxonómica	Composición en clorofilas	Especie representativa ^{ref}
<i>Procariotas</i>		
Cyanophyceae	(i) Chl <i>a</i> (ii) Chl <i>d</i> , MgDVP	<i>Synechococcus</i> sp. ¹ <i>Acariochloris marina</i> ²
Prochlorophyceae	(i) DV-Chl <i>a</i> , DV-Chl <i>b</i> , MgDVP (ii) DV-Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i> , DV-Chl <i>b</i> MgDVP	<i>Prochlorococcus marinus</i> ³ <i>Prochlorococcus marinus</i> ⁴
<i>Eucariotas</i>		
Dinophyceae	(i) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP (ii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP (iii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP, Chl <i>c</i> ₃ Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Emiliania</i> iv) Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i>	<i>Alexandrium minutum</i> ⁵ <i>Prorocentrum lima</i> ⁵ <i>Gymnodinium breve</i> ⁵ <i>Lepidodinium viride</i> ⁶
Cryptophyceae	(iii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP (ii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , MgDVP	<i>Chrytomonas maculata</i> ⁷ <i>Chroomonas</i> sp. ⁷
Bacillariophyceae	(i) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ (i) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> ₃ MgDVP (iii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> ₃	<i>Phaeodactylum tricornutum</i> ¹ <i>Pseudo-nitzschia pungens</i> ⁸ <i>Nitzschia closterium</i> ⁹
Rhodophyceae	Chl <i>a</i>	<i>Porphyridium cruentum</i> ¹
Chrysophyceae	Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂	<i>Dinobryon balticum</i> ⁴
Pelagophyceae	Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> ₃ , MgDVP	<i>Pelagococcus subviridis</i> ¹⁰
Prymnesiophyceae	(i) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP (ii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP, Chl <i>c</i> ₃ MV Chl <i>c</i> ₃ , Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Emiliania</i> (iii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP, Chl <i>c</i> ₃ , Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Emiliania</i> (iv) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP Chl <i>c</i> ₃ , Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Emiliania</i> (v) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Emiliania</i> (vi) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> tipo <i>Pavlova gyraus</i> (vii) Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> ₃ , MgDVP Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Chrysochromulina</i>	<i>Pavlova lutheri</i> ¹⁰ <i>Emiliania huxleyi</i> ¹¹ <i>Phaeocystis pouchetii</i> ⁵ <i>Prymnesium parvum</i> ⁵ <i>Isochrysis galbana</i> ¹² <i>Pavlova gyraus</i> ¹³ <i>Chrysochromulina polylepis</i> ⁵
Raphidophyceae	Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP	<i>Heterosigma akashiwo</i> ⁵
Eustigmatophyceae	Chl <i>a</i>	<i>Nannochloropsis oculata</i> ¹
Euglenophyceae	Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i>	<i>Euglena gracilis</i> ¹
Chlorophyceae	Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i>	<i>Dunaliella tertiolecta</i> ⁴
Prasinophyceae	(i) Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i> (ii) Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i> , MgDVP	<i>Tetraselmis suecica</i> ¹ <i>Micromonas pusilla</i> ¹

Referencias: ¹ Jeffrey & Wright (1997), ² Miyashita *et al.* (1996), ³ Goericke & Repeta (1992),
⁴ Moore *et al.* (1995), ⁵ Zapata *et al.* (1998), ⁶ Watanabe *et al.* (1990), ⁷ Schimek *et al.* (1994),
⁸ Zapata *et al.* (en preparación), ⁹ Stauber & Jeffrey (1988), ¹⁰ Garrido *et al.* (1995),
¹¹ Garrido & Zapata (1998), ¹² Zapata & Garrido (1997), ¹³ Fawley (1989).

Tabla 2.- Distribución de carotenoides en organismos fotoautótrofos marinos

Entidad taxonómica	Composición en carotenoides	Especie representativa ^{ref.}
Procariotas		
Cyanophyceae	Zeaxantina; β,β -caroteno	<i>Synechococcus</i> sp. ¹ <i>Acariochloris marina</i> ²
Prochlorophyceae	Zeaxantina; β,ϵ -caroteno β,ϵ -caroteno-derivado	<i>Prochlorococcus marinus</i> ³
Eucariotas		
Dinophyceae	(i) Peridinin; diadinoxantina diatoxantina; dinoxanthin β,β -caroteno (ii) Fucoxantina; diadinoxantina diatoxantina; β,β -caroteno (iii) 19'-Hexanoiloxifucoxantina fucoxantina; diadinoxantina, diatoxantina; diester-giroxantina β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno (iv) Alloxanthin (v) Neoxantina; violaxantina anteraxantina; luteina; β,β -caroteno	<i>Alexandrium minutum</i> ⁴ <i>Peridinium balticum</i> ⁵ <i>Gymnodinium breve</i> ⁴ <i>Dinophysis norvegica</i> ⁶ <i>Lepidodinium viride</i> ⁷
Cryptophyceae	Aloxantina; crocoxantina monadoxantina; β,ϵ -caroteno	<i>Chroomonas salina</i> ¹
Bacillariophyceae	(i) Fucoxanthin; diadinoxantina diatoxantina; β,β -caroteno (ii) 19'-Butanoiloxifucoxantina fucoxantina; diadinoxantina, diatoxantina; β,β -caroteno	<i>Phaeodactylum tricornutum</i> ¹ <i>Thalassiothrix heteromorpha</i> ⁸
Prymnesiophyceae	(i) Fucoxanthin; diadinoxantina diatoxantina; β,β -caroteno (ii) 19'-Hexanoiloxifucoxantina 19'-hexanoiloxifucoxantina-derivado; fucoxantina; diadinoxantina; diatoxantina β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno (iii) 19'-Butanoiloxifucoxantina fucoxantina; diadinoxantina 19'-hexanoiloxifucoxantina diatoxantina; β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	<i>Pavlova lutheri</i> ⁹ <i>Emiliana huxleyi</i> ¹⁰ <i>Phaeocystis pouchetii</i> ⁴

Tabla 2.- Distribución de carotenoides en organismos fotoautótrofos marinos (cont.)

Rhodophyceae	Luteina; zeaxantina; β , ϵ -caroteno β , β -caroteno; α y β -criptoxantina	<i>Porphyridium cruentum</i> ¹
Chrysophyceae	Fucoxanthin; violaxantina anteraxantina; zeaxantina β , ϵ -caroteno; β , β -caroteno	<i>Dinobryon balticum</i> ⁴
Pelagophyceae	19'-Butanoyloxfucoxantina fucoxantina; diadinoxantina diatoxantina; ϵ , ϵ -caroteno β , ϵ -caroteno; β , β -caroteno	<i>Pelagococcus subviridis</i> ¹⁰
Raphidophyceae	Fucoxanthin; violaxantina anteraxantina; zeaxantina β , ϵ -caroteno; β , β -caroteno	<i>Heterosigma akashiwo</i> ⁴
Eustigmatophyceae	Vauqueriixantina (libre y esteres) violaxantina; luteoxantina cantaxantina; zeaxantina β , β -caroteno	<i>Nannochloropsis sp</i> ¹
Euglenophyceae	Neoxantina; diadinoxanthin; diatoxanthin; heteroxantina sifoneina; eutreptielanona β , ϵ -caroteno; β , β -caroteno	<i>Euglena gracilis</i> ¹
Chlorophyceae	(i) Neoxantina; violaxantina anteraxantina, zeaxantina luteina; β , Ψ -caroteno β , ϵ -caroteno; β , β -caroteno (ii) Neoxanthin; loroxanthin violaxantina; anteraxantina zeaxantina; lutein; β , ϵ -caroteno β , β -caroteno	<i>Dunaliella tertiolecta</i> ¹ <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> ¹²
Prasinophyceae	(i) Neoxantina; violaxantina; anteraxantina; zeaxantina; luteina β , ϵ -caroteno; β , β -caroteno (ii) Uriolido; neoxantina; prasinoxantina; micromonal violaxantina dihidroluteina; ester- epoxidico; β , ϵ -caroteno; β , β - caroteno	<i>Tetraselmis suecica</i> ¹³ <i>Bathycoccus prasinos</i> ¹³

Referencias: ¹ Jeffrey & Wright (1997), ² Miyashita *et al.* (1996), ³ Goericke & Repeta (1992),

⁴ Zapata *et al.* (1998), ⁵ Zapata *et al.* (en preparación), ⁶ Meyer-Harms & Pollehne (1998),

⁷ Watanabe *et al.* (1990), ⁸ Stauber & Jeffrey (1988), ⁹ Garrido *et al.* (1995),

¹⁰ Garrido & Zapata (1998), ¹¹ Zapata & Garrido (1997), ¹² Fawley (1991),

¹³ Eglend *et al.* (1995)

Tabla 3: Composición de clorofilas y su distribución entre entidades taxonómicas

Composición en clorofilas	Entidad taxonómica
	Procarionotas
Chl <i>a</i> Chl <i>d</i> , MgDVP	Cyanophyceae (tipo <i>Synechococcus</i>) Cyanophyceae (tipo <i>Acariochloris</i>)
DV-Chl <i>a</i> , DV-Chl <i>b</i> , MgDVP DV-Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i> , DV-Chl <i>b</i> , MgDVP	Cyanophyceae (tipo <i>Prochlorococcus</i>) Cyanophyceae (tipo <i>Prochlorococcus</i>)
	Eucariotas
Chl <i>a</i>	Rhodophyceae/Eustigmatophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP	Dinophyceae/Bacillariophyceae Cryptophyceae/Prymnesiophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP	Dinophyceae/Bacillariophyceae Prymnesiophyceae/Chrysophyceae/ Raphidophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP, Chl <i>c</i> ₃	Bacillariophyceae/ Prymnesiophyceae Dinophyceae/Pelagophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> ₃ , MgDVP	Bacillariophyceae/Prymnesiophyceae Pelagophyceae (tipo <i>Aureococcus</i>)
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP, Chl <i>c</i> ₃ , Chl <i>c</i> apolar	Dinophyceae/Prymnesiophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , MgDVP, Chl <i>c</i> ₃ , MV Chl <i>c</i> ₃ , Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Emiliania</i>	Prymnesiophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₁ , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> tipo <i>Pavlova gyraus</i> MgDVP	Prymnesiophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>c</i> ₂ , Chl <i>c</i> ₃ , MgDVP, Chl <i>c</i> apolar tipo <i>Chrysochromulina</i>	Prymnesiophyceae/Dinophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i>	Euglenophyceae/Dinophyceae/ Chlorophyceae/Prasinophyceae
Chl <i>a</i> , Chl <i>b</i> , MgDVP	Chlorophyceae/Prasinophyceae

Tabla 4. Composición de carotenoides y su distribución entre entidades taxonómicas

Composición en carotenoides	Entidad taxonómica
	Procariotas
Zeaxantina; β,β -caroteno	Cyanophyceae (tipo <i>Synechococcus</i>)
Zeaxantina; β,ϵ -caroteno β,ϵ -caroteno-derivado	Cyanophyceae (tipo <i>Prochlorococcus</i>)
	Eucariotas
Peridinin; diadinoxantina; diatoxantina dinoxanthin; β,β -caroteno	Dinophyceae
Aloxantina; rionadroxantina; crocoxantina β,ϵ -caroteno	Cryptophyceae/ Dinophyceae (tipo <i>Dinophysis</i>)
Fucoxanthin; diadinoxantina diatoxantina β,β -caroteno	Bacillariophyceae/Prymnesiophyceae/ Dinophyceae/
19'-Hexanoyloxi-fucoxantina; fucoxantina; diadinoxantina; diatoxantina; β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	Prymnesiophyceae
19'-Butanoyloxi-fucoxantina; fucoxantina 19'-hexanoyloxi-fucoxantina; diadinoxantina diatoxantina; β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	Prymnesiophyceae/Bacillariophyceae
Luteina; zeaxantina; β, ϵ -caroteno β,β -caroteno; α y β -criptoxantina	Rhodophyceae
19'-Hexanoiloxi-fucoxantina; fucoxantina, diadinoxantina; diatoxantina diester-giroxantina; β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	Dinophyceae (tipo <i>Gymnodinium breve</i>)
19'-Butanoyloxi-fucoxantina; fucoxantina diadinoxantina; diatoxantina; ϵ,ϵ -caroteno β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	Pelagophyceae (tipo <i>Pelagococcus</i>)
Fucoxanthin; violaxantina; anteraxantina, zeaxantina; β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	Chrysophyceae/Rhaphidophyceae
Vauqueriixantina (libre y esteres) violaxantina; luteoxantina; cantaxantina Zeaxantina; β,β -caroteno	Eustigmatophyceae
Diadinoxanthin; diatoxanthin; heteroxantina sifoneina; neoxantina; eutreptielanona; β,ϵ - caroteno; β,β -caroteno	Euglenophyceae
(i) Neoxantina; violaxantina; anteraxantina zeaxantina; luteina; β,Ψ -caroteno β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno (ii) Loroxanthin; neoxanthin; violaxanthin; anteraxantina; zeaxantina; lutein; β,ϵ - caroteno; β,β -caroteno	Chlorophyceae/Prasinophyceae Chlorophyceae
Uriolido; neoxantina; prasinoxantina; micromonal; violaxantina; dihidroluteina; ester-epoxidico; β,ϵ -caroteno; β,β -caroteno	Prasinophyceae

BIBLIOGRAFÍA

- Andersen, R.A.; Saunders, G. W.; Paskind, M. P. & Sexton, J.P. (1993) *J. Phycol.* 29: 701-715.
- Andersen R.A.; Bidigare, R.R.; Keller, M.D. & Latasa, M. (1996) *Deep-Sea Res. II* 43: 517-537.
- Bidigare, R.R. Marra, J.; Dickey, T.D.; Iurriaga, R.; Baker, K.; Smith, R.C. & Pak, H. (1990) *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 113-122.
- Bidigare, R.R. & Ondrusek, M.E. (1996) *Deep-Sea Res. II* 43: 809-833.
- Bjornland T. & Liaaen-Jensen, S. (1989) en "The Chromophyte algae: problems and perspectives" J.C. Green, B.S.C. Leadbeater, and W.L. Diver editors. Clarendon Press, Oxford. pp.: 37-60.
- Chisholm, S.W.; Olsen, R.J.; Zettler, E.R.; Goericke, R.; Waterbury, J.B. & Welschmeyer, N.A. (1988) *Nature* 334: 340-343.
- Egeland, E.S.; Eikren, W.; Throndsen, J.; Wilhem, C.; Zapata, M. & Liaaen-Jensen, S. (1995) *Biochem. Syst. Ecol.* 23: 747-755.
- Everitt, D.A.; Wright, S.W.; Volkman, J.K.; Thomas, D.P. & Lindstrom, E.J. (1990) *Deep-Sea Res.* 37: 975-997.
- Fawley, M.W. (1989) *Plant Physiol.* 91: 727-732.
- Fawley, M.W. (1991) *J. Phycol.* 27: 544-548.
- Garrido, J.L. & Zapata, M. (1997) *Chromatographia* 44: 43-49.
- Garrido, J.L. & Zapata, M. (1998) *J. Phycol.* 34: 70-78.
- Garrido, J.L.; Zapata, M. & Muñiz, S. (1995) *J. Phycol.* 31: 761-768.
- Gieskes, W.W.C. & Elbrachter, M. (1986) *Neth. J. Sea Res.* 20: 291-303.
- Gieskes, W.W.C. & Kraay, G.W. (1983) *Mar. Biol.* 75: 179-185.
- Gieskes, W.W.C. & Kraay, G.W. (1986) *Mar. Biol.* 91: 567-576.
- Gieskes, W.W.C.; Kraay, G.W.; Nontji, A.; Setiapermana, D. & Sutomo (1988) *Neth. J. Sea Res.* 22: 123-137.

- Goericke, R. (1998) *Limnol. Oceanogr.* 43: 921-935.
- Goericke, R. & Repeta, D. (1992) *Limnol. Oceanogr.* 37: 425-433.
- Hallegraeff, G. M. (1976) en "Pigment diversity, biomass and species diversity of phytoplankton of three Dutch lakes". Thesis 177p
- Jeffrey, S.W. (1974) *Mar. Biol.* 26: 101-110.
- Jeffrey, S.W. (1976) *Mar. Biol.* 37: 33-37.
- Jeffrey, S.W. (1980) en "Primary productivity in the Sea" Falkowski, P.G. (ed.) Plenum Publishing Corp. New York, pp. 33-58.
- Jeffrey, S.W. (1989) en "The Chromophyte algae: problems and perspectives" J.C. Green, B.S.C. Leadbeater, and W.L. Diver editors. Clarendon Press, Oxford. pp.: 13-36.
- Jeffrey, S.W. & Hallegraeff, G. M. (1980a) *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3: 285-294.
- Jeffrey, S.W. & Hallegraeff, G. M. (1980b) *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3: 295-301.
- Jeffrey, S.W. & Wright, S.W. (1987) *Biochim. Biophys. Acta* 187: 180-188.
- Jeffrey, S.W. & Wright, S.W. (1997) en "Phytoplankton pigments in oceanography" Jeffrey, S.W.,; Mantoura R.F.C. & Wright S.W. editors, UNESCO Publishing. pp.: 343-360.
- Kirk, J.T.O. (1996) en "Light and photosynthesis in aquatic ecosystems" J.T.O. Kirk, editor. Cambridge University Press. pp: 46-83.
- Letelier, R.M.; Bidigare, R.R.; Hebel, D.V.; Ondrusek, M.; Winn, C.D. & Karl, D.M. (1993) *Limnol. Oceanogr.* 38: 1420-1437.
- Liaaen-Jensen, S. (1991) *Pure & Appl. Chem.* 63: 1-12.
- Mackey, M.D.; Mackey, D.J.; Higgins, H.W. & Wright, S.W. (1996) *Mar Ecol. Prog. Ser.* 144: 265-283.
- Mackey, D.J.; Higgins, H.W.; Mackey, M.D.; & Holdsworth, D. (1998) *Deep Sea Res.* 45: 1441-1468.

- Margalef, R. (1968) en "Perspectives in ecological theory". University of Chicago Press. 111 p.
- Meyer-Harms, B. & Pollehne, F. (1998) *J. Phycol.* 34: 280-285.
- Miyashita, H.; Ikemoto, H.; Kurano, N.; Adachi, K.; Chihara, M. & Miyachi, S. (1996) *Nature* 383: 402.
- Moore, L.; Goericke, R. & Chisholm, S.W. (1995) *Mar Ecol. Prog. Ser.* 116: 259-275.
- Nelson, J.R. & Wakeham, S.G. (1989) *J. Phycol.* 25: 761-766.
- Ondrusek, M.E.; Bidigare, R.R.; Sweet, S.T.; Defreitas, D.A. & Brooks, J.M. (1991) *Deep-Sea Res.* 38: 243-266.
- Peeken, I. (1997) *Deep-Sea Res. II* 44: 261-282.
- Schimek, C.; Stadnichuk, I.N.; Knaust, R. & Wehrmeyer, W. (1994) *J. Phycol.* 30: 621-627.
- Stauber, J.L. & Jeffrey, S.W. (1988) *J. Phycol.* 24: 158-172.
- Watanabe M.M.; Suda, S.; Inouye, I.; Sawaguchi, T. & Chihara, M. (1990) *J. Phycol.* 26: 741-751.
- Wright, S.W. & Jeffrey, S.W. (1987) *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: 259-266.
- Wright, S.W.; Thomas, D.P.; Marchant, H.J.; Higgins, H.W.; Mackey, M.D. & Mackey, D.J. (1996) *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 144: 285-298.
- Zapata, M. & Garrido, J.L. (1997) *J. Phycol.* 33: 209-214.
- Zapata, M.; Freire, J. & Garrido, J. L. (1998) en "Harmful Algae" Reguera, B.; Blanco, J.; Fernández, M.L. and Wyatt, T. (eds) Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO.