

Programme national "Efflorescences algales marines"

**NUISANCES ET INTOXICATIONS
CAUSÉES EN FRANCE
PAR LE PHYTOPLANCTON
ET LES "EFFLORESCENCES" MARINES**

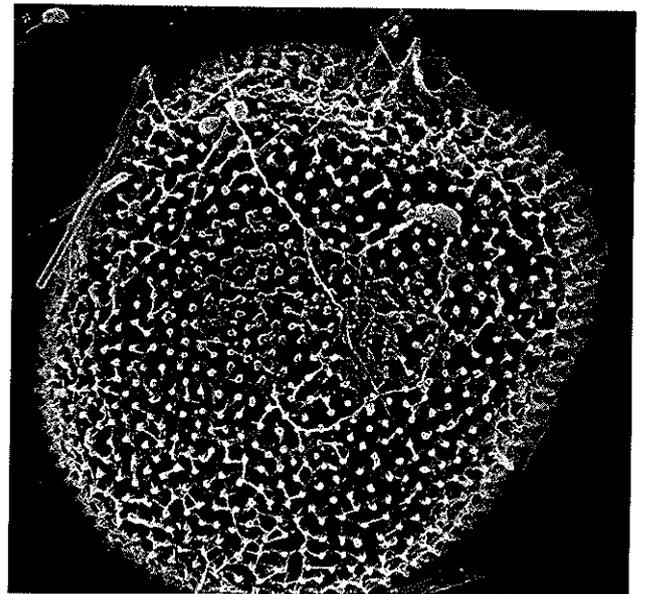
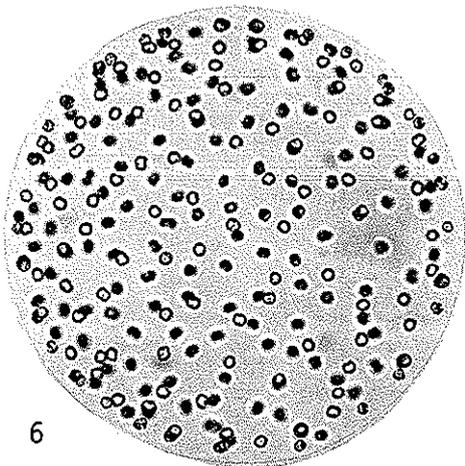
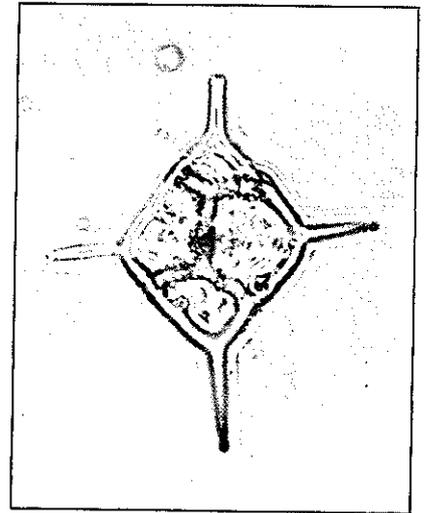
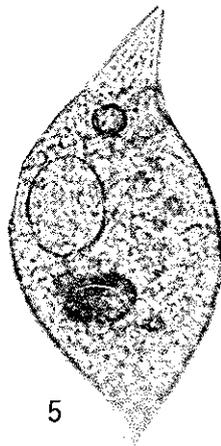
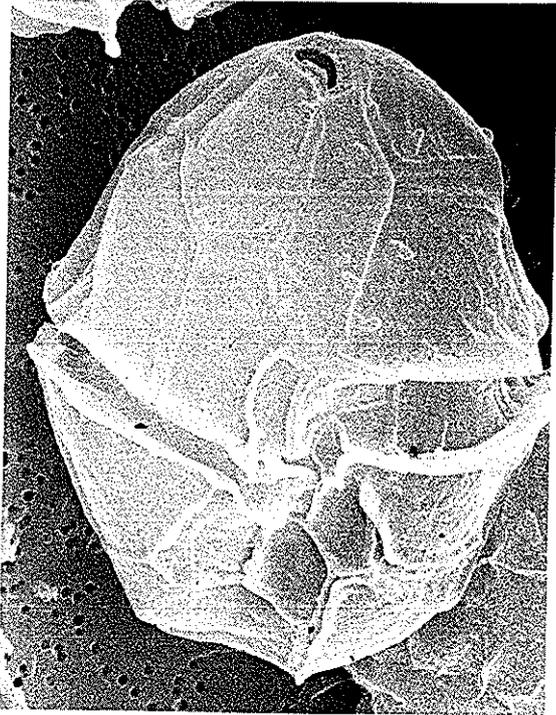
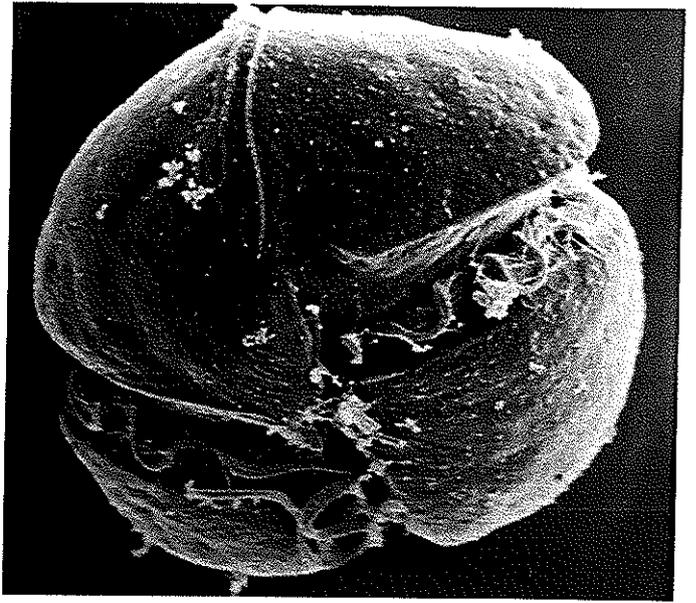
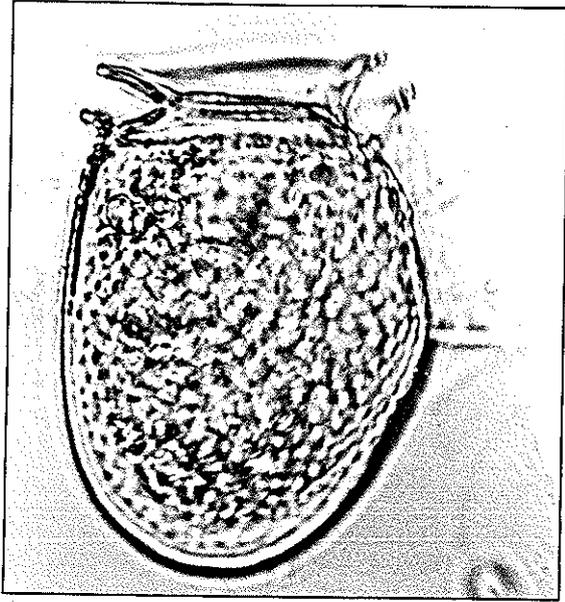
Synthèse préliminaire

mars 1990

A. Sournia, C. Belin, B. Berland, E. Erard-Le Denn, D. Grzebyk,
C. Marcaillou-Le Baut, P. Lassus et F. Partensky

LES GENRES OU ESPÈCES DU PHYTOPLANCTON TRAITÉS DANS LE TEXTE

- 1 - *Dinophysis* (Dinophycées) ; microscopie optique, 40 - 45 μm (photo orig. A. Sournia).
- 2 - *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* : *Gyrodinium* cf. *aureolum* (Dinophycées) ; microscopie électronique à balayage, 20 μm (photo orig. F. Partensky).
- 3 - *Alexandrium minutum* (Dinophycées) ; microscopie électronique à balayage, 15-20 μm (photo orig. E. Erard-Le Denn).
- 4 - *Dictyocha* (Silicoflagellés) ; microscopie optique, 35-40 μm (photo orig. A. Sournia).
- 5 - *Gyrodinium spirale* (Dinophycées) ; microscopie optique, 60-135 μm (photo orig. Ifremer-Nantes).
- 6 - *Phaeocystis* (Prymnésiophycées) au stade colonial ; microscopie optique, diamètre 310 μm (photo orig. Ch. Billard et J. Fresnel).
- 7 - *Prorocentrum minutum* (Dinophycées) ; microscopie électronique à balayage, 15-18 μm (photo orig. B. Berland).



ADRESSES DES AUTEURS

- Catherine BELIN
Centre IFREMER de Nantes (DEL)
B.P. 1049
44037 - NANTES Cédex
- Brigitte BERLAND
Centre Océanologique de Marseille
Station marine d'Endoume
Rue de la Batterie des Lions
13007 - MARSEILLE
- Evelyne ERARD-LE DENN
Centre IFREMER de Brest (DRO/EL)
B.P. 70
29280 - PLOUZANÉ
- Daniel GRZEBYK
Centre Océanologique de Marseille
Station marine d'Endoume
Rue de la Batterie des Lions
13007 - MARSEILLE
- Patrick LASSUS
Centre IFREMER de Nantes (DRO/MR)
B.P. 1049
44037 - NANTES Cédex
- Claire MARCAILLOU-LE BAUT
Centre IFREMER de Nantes (DRO/MR)
B.P. 1049
44037 - NANTES Cédex
- Frédéric PARTENSKY
Station Biologique de Roscoff
B.P. 74
29682 - ROSCOFF Cédex
- Alain SOURNIA (Station Biologique de Roscoff)
c/o Laboratoire de Géologie
Muséum national d'Histoire naturelle
43, rue de Buffon
75005 - PARIS

INTRODUCTION

Les intoxications humaines résultant de la consommation de coquillages sont connues en France depuis plusieurs siècles. On peut supposer que la cause principale a d'abord été d'origine bactériologique, eu égard aux conditions de transport et à l'absence de contrôles de salubrité dans le passé. Quoi qu'il en soit, il faut compter aujourd'hui avec une autre origine, à savoir les proliférations de certaines algues unicellulaires planctoniques (phytoplancton), qui causent dans notre pays jusqu'à plusieurs milliers d'intoxications par an. Soulignons que la France a été jusqu'ici largement épargnée, puisque d'autres pays comptabilisent des dizaines ou centaines de décès depuis le début du siècle. On vient toutefois de découvrir la présence dans nos eaux côtières d'une espèce connue comme hautement toxique dans d'autres pays (c'est peut-être elle ou l'une de ses congénères qui a tué une dizaine de personnes dans le nord de la France au tout début du siècle).

Par ailleurs, nos exploitations aquacoles sont assez fréquemment touchées par des proliférations planctoniques qui peuvent détruire des quantités notables de mollusques et de poissons. Ce fut le cas de la moitié du stocks de moules de la baie de Douarnenez en 1980 et on se souvient des conséquences vis-à-vis des élevages de salmonidés de l'épisode à *Chrysochromulina* de 1988 en mer du Nord, qui a bien voulu épargner nos côtes.

Un phénomène d'un autre type sévit périodiquement dans le Pas-de-Calais : accumulation d'une écume nauséabonde sur les plages et obturation des canalisations d'eau de mer des installations industrielles.

Les nuisances et les pertes économiques sont donc devenues, en 10-20 ans, significatives : destruction de stocks, réduction d'emploi dans les installations conchylicoles ou aquacoles, mévente consécutive aux périodes d'interdiction de consommation, nettoyage des installations côtières, etc. Telles sont les raisons qui ont suscité le lancement, en 1989, d'un programme

national de recherche intitulé "Efflorescences algales marines", placé sous une tutelle multiple (le Secrétariat d'Etat chargé de l'Environnement, le Ministère de la Recherche et de la Technologie, le Ministère chargé de la Mer, l'IFREMER et le CNRS-PIREN). L'une des premières tâches définies dans ce programme était la rédaction d'une synthèse des connaissances françaises et mondiales. Le texte qui suit est une synthèse préliminaire rédigée en vue de la 2ème réunion du Comité Directeur du programme (15 mars 1990). Il ne comporte, volontairement, aucune illustration et aucune référence bibliographique ; la synthèse elle-même sera disponible dans le courant de juin 1990.

DINOPHYSIS

Jusqu'à ces dernières années, *Dinophysis* n'était connu que des spécialistes du phytoplancton, au titre de l'un des quelque 600 genres d'algues unicellulaires rencontrées dans l'océan. Cet organisme appartient à la classe des Dinophycées, ou Dinoflagellés et, en tant que tel, peut être considéré aussi bien comme animal que comme végétal : deux flagelles assurent sa motilité, il est photosynthétique ou non, et possède un noyau et un mode de division propres à la classe ; en outre, à l'instar de nombreux autres Dinoflagellés, *Dinophysis* est recouvert d'un fin squelette de plaques cellulosiques (dans le cas présent, deux grandes pièces et un agencement de minuscules éléments). Posons d'emblée le problème de l'identification des espèces car il pèse sur chacun des aspects de la biologie et de la nocivité qui vont être évoqués. Dans la classification des êtres vivants, tout genre possède un nombre variable d'espèces : d'une seule à plusieurs milliers. *Dinophysis* compte, pour sa part, près de 200 espèces, toutes planctoniques et marines, parmi lesquelles une dizaine sont actuellement incriminées, à l'échelle mondiale, dans les phénomènes de toxicité. Si le genre se reconnaît du premier coup d'œil dans un échantillon de plancton sous le microscope optique, il n'en va pas de même des espèces car les critères actuellement utilisés sont extrêmement subtils —au point que quelques spécialistes seulement peuvent se prononcer sur les cas litigieux. Or il est bien établi que toutes les caractéristiques de *Dinophysis* varient selon les espèces : distribution géographique, calendrier saisonnier, seuil de toxicité et intensité des effets. La question de l'identification spécifique demeure donc cruciale. Devant les difficultés d'emploi des critères morphologiques (ces organismes mesurent environ 50 μm et certains détails discriminants sont de l'ordre du micromètre), on envisage l'utilisation de tests immunologiques. Dans l'attente d'une solution, le réseau de surveillance français (voir plus loin) fixe son attention, non pas sur les espèces, mais sur des groupes d'espèces.

Vient ensuite le problème de la nutrition : photosynthétique, hétérotrophe ou les deux ? Pour ne parler que des espèces toxiques,

Dinophysis possède des chloroplastes ...ou non ! Lorsqu'ils sont présents, ces organites posent une question supplémentaire car leur ultrastructure évoque celle des Chrysophycées ou des Prymnésiophycées plutôt que celle des Dinophycées (ce qui vient étayer la théorie de l'origine symbiotique des plastes dans le règne végétal). Bien entendu, le mode de nutrition est un point-clef dont découlent les exigences écologiques de l'organisme (lumière, nutrilités, oligo-éléments, particules ou proies vivantes) et les conditions de son développement en mer. D'autres inconnues biologiques subsistent : existe-t-il une reproduction sexuée, en sus de la division binaire seule connue actuellement? Comme d'autres Dinoflagellés, *Dinophysis* forme-t-il des kystes susceptibles de sédimenter et demeurer à l'état de dormance pendant une partie de l'année avant de produire une nouvelle génération ?

Sur les côtes françaises où ils sont connus pour sévir depuis 1983, les *Dinophysis* sont essentiellement estivaux et les manifestations de toxicité sont limitées à la période mai-septembre. Elles affectent le littoral atlantique d'Arcachon à Cherbourg avec une tendance à des intensités croissantes vers le nord à mesure que progresse la saison ; la Méditerranée a été atteinte plus récemment (nord du golfe du Lion). Dans le reste de l'Europe, la zone affectée s'étend actuellement du Portugal à l'Irlande et à la Suède. Si l'on ajoute le Japon (voir plus bas), la côte est des Etats-Unis. et, plus récemment, le Chili et le Sud-Est asiatique, il s'avère que les manifestations toxiques de *Dinophysis*, décelées initialement aux Pays-Bas en 1961, doivent aujourd'hui être considérées comme mondiales.

Mis à part cette relation générale avec la période estivale, donc avec la température (on se garde de dire si la relation avec la température est directe ou indirecte), aucune corrélation simple et généralisable n'a pu être trouvée avec aucun des facteurs du milieu : ni l'abondance du Dinoflagellé en mer, ni la sévérité des intoxications, ne semblent corrélées à la température instantanée, à la salinité, à la profondeur, aux concentrations de tel ou tel nutrilité (nitrates, ammonium, phosphates...) ou éléments métalliques. Pourtant, il existe bien un déterminisme écologique, car une relation globale s'est fait jour entre l'abondance des algues et la stabilité des eaux, "stabilité" impliquant à la fois réchauffement, stratification hydrologique, temps calme et faible turbulence hydrodynamique. On note également que les apparitions de *Dinophysis* succèdent souvent à des périodes de prolifération d'autres représentants du phytoplancton (Diatomées). La maîtrise du déterminisme écologique est un peu plus avancée au Japon, où certains modèles sont mis en œuvre sur la base des déplacements saisonniers du Kuroshio et des fronts hydrologiques.

Quel est le mécanisme des intoxications ? Précisons, avant tout, que *Dinophysis* n'a pas besoin de proliférer en "efflorescences" ou "eaux colorées" pour agir. D'ailleurs, à la différence de certains autres Dinoflagellés, ce genre

ne pullule jamais ; l'exception est celle du port d'Antifer, près du Havre, avec des concentrations de plusieurs centaines de milliers de cellules par litre. Les seuils d'alerte retenus à l'origine n'étaient que de quelques centaines ou milliers de cellules par litre, et ils viennent d'être abaissés (en France, du moins) à la concentration de 20 cell./l, ce qui est dérisoire pour des populations de phytoplancton. Ceci étant, la dizaine d'espèces ici concernées produisent une ou plusieurs toxines ("dinophysistoxines") dont les chercheurs japonais ont établi la nature chimique. En France, il s'agit surtout de l'acide okadaïque (originellement extrait d'une éponge) et de deux ou trois autres substances très voisines (DTX1 et DTX3) dans la catégorie des esters d'acides gras ; deux autres familles chimiques sont connues au Japon. Tous ces composés font partie de la catégorie des "Diarrhetic Shellfish Poisons" (DSP). On sait que les mollusques filtreurs, par définition, se nourrissent en concentrant les particules vivantes ou inertes en suspension ; ainsi, une moule filtre de 0,5 à 3 litres d'eau de mer par heure selon la saison. Les toxines se trouvent ainsi concentrées dans l'appareil digestif de l'animal, qui n'en est apparemment pas affecté. On a pu vérifier au laboratoire que les dinophysistoxines sont relativement thermostables, ce qui explique que les préparations culinaires ne les altèrent pas. Les effets chez le consommateur humain reposent sur une modification de la perméabilité vasculaire au niveau du tube digestif, d'où malaises, diarrhées, vomissements, maux de tête et d'estomac, dans un délai de quelques heures. Les réactions varient largement d'un individu à l'autre et il ne semble pas y avoir accoutumance.

Les empoisonnements à *Dinophysis* demeurent donc relativement bénins, mais il faut signaler, sans qu'aucune annonce alarmante ait lieu d'être lancée, que des tests de cytotoxicité indiquent la possibilité de réactions tumorales (il y a tumeur et tumeur...). Enfin, précisons que les mollusques concernés sont, en France, la moule essentiellement, quelques coquillages d'appoint accessoirement, jamais les huîtres. D'autres animaux sont impliqués dans d'autres pays, telle la coquille Saint-Jacques au Japon.

Sur la base de cette "histoire naturelle" sommairement rapportée ici, les chercheurs français ont retenu un certain nombre de priorités.

— Déploiement depuis 1984 d'un réseau de surveillance permanent reposant sur une large couverture géographique et apte à déclencher très rapidement alerte ou interdiction de consommation et de commercialisation lorsque les concentrations de *Dinophysis* en mer dépassent le seuil indiqué plus haut.

— Recherche d'une méthode automatisée de repérage et de dénombrement des algues dans le plancton (cytométrie de flux, analyse d'images informatisée).

— Mise en culture. Il s'agit là, comme toute recherche en microbiologie ou en phytoplanctologie, d'une étape décisive puisqu'elle fournit à volonté les quantités de matériel nécessaires pour les dosages biochimiques, les tests physiologiques, la détermination des exigences physicochimiques spécifiques, enfin les "constantes" ou valeurs limites à introduire dans les modèles. Or, bien d'autres algues unicellulaires (et bien d'autres Dinoflagellés) se cultivent aisément en laboratoire mais *Dinophysis* est jusqu'ici demeuré rebelle.

— Détermination des conditions hydrologiques accompagnant les développements naturels de l'algue (à la côte ou au large) et construction d'un modèle prédictif.

En revanche, les problèmes proprement toxicologiques sont traités plus activement par nos collègues japonais, et ces problèmes demeurent nombreux : toxicité comparée des diverses espèces, variation de la toxicité d'une même espèce selon le site géographique, mode d'action des toxines, effets éventuels à long terme sur le consommateur, possibilités d'immunisation, dosage chimique des toxines (chose faite pour l'acide okadaïque), mise au point d'un test de toxicité simple, normalisable et absolu — ce qui n'est pas le cas du "test-souris", barbare et sommaire, qui prévaut encore.

GYRODINIUM

Autre Dinoflagellé, autre mode de vie et autres problèmes... *Gyrodinium* est un globule aplati de 20-30 μm de diamètre, comprimé par un sillon équatorial dans lequel bat l'un des deux flagelles, photosynthétique (des chloroplastes sont toujours présents), sans plaques externes celluloseuses. On le rencontre aussi bien, en petites populations ou en "efflorescences", dans les eaux côtières qu'au large mais il ne devient indésirable qu'au stade de pullulation, c'est-à-dire à des concentrations dépassant le million de cellules par litre.

Il faut, ici encore, débiter par une question de taxinomie, qui se trouve être double. S'agit-il, tout d'abord, d'un *Gyrodinium* ou d'un *Gymnodinium*? Ces deux genres de Dinoflagellés, qui comptent chacun 100 ou 200 espèces dans le monde, sont très voisins, et l'espèce dont il est question ici se trouve à l'interface de leurs définitions respectives. Se pose ensuite le choix du nom de l'espèce. On se réfère traditionnellement en Europe à une souche découverte sur les côtes du Massachusetts en 1957 (*Gyrodinium aureolum*) mais les descriptions ne coïncident pas tout à fait et l'on trouve, en fait, bien plus d'affinités avec un organisme décrit au Japon en 1984, *Gymnodinium nagasakiense*. On peut donc appeler les formes européennes, soit *Gyrodinium* cf. *aureolum*, soit *Gymnodinium* cf. *nagasakiense*; nous simplifierons ici arbitrairement en parlant de "*Gyrodinium*".

Cette algue se laisse cultiver en laboratoire (non sans difficultés) et se trouve de surcroît disponible en abondance dans les cas d'eaux colorées : sa biologie est par conséquent mieux maîtrisée que celle de *Dinophysis*. Sa pigmentation, particulière parmi l'ensemble des Dinoflagellés, est établie. Une très large adaptation au facteur lumière, pour les faibles comme pour les fortes intensités, lui a été découverte, ainsi que l'aptitude à assimiler les ions azotés à l'obscurité ou à la pénombre. Enfin — propriété apparemment non partagée par le *G. nagasakiense* japonais — le *Gyrodinium* européen produit des sous-populations de plus petite taille et à taux de multiplication plus rapide.

Il ne s'agit pas là d'une phase sexuée et les deux types appartiennent bien à une même population génétiquement homogène ; on pense plutôt à deux stratégies de croissance, l'une assurant le maintien de l'espèce dans des conditions même défavorables, l'autre permettant sa prolifération rapide lorsque les conditions environnantes s'y prêtent.

En Europe, les premières manifestations de *Gyrodinium* remontent à 1966 en Norvège. L'algue a été observée depuis dans toutes les mers épicontinentales de l'Atlantique nord-est, de la France (Vendée et Bretagne) à la Scandinavie et jusqu'à l'ouest de l'Irlande et de l'Ecosse, ainsi qu'au nord-ouest de l'Espagne. Elle n'a pas été signalée jusqu'à présent en Méditerranée. A l'intérieur de cette aire géographique, les poussées massives surviennent préférentiellement, d'une part dans les secteurs côtiers où l'on présume que diverses composantes physiques contribuent à la concentrer, d'autre part au voisinage des fronts hydrologiques tels que ceux qui séparent des masses d'eau stratifiée et mélangée (le front de marée d'Ouessant constituant le cas-type). Dans tous les cas, à l'instar de *Dinophysis*, un contexte hydroclimatique calme et chaud favorise le développement ; *Gyrodinium* est donc, lui aussi, estival. Les fronts offrent un ensemble particulier de conditions parmi lesquelles il reste à déterminer quelle est la plus décisive : gradients physico-chimiques intenses dans un petit espace, présence d'une thermocline (couche de discontinuité thermique) peu profonde et inclinée vers la surface, mouvements de convergence tendant à concentrer les corps en suspension.

Comme toutes les "efflorescences" algales, celles de *Gyrodinium* sont quasi unispécifiques. Y a-t-il exclusion active des espèces concurrentes ? On note que les poussées suivent souvent, dans le temps, celles des Diatomées. D'autre part, des expériences montrent que certains Crustacés planctoniques traditionnellement friands de phytoplancton ont un comportement de rejet vis-à-vis des cellules de *Gyrodinium* qui leur sont offertes ; l'absence de prédation pourrait donc intervenir en mer dans le développement et le maintien de ces "eaux colorées".

Les proliférations de ce Dinoflagellé ne sont pas néfastes pour l'homme mais seulement pour les consommateurs primaires, que ceux-ci se trouvent sur leurs sites naturels ou dans des installations aquacoles. La liste des victimes (au sens radical du terme) est donc très diversifiée : arénicoles, oursins, crabes, coquille Saint-Jacques, moule, coque et bien d'autres invertébrés marins vivant sur le fond, mais aussi les poissons tels que morue, truite, anguille et saumon.

Quels processus induisent ces hécatombes ? On a tout d'abord pensé à une simple asphyxie, car la teneur en oxygène dissous descend souvent très bas dans les cas d'"efflorescences", tant du fait de la respiration de la forte biomasse algale que de celui de la décomposition bactérienne qui termine la poussée. Pourtant, l'anoxie n'est nullement une règle absolue chez

Gyrodinium. De plus, des nécroses ont été observées sur des branchies de poissons. L'hypothèse d'une toxine a donc été fouillée et elle vient d'aboutir à une semi-conclusion. *Gyrodinium* produit bien, d'après les tests de cytotoxicité en laboratoire, une substance peu concentrée et peu active ; pour ces deux raisons, son extraction chimique n'a pu encore être réalisée. L'activité peut cependant s'accroître si survient une dégradation ultérieure. Quoi qu'il en soit, on ne pense pas actuellement que cette faible toxicité puisse être la cause directe ou principale des mortalités observées ; d'autres types d'observations font que le problème reste complexe.

— *Gyrodinium* peut sécréter, comme d'autres algues planctoniques, un mucilage susceptible de ralentir localement l'oxygénation des branchies des animaux ;

— Il produit aussi une exotoxine (substance libérée dans le milieu) qui inhibe la croissance de Diatomées, et dont la nature chimique vient d'être mise en évidence et se rapproche de l'hémolysine.

Gyrodinium a donc été inclus parmi les espèces-cibles du réseau de surveillance français. De leur côté, les aquaculteurs sont, bien entendu, vigilants et s'efforcent de préserver leurs élevages d'eaux infestées. Quant aux activités de recherche dans notre pays, elles visent à préciser d'une part le mécanisme de déclenchement des "eaux colorées" en mer, d'autre part la physiologie et la toxicité de l'organisme en laboratoire.

ALEXANDRIUM

Ce troisième type d'algue fait partie d'un groupe de Dinoflagellés intensivement étudiés car responsables chez l'homme, après consommation de Bivalves, d'empoisonnements paralytiques pouvant entraîner la mort (plusieurs centaines de décès dans le monde à ce jour). Tous font partie de l'ordre des Peridiniales caractérisé par une "cuirasse" (très fine) de plaques cellulosiques diversement agencées entre elles ; leurs nuisances se produisent souvent, mais pas nécessairement, au stade de l'efflorescences.

Le genre *Alexandrium* compterait une vingtaine d'espèces dans le monde, sous réserve de synonymies vivement débattues avec les genres *Gonyaulax* et *Protogonyaulax*. L'espèce ici en cause, *A. minutum*, ne fait parler d'elle que depuis peu : découverte initialement comme cause d'une "eau rouge" (bénigne) à Alexandrie en 1958, elle était restée plutôt énigmatique jusqu'en 1985, date à laquelle elle a été en même temps redécrite par un spécialiste argentin et signalée en France (sans y provoquer de dommage). *A. minutum* se présente comme un globule de 15-20 μm de diamètre, comprimé par un sillon équatorial dans lequel bat l'un des deux flagelles. Sa cytologie, ses caractéristiques écophysiologicals et biochimiques ainsi que son cycle de reproduction restent à étudier. L'existence de kystes dans les sédiments, jusqu'ici présumée, vient d'être démontrée en France.

En peu d'années, la répartition mondiale de cet organisme s'est avérée assez large : Méditerranée (mer du Levant, mer Tyrrhénienne), sud de l'Australie, côtes est de l'Atlantique (Espagne, Portugal, France, Irlande). Dans tous les cas, l'espèce apparaît comme préférentiellement côtière, estuarienne ou portuaire. Notre pays est maintenant notoirement concerné avec les récentes manifestations dans les baies et abers de Bretagne, au stade pullulant ou non ; aucune intoxication n'est à déplorer pour cette région, la commercialisation des mollusques ayant pu être interdite à temps par le réseau de surveillance.

Le déterminisme écologique des apparitions d'*A. minutum*, ainsi que la variabilité géographique et saisonnière de sa nocivité, restent quasiment inconnues. Une équipe de chercheurs français s'y emploie activement dans le cadre du programme "Efflorescences algales marines".

De manière générale, les toxines des Peridinales, dont une quinzaine de types ont été identifiés, sont constituées d'un noyau purine substitué et inhibent, par leur action sur les pompes à sodium, la transmission de l'influx nerveux. Ces "Paralytic Shellfish Poisons" (PSP), comme les DSP de *Dinophysis*, sont concentrées par les mollusques filtreurs. *A. minutum*, pour sa part, produit quatre de ces toxines, les "gonyautoxines" GTX1 à GTX4 ; la présence et l'activité de ces substances ont été dûment attestées sur des échantillons de moules, d'huîtres et de plancton de nos côtes, ceci par dosages en chromatographie HPLC d'une part, test "souris" d'autre part.

Ce Dinoflagellé n'aurait donc pas encore sévi en France, les empoisonnements paralysants du début du siècle demeurant à jamais mystérieux. Le danger n'en est pas moins considérable.

PHAEOCYSTIS

Cette algue diffère des précédentes sous tous les aspects qui ont été évoqués jusqu'ici. Tout-d'abord, elle appartient à une autre classe (celle des Prymnésiophycées ou Haptophycées) et, au sein de ce groupe, s'individualise par un cycle biologique dont les deux phases principales sont bien distinctes :

— Stade unicellulaire flagellé : petites cellules de 3-10 μm à deux flagelles, un appendice particulier (haptonème), deux chloroplastes, une couverture d'écailles organiques, enfin un entrelacs de longs filaments à la fonction totalement inconnue ; à ce type répondent peut-être plusieurs stades du cycle (cellules végétatives, microspores et macrospores) ;

— Stade colonial ou "palmella" : cellules de 3-6 μm sans flagelles ni haptonème ni écailles ni filaments, réunies en globules ou amas de 1-20 mm dont la cohésion tient à la sécrétion d'un abondant mucus polysaccharidique.

Décrit initialement par deux auteurs français à la fin du XIX^{ème} siècle, ce genre a une répartition géographique très originale : grande abondance et efflorescences dans l'Arctique et l'Antarctique d'une part, en mer du Nord d'autre part, et présence sporadique sous toutes les latitudes. Les poussées massives, directement perceptibles par l'œil humain (de 1 à 100 millions de cellules par litre), se produisent sous la forme coloniale et semblent s'être déclarées vers 1930 en mer du Nord ; elles surviennent ou sont plus communément remarquées dans les eaux côtières, mais également au large. Dans ce dernier cas, une période d'intenses proliférations est reportée autour de l'année 1950, suivie d'une récession puis d'une recrudescence depuis 1980. Près des côtes, ces tendances n'ont pas été établies, mais une intensification est souvent reportée depuis une dizaine d'années. Enfin et très curieusement, un cycle d'environ 3 ans vient d'être mis en évidence, qui serait d'origine météorologique (fréquence des vents d'ouest sur les Iles Britanniques).

Le Pas-de-Calais et le pays de Caux constituent la limite méridionale de

la zone des "efflorescences" en Europe ; *Phaeocystis* s'y manifeste surtout par une altération de l'aspect habituel des eaux du large (mer "huileuse") et par des accumulations spectaculaires d'écume, éventuellement nauséabondes, sur les plages et dans les ports. Par ailleurs, l'algue est connue des spécialistes sur le reste de la façade atlantique, mais à titre accessoire comme tant d'autres espèces rares du phytoplancton ; elle semble demeurer inconnue en Méditerranée.

Les détails du cycle biologique et le déclenchement, interne ou exogène, des phases successives restent à élucider. On ignore s'il existe une reproduction sexuée et si des kystes de résistance sont produits et pourraient subsister pendant une partie de l'année sur les sédiments. Cependant, les cultures en laboratoire ont permis d'établir que cellules isolées et colonies ont une physiologie propre, d'où découleraient deux stratégies adaptatives. Les exigences en nutrilites, notamment, semblent permettre le succès du stade colonial lorsque azote et phosphore minéraux arrivent à épuisement dans le milieu ; le mucus, loin d'être anodin, constitue un "pool" de métabolites et fait de cette somme de cellules un ensemble supra-cellulaire et relativement résilient.

En mer du Nord, c'est d'avril à mai ou juin que s'observent les poussées massives (des manifestations automnales étaient toutefois courantes au large vers 1950). Elles prennent place à la suite de la "floraison" printanière (en anglais, "bloom") de Diatomées. Concernant leur déterminisme, deux types de données sont à considérer.

— Le signal du déclenchement de l'efflorescence paraît être donné par une conjonction de deux facteurs : température et nutrilites, conjonction atteinte plus ou moins tôt au cours du printemps selon les années ;

— L'importance des manifestations est corrélée, dans l'espace comme dans le temps, aux teneurs en nitrates et phosphates ; les corrélations sont si sûres, et de plus étayées par les expériences de laboratoire, qu'il est difficile de ne pas y voir de causalité. Dans le temps, tout d'abord, il est acquis que, sur certaines côtes et depuis 1980 environ, l'intensité et la durée des proliférations tend à croître avec les apports de nutrilites d'origine fluviale (c'est-à-dire domestique, agricole et industrielle). Géographiquement, d'autre part, ces apports continentaux cumulent leurs effets du Sud au Nord dans le sens général de la circulation à partir de la Manche, du fait des apports successifs de la Seine, de l'Escaut, de la Meuse, du Rhin, de la Weser, de l'Elbe, etc ; ainsi, les teneurs maximales en nitrates sont mesurées entre les îles de la Frise et le Danemark, et c'est bien dans cette région que culminent les poussées de *Phaeocystis*.

Cette algue, elle aussi, pose un problème d'identification taxinomique :

combien y a-t-il d'espèces ? Huit ont été décrites depuis le siècle dernier mais la plupart demeurent douteuses ou fantomatiques. Pour l'Atlantique Nord, la question actuellement débattue par les spécialistes est de savoir s'il existe deux espèces de morphologie et d'exigences différentes (*P. globosa* et *P. pouchetii*), ou bien une seule espèce polymorphe.

Bien que non toxique à proprement parler, *Phaeocystis* exerce diverses actions économiquement nuisibles. Soulignons, avant de les détailler, que ces effets ne sont nullement localisés à quelques secteurs côtiers, comme tel était le cas des algues examinées précédemment : pouvant se produire à la côte comme au large, les proliférations de *Phaeocystis* ont une dimension indéniablement océanographique.

(1) Historiquement, la première des nuisances signalées a été, vers 1930, le colmatage des filets de pêche par l'écume résultant de l'accumulation et de la dégradation des colonies muqueuses. Il a, de plus, été avancé que le phénomène retentissait sur le trajet des migrations du hareng et sur les rendements de pêche.

(2) Par leur intensité et leur étendue, les "efflorescences" interagissent quantitativement avec les écosystèmes marins. *Phaeocystis* contribue, avec les autres espèces responsables de la poussée printanière, à épuiser l'abondant stock de nutrilités disponible à la fin de l'hiver. La forte biomasse algale produite semble consommée assez peu efficacement par le zooplancton et s'incorporer surtout dans une chaîne trophique de protozoaires, quand elle ne sédimente pas ; il s'agirait donc d'une déviation de la production primaire vers des voies moins profitables pour l'homme que celles du schéma classique "phytoplancton → zooplancton → poissons".

(3) Lorsque le vent favorise l'accumulation de l'écume sur les côtes, il en résulte : atteinte à l'attrait touristique des plages, encombrement des eaux portuaires, colmatage des canalisations d'eau de mer (par exemple, celles des centrales thermonucléaires de Gravelines et de Paluel).

(4) La sédimentation des colonies muqueuses et leur dégradation par voie bactérienne crée des poches anoxiques au voisinage du fond, d'où peuvent résulter des mortalités de la faune.

(5) A l'instar de quelques autres algues planctoniques, *Phaeocystis* produit des composés volatils soufrés qui s'échappent dans l'atmosphère ; le plus notoire est le sulfure de diméthyle (DMS), incriminé dans les pluies acides. Notons que le métabolisme du soufre donne également lieu à de fortes teneurs intracellulaires en acide acrylique, d'où le paradigme écologique bien connu du manchot de l'Antarctique : *Phaeocystis* est consommé en abondance par le krill (Euphausiaciés) dont se nourrissent les oiseaux et mammifères

marins ; l'acide acrylique, inhibiteur bactérien bien connu depuis Pasteur, est ainsi concentré chez ces animaux, ce qui explique la pauvreté de leur flore intestinale.

(6) Les conséquences d'une bio-accumulation, dans le mucus, de certains métaux ou composés chimiques —phénomène tout récemment mis en évidence pour le manganèse— restent à déterminer.

En contrepartie, il faut signaler les éventuelles utilisations de l'écume (relativement facile à récolter sur la côte pendant une période connue de l'année) à des fins alimentaires, cosmétiques ou pharmacologiques.

La gravité, variable il est vrai, et la diversité de ces nuisances et de ces risques ont suscité la constitution d'une groupe de recherches européen, financé pour quatre années par la C.E.E., auquel la participation française contribue sous les aspects suivants : surveillance en Manche, déterminisme climatologique et hydrologique des efflorescences dans le Pas-de-Calais, étude en laboratoire des mécanismes endogènes du cycle cellulaire.

TROIS TYPES DE MANIFESTATIONS SUSPECTES OU TRÈS RÉCENTES

Un autre Dinoflagellé va nous montrer, une fois encore, que "efflorescences" n'implique pas nécessairement toxicité. Il s'agit du genre *Prorocentrum* dont quelques-unes des vingt espèces mondiales sont connues pour modifier occasionnellement par leur pullulation la couleur de la mer, sans aucune influence néfaste ni sur la faune environnante ni sur l'homme. Pourtant, quelques autres espèces du genre sont incriminées, soit au stade de pullulation, soit en faibles concentrations, dans des empoisonnements bénins ou mortels. Deux catégories sont alors à distinguer.

— Un trio d'espèces benthiques (vivant sur le fond) et tropicales, impliquées dans l'étiologie de la ciguatera ou "gratte" (malaise consécutif à la consommation de poissons des récifs coralliens) ;

— Une espèce planctonique de large répartition mais qui ne semble proliférer que dans les eaux tempérées de l'hémisphère nord : *P. minimum*. Nous la qualifions ici de suspecte, car ses proliférations, assez communes, n'ont encore sévi que dans très peu de cas ; l'un d'eux n'en est pas moins le plus dramatique qui soit connu puisqu'il aurait causé la mort de 114 personnes dans une lagune côtière du Japon (lac Hamana) en 1942, à la suite de la consommation d'huîtres et de palourdes. Des intoxications non mortelles sont également à signaler en Norvège, aux Pays-Bas et en Espagne, sous réserve d'interférences avec d'autres algues telles que *Dinophysis*. Outre la production d'une toxine spécifique (vénérupine) qui se concentre dans le foie des consommateurs, *P. minimum* est connu pour un certain nombre de propriétés physiologiques qui concourent probablement à déclencher et entretenir sa prolifération : forte concentration en pigments photosynthétiques accessoires (péridinine), adaptation rapide à de forts gradients d'énergie lumineuse, capacité de migration verticale, émission d'une substance antibactérienne (β -dicétone) et d'une molécule chélatante activant l'assimilation du fer

(prorocentrine), bonne tolérance enfin à la présence d'hydrocarbures — et même stimulation de la croissance à certaines concentrations de polluant. *P. minimum* prolifère essentiellement dans les eaux très côtières, estuariennes ou portuaires, ceci à des époques diverses de l'année. Cette petite algue (une lenticule de 20 μm) doit donc être tenue pour potentiellement redoutable, surtout depuis qu'elle a été signalée sur nos côtes en diverses stations de l'Atlantique et au débouché du Rhône (sans toutefois y causer de dommage).

Le dernier des Dinoflagellés examinés ici est l'espèce-type du genre *Gyrodinium*, celui-ci comptant une centaine d'espèces dans le monde. Ce *G. spirale* et le *Gyrodinium* traité précédemment seraient les deux seuls organismes nuisibles du genre, si toutefois *Gyrodinium* et *Gymnodinium* sont bien distincts (voir plus haut à propos d'*aureolum-nagasakiense*); *G. spirale* est une cellule relativement grosse (40-200 μm), grossièrement fusiforme, parcourue d'un sillon spiralé, éventuellement colorée en vert-jaune mais non chlorophyllienne et connue pour capturer des proies vivantes telles que d'autres Dinoflagellés. Dépourvu de plaques celluloses, il résiste mal à la fixation et son identification requiert l'observation, rarement réalisée, de matériel frais. L'espèce est largement répandue dans l'océan mondial et, entre autres, sur les côtes atlantique et méditerranéenne de la France. Des effectifs de quelques centaines de milliers de cellules par litre peuvent être atteints mais aucune "eau rouge" (plus de 10^6 cell./l) n'a jamais été signalée. Les nuisances semblent requérir une concentration minimale de 10^4 cell./l et sont très rares : un cas douteux à Sydney en 1891 (un autre Dinoflagellé était également présent), étang de Thau en 1985, Lannion en 1987 ; elles se traduisent par des hécatombes de divers animaux marins (à Thau, destruction de 600 tonnes de moules et de 10 tonnes d'huîtres plates), sans qu'aucune intoxication humaine n'ait jamais été déplorée. La France — et elle seule, semble-t-il — a inclus cette espèce dans son système de surveillance, mais bien des questions restent litigieuses.

— Une seule espèce, *G. spirale*, est-elle concernée (manque d'identifications sur le vivant) ?

— Quelles sont les conditions physicochimiques de son développement (apparemment, large tolérance à la température) ?

— Quelles sont ses caractéristiques physiologiques et son cycle de reproduction (échec, jusqu'ici, des mises en culture) ?

— Comment s'exercent les nuisances et y a-t-il production d'une toxine ?

Avec *Dictyocha*, c'est une autre classe d'algues qui est mise en cause, celle des Dictyochophycées, plus connue sous le terme de Silicoflagellés. Ces organismes ont été abondants à l'ère secondaire et restent activement étudiés par les micropaléontologistes mais passaient, jusqu'à ces toutes dernières années, pour anecdotiques dans le plancton des mers actuelles ; un cas unique de "marée rouge" avait toutefois été mentionné dans une publication japonaise de 1955. Il s'agit d'algues uniflagellées de 20-60 μm , pourvues de chloroplastes et enfermées dans un squelette de tubules et épines siliceux. Bien que plusieurs genres et espèces et de nombreuses variétés et formes aient été décrites, on pense de plus à un genre unique (*Dictyocha*) qui ne compterait qu'une seule espèce cosmopolite et extrêmement polymorphe, ou peut-être deux espèces. Mais que de surprises depuis 1983 ! (1) Plusieurs cas d' "eaux rouges" sont tout à coup signalés en Europe : Trieste, Kiel, le Kattegat, Douarnenez, et peut-être en Ecosse et en Irlande. (2) Les formes "nues" (sans squelette siliceux), jusqu'à observées occasionnellement au laboratoire, sont courantes dans ces proliférations. (3) Les pullulations de *Dictyocha* peuvent causer des mortalités massives dans les élevages de truite et de saumon, ainsi que sur la faune des fonds naturels ; 15 tonnes de truites de mer ont ainsi été anéanties dans la baie de Douarnenez en avril 1987. Aucun effet strictement toxique n'ayant encore été décelé, on attribue ces dommages soit au déficit en oxygène, soit à l'irritation des branchies par les éléments siliceux et à l'hypersécrétion de mucus qui en résulterait.

QUELQUES CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La toute première question, nous ne ferons que l'évoquer dans ce document provisoire : le problème des "efflorescences", qui a conquis l'actualité en peu d'années, est-il vraiment nouveau ? Des recherches historiques poussées montreraient probablement que le problème est, en fait, ancien, mais ces recherches achopperaient immédiatement sur le manque de données concernant le plancton. De plus, toute enquête dans le passé est inévitablement faussée par l'évolution des contextes scientifique et social (inutile de préciser combien ont évolué, en particulier au cours des derniers siècles, l'attention apportée par l'homme à sa santé, la connaissance et la surveillance du milieu marin, ainsi que les modes de propagation de l'information).

Sous-jacente à cette question est celle de la cause de ces phénomènes, la réponse immédiate du public étant "la pollution !". Rappelons que jusqu'ici, à l'exception de *Phaeocystis*, aucune relation simple n'a été trouvée entre la fréquence d'apparition ou l'abondance des algues unicellulaires nuisibles et l'une quelconque des caractéristiques physicochimiques du milieu — ce qui n'exclut pas cette possibilité. Le cas de *Phaeocystis* montre bien une corrélation avec les variations spatio-temporelles des teneurs en nitrates et phosphates dans le nord de la Manche et la mer du Nord, mais cette algue prolifère également, et depuis longtemps, dans des eaux antarctiques qui demeurent épargnées par ces apports anthropiques. Les "media" doivent donc savoir que la question reste ouverte et que les recherches nécessaires se poursuivent.

Il convient aussi de rappeler ce qui a été souligné à plusieurs reprises dans les pages précédentes, à savoir que "efflorescences" (ou "eaux colorées" ou "eaux rouges", etc.) n'est nullement synonyme de "toxicité", ni même de "nuisance". Il existe des proliférations phytoplanctoniques parfaitement bénignes et, inversement, une espèce peut être hautement nocive à de faibles concentrations, c'est-à-dire à des concentrations qui passeraient tout à fait

inaperçues sans un examen microscopique.

Soulignons également la diversité biologique des algues en cause et la diversité de leurs effets. Il y a, certes, des points communs.

— Tous les organismes mentionnés sont des algues unicellulaires et planctoniques, l'état unicellulaire impliquant souvent un taux de multiplication rapide. Le cas des "marées vertes" dues aux Chlorophycées pluricellulaires n'a pas été traité ici.

— La période préférentielle des manifestations est estivale.

— Les algues nuisibles se développent souvent à la suite de la poussée printanière des Diatomées.

A ceci près, chaque espèce pose ses problèmes propres, comme on a tenté de le résumer, pour les quatre genres principaux, dans le tableau de la page suivante.

Enfin, l'éventail ici déployé des algues planctoniques nuisibles doit être tenu pour provisoire : c'est un "état des lieux" pour l'année 1989. Il existe bien d'autres espèces nuisibles de par le monde, qui peuvent une année ou l'autre coloniser nos côtes ; et le cas de *Chrysochromulina* nous rappelle qu'une algue anodine et rare peut tout à coup devenir hautement indésirable.

Caractéristiques des quatre principalesalgues planctoniques traitées

Dinophysis *Gyrodinium* *Alexandrium* *Phaeocystis*

Classe	Dinophycées	Dinophycées	Dinophycées	Prymnésiophycées
Côtier ou océanique	Surtout côtier	côtier et océanique	côtier	côtier et océanique
"Efflores- cences"	-	+	+	+
Saison principale	été	fin du prin- temps et été	?	printemps
Toxine	DSP	à l'étude	PSP	-
Atteintes chez l'homme	diarrhée, etc.	-	paralysie	-
Autres nuisances	-	mortalités d'inver- tébrés et de poissons	-	écume, mortalités d'inver- tébrés, perturbation des pêches, production de DMS, etc.