

Découvrez les publications récentes de l'Ifremer dans le [catalogue en ligne](#) du service des éditions.
Découvrez également un ensemble de documents accessibles gratuitement dans [Archimer](#)

Programme national "Efflorescences algales marines"

Le phytoplancton nuisible des côtes de France. De la biologie à la prévention

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

Ifremer / Centre National de la Recherche Scientifique



Ifremer

Affiliations et adresses des auteurs

Catherine BELIN, Patrick LASSUS, Claire MARCAILLOU-LE BAUT : IFREMER (DEL)
Centre Ifremer de Nantes - B.P. 1049 - 44037 Nantes Cedex (France)

Brigitte BERLAND, Daniel GRZEBYK : CNRS (Centre océanologique de Marseille)
Station marine d'Endoume - rue de la Batterie des lions - 13007 Marseille (France)

Evelyne ERARD-LE DENN, Patrick GENTIEN : IFREMER (DRO/EL)
Centre Ifremer de Brest - B.P. 70 - 29263 Plouzané (France)

Frédéric PARTENSKY : CNRS (Observatoire océanologique de Roscoff)
Station Biologique - B.P. 74 - 29682 Roscoff Cedex (France)

Alain SOURNIA : CNRS (Observatoire océanologique de Roscoff)
*Laboratoire de Géologie Muséum national d'Histoire naturelle
43, rue de Buffon - 75005 Paris (France)*

Remerciements

Le programme national "Environnement" du CNRS a contribué financièrement à la réalisation de ce document.

Dans leurs fonctions respectives, MM. L. Laubier (président du comité directeur du programme national "Efflorescences algales marines"), S.-Y. Maestrini (président du comité scientifique de ce programme) et R. Piboubès (directeur du service des publications de l'IFREMER) ont bien voulu commenter le manuscrit et permettre ainsi de nombreuses améliorations sur la forme et sur le fond.

Service de la Documentation
et des Publications (S.D.P.)
IFREMER - Centre de Brest
BP 70 - 29280 PLOUZANÉ
Tél. 98 22 40 13 - Télex 940 627 F

ISBN - 2-9054 34-30-9

© Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, 1991

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	<i>L. Laubier</i>	5
SUMMARY		8
INTRODUCTION	<i>A. Sournia</i>	9
CHAPITRE 1		
LE GENRE <i>DINOPHYSIS</i> (DINOPHYCÉES)	<i>P. Lassus et C. Marcaillou-Le Baut</i>	11
Morphologie, identification et biologie		13
Le genre <i>Dinophysis</i> Ehrenberg		13
Espèces de <i>Dinophysis</i> des côtes françaises		15
Données biologiques		19
Nouvelles méthodes d'identification rapide		23
Ecologie		24
Répartition mondiale		24
Distribution de <i>D. fortii</i> dans les eaux japonaises		27
Distribution de <i>Dinophysis</i> spp. dans les eaux nord-européennes		29
Facteurs physiques : température, salinité, météorologie, advection		39
Facteurs chimiques : macro- et micronutriments		43
Intégration dans les communautés planctoniques		45
Nuisances et toxicité		47
Historique des intoxications mondiales de DSP depuis 1961		47
Pathologie des intoxications		49
Réseaux de surveillance		50
Les toxines		51
Tests biologiques de toxicité		54
Analyse chimique des toxines		57
Le test immunologique		58
Variations spécifiques de la toxicité		58
Remarques sur la toxicité et l'épidémiologie		59
Problèmes et priorités		60
CHAPITRE 2		
<i>GYMNODINIUM</i> CF. <i>NAGASAKIENSE</i> = <i>GYRODINIUM</i>		
CF. <i>AUREOLUM</i> (DINOPHYCÉES)	<i>F. Partensky, P. Gentien et A. Sournia</i>	63
Morphologie, identification et biologie		63
Biochimie et physiologie		67
Ecologie		76
Répartition de l'espèce		76
Répartition et genèse des "eaux colorées"		77
Nuisances et toxicité		79
Dommages associés aux proliférations		79
Causes possibles des mortalités		80
Problèmes et priorités		81
Causes des proliférations		81
Causes des mortalités		82

CHAPITRE 3		
ALEXANDRIUM MINUTUM (DINOPHYCÉES)	<i>E. Erard-Le Denn</i>	83
Morphologie, identification et biologie		83
Biochimie et physiologie		87
Ecologie		87
Nuisances		89
Problèmes et priorités		90
CHAPITRE 4		
LE GENRE PHAEOCYSTIS (PRYMNÉSIOPHYCÉES)	<i>A. Sournia</i>	91
Morphologie, identification et biologie		91
Biochimie et physiologie		95
Ecologie		96
Répartition mondiale		96
Les proliférations		96
L'évolution à long terme		97
Insertion dans l'écosystème pélagique		99
Nuisances et toxicité		99
Problèmes et priorités		100
CHAPITRE 5		
ESPÈCES D'APPARITION RÉCENTE		101
<i>Prorocentrum minimum</i> (Dinophycées)	<i>B. Berland et D. Grzebyk</i>	101
Morphologie, identification et biologie		103
Biochimie et physiologie		105
Production de métabolites		105
Caractéristiques écophysiological		107
Ecologie		109
Répartition géographique		109
Facteurs physicochimiques		109
Facteurs biologiques		111
Répartition verticale		111
Nuisances et toxicité		112
Problèmes et priorités		113
<i>Gyrodinium spirale</i> (Dinophycées)	<i>P. Lassus et C. Belin</i>	115
Morphologie, identification et biologie		115
Ecologie		116
Nuisances et toxicité		116
Problèmes et priorités		117
Le genre <i>Dictyocha</i> (Silicoflagellés)	<i>E. Erard-Le Denn</i>	119
Morphologie, identification et biologie		119
Biochimie et physiologie		124
Ecologie		124
Nuisances et toxicité		125
Problèmes et priorités		125
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	<i>A. Sournia</i>	127
BIBLIOGRAPHIE		133

PRÉFACE

Des intoxications humaines résultant de la consommation de coquillages ont été signalées en France depuis plusieurs siècles. Sans doute étaient-elles dues, principalement, aux conséquences de la durée du transport depuis les lieux de production jusqu'à ceux de consommation et au développement de bactéries indésirables. Aujourd'hui, où les risques bactériens et viraux sont très réduits grâce aux contrôles systématiques dans les zones de production, il faut compter avec les proliférations soudaines d'algues unicellulaires planctoniques produisant des toxines diverses qu'accumulent les animaux filtreurs comme les moules ou les huîtres. Les océanographes connaissent depuis longtemps ces phénomènes, globalement décrits sous le nom d'eaux décolorées ou, terme qui ne s'applique qu'à certaines espèces d'algues, de marées rouges. Les mécanismes qui expliquent ces manifestations soudaines sont, il faut le dire, encore incompris. Dans certains pays, ces proliférations conduisent à des effets indésirables, voire dangereux, sur la santé humaine ou sur les poissons élevés en cage flottante : c'est par exemple le cas sur les côtes américaines de l'Atlantique ou dans les eaux japonaises.

Sur les côtes de la France métropolitaine, après les mortalités massives de moules de la baie de Douarnenez en 1980, les nombreux cas d'intoxication humaine constatés au cours de l'été 1983 ont conduit les autorités à mettre en place un réseau de surveillance systématique des proliférations du Dinoflagellé *Dinophysis*, réseau dont la maîtrise d'œuvre est confiée à l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer. Ce réseau a progressivement étendu ses investigations à d'autres formes d'algues unicellulaires, à la suite notamment de la première observation sur les côtes françaises d'une forme produisant des toxines paralytiques, le Dinoflagellé *Alexandrium*.

En quelques années, les nuisances et les pertes économiques causées par les proliférations d'algues indésirables sont devenues significatives. Le développement du réseau d'observation en mer et de surveillance de la salubrité des coquillages exige, d'autre part, un approfondissement des connaissances scientifiques, tant en ce qui concerne le déterminisme océanographique des efflorescences algales que la nature exacte des toxines produites et leurs effets sur l'animal et sur l'homme.

Il convenait d'amplifier l'effort de recherche dans ce domaine. En mai-juin 1988, l'apparition brutale et l'extension rapide d'une efflorescence de *Cbrysochromulina polylepis* sur les côtes du Danemark, de la Suède et de la Norvège, entraînant des mortalités catastrophiques sur les Invertébrés marins et les élevages de Salmonidés en cage, contribua à la décision du secrétariat d'État auprès du Premier ministre, chargé de l'Environnement et de la Prévention des risques technologiques et naturels majeurs, de prendre l'initiative, en 1989, de la création d'un programme de recherche national intitulé "**Efflorescences algales marines**". Ce programme est placé sous une tutelle multiple : le secrétariat d'État chargé de l'Environnement, le ministère de la Recherche et de la Technologie, le ministère chargé de la Mer, l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer et le programme Environnement du Centre national de la recherche scientifique.

Le programme "Efflorescences algales marines" est doté de l'organisation habituelle : un comité directeur et un comité scientifique. Le comité scientifique prépare le cahier des charges des appels d'offres, puis évalue la qualité, la pertinence et l'originalité des propositions de recherche préparées par les laboratoires. Les recommandations du comité scientifique sont présentées au comité directeur qui décide, en fonction des grandes priorités et des budgets disponibles auprès des différentes tutelles, des actions à mettre en place et du niveau de financement à leur accorder. Au cours de la première année les recherches ont été délibérément orientées vers les études écologiques et écophysiological (déterminisme océanographique des proliférations, exigences écophysiological, cycle biologique des espèces d'algues, culture en laboratoire). A partir de 1990, un second volet, concernant la nature et l'origine des toxines ainsi que les études de toxicologie fondamentale et appliquée (mise au point de nouvelles méthodes de diagnostic rapide), a été créé. Il s'appuie sur un comité scientifique particulier.

L'une des premières tâches définies dans le programme "Efflorescences algales marines" était la rédaction d'une synthèse des connaissances à l'échelle mondiale sur les diverses espèces d'algues unicellulaires indésirables, réputées produire des proliférations soudaines sur nos côtes ou susceptibles de le faire. Le soin de coordonner la préparation et la rédaction finale d'un ouvrage qui, dès l'origine, se voulait le fruit de l'effort collectif des spécialistes français, a été confié à Alain Sournia. Je tiens à profiter de cette occasion pour lui exprimer ma reconnaissance devant le travail accompli : dès le printemps 1990, il était possible de publier, sous une signature collective (A. Sournia, C. Belin, B. Berland, E. Erard-Le Denn, D. Grzebyk, C. Marcaillou-Le Baut, P. Lassus et F. Partensky) une première plaquette d'information d'une trentaine de pages, "*Nuisances et intoxications causées en France par le phytoplancton et les "efflorescences" marines*" (mars 1990), diffusée à plusieurs centaines d'exemplaires auprès des administrations, des professionnels et des médias. Quelques mois plus tard, un article intitulé "*Plancton nuisible sur les côtes de France*" était publié dans la revue de vulgarisation scientifique *Pour la Science* (juillet 1990, n° 153, pp. 60-67).

Aujourd'hui, l'importante synthèse rédigée par les mêmes auteurs sous la responsabilité de A. Sournia fournit un corpus de connaissances qui permettra aux spécialistes de disposer d'une information complète et moderne sur les algues unicellulaires toxiques ou indésirables et leurs manifestations et les toxines qu'elles sécrètent et libèrent dans le milieu marin. Cette synthèse vient compléter les informations contenues dans le fascicule "*Eutrophication and algal blooms in North*

Sea coastal zones, the Baltic and adjacent areas : prediction and assessment of preventive actions" (Commission des Communautés européennes, Water Pollution Research Report 12, par C. Lancelot, G. Billen et H. Barth), à la fois plus large (eutrophisation et déficience en oxygène dissous) et plus orienté vers la prolifération à *Chrysochromulina* du printemps 1988.

Le programme national "Efflorescences algales marines" organise, au début du mois de février 1991, un premier colloque au cours duquel seront notamment abordées les liaisons avec les recherches poursuivies dans les départements et territoires d'outre-mer sur une intoxication chronique provoquée par le Dinoflagellé d'eaux chaudes, *Gambierdiscus*, la ciguatera. Ce colloque, qui comprendra plusieurs spécialistes étrangers, devrait contribuer à identifier les voies de recherche prioritaires et à évaluer les premiers résultats d'un effort national qui doit désormais rechercher un prolongement naturel dans le cadre des programmes de recherche de la Communauté européenne. C'est dans cette direction que le comité directeur du programme souhaite voir s'engager les équipes françaises, et c'est le vœu que je forme en ce début d'année 1991.

Lucien LAUBIER

président du comité directeur
du programme
"Efflorescences marines algales"

SUMMARY

As compared to some other countries, France has been relatively spared by noxious phytoplankton so far. No human death has ever been recorded if one excepts a few doubtful cases (of either planktological or bacteriological origin) at the very beginning of this century. Several types of poisoning and other damages, and seemingly more and more of them, occurred during the last ten years, however, and some highly toxic species of phytoplankton have been found recently on the coasts of France. In the present work, the different responsible organisms are reviewed as regards : identification, taxonomy, world distribution, ecology, physiology and nutrition, biochemistry, and toxicity or other nuisances. This includes different species.

1 - Several species of the dinoflagellate genus *Dinophysis*. These are either photosynthetic or nonphotosynthetic organisms, the biology of which is virtually unknown as attempts to cultivate them in the laboratory have all been unsuccessful so far. They do not form blooms, one case excepted where cell counts may reach 10^5 cells/l (Antifer harbour, close to the river Seine estuary) and a few tens cells per liter are enough to exert damages to humans after consumption of mussels (and other shellfishes in other countries). These intoxications belong to the DSP type (Diarrhetic Shellfish Poisoning), they are caused by several, duly identified toxins and amounted to several thousands intoxications per year in France before a monitoring network was set out.

2 - The dinoflagellate *Gymnodinium cf. nagasakiense*, more commonly known as *Gyrodinium aureolum* or *Gyrodinium cf. aureolum*. This photosynthetic alga commonly blooms on the coasts of Brittany and close to the hydrological fronts off Brittany. It causes damages to the natural surrounding fauna as well as to aquaculture, by means of either (a) physicochemical alteration of seawater, (b) unidentified cytotoxins of weak activity, and/or (c) the production of a group of recently identified allelopathic exotoxins of the hemolytic type.

3 - *Alexandrium minutum*, a highly poisonous dinoflagellate which belongs to the PSP type (Paralytic Shellfish Poisoning). Its occurrence and blooming have been known on the French coasts for 2-3 years. The monitoring system proved successful in preventing its damages.

4 - *Phaeocystis cf. pouchetii* (Prymnesiophyte). This alga has a particular life cycle with solitary, minute, flagellated cells alternating with colonial, non-motile, mucous-producing globules. In France, its occurrence is restricted to the very northern coasts. Its nuisances consist in foam accumulation on the beaches and in water-filtering systems of electric power plants. The spatial and inter-annual distribution of *Phaeocystis* is correlated with the increasing eutrophication caused by nutrient discharge from the N.E. Europe rivers.

5 - The dinoflagellates *Prorocentrum minimum* and *Gyrodinium spirale* and the silicoflagellate *Dictyocha spp.* These organisms have recently been recorded from the French coasts but caused little or no damage. They are known as toxic or noxious in other countries, however.

As regards long term evolution, the geographical extension, frequency and intensity of these phenomena seem to be increasing in France as they are in the rest of the world. Some conclusions and perspectives are outlined with particular attention to potential causes, diversity of the organisms, and research strategies.

INTRODUCTION

Les intoxications humaines résultant de la consommation de “coquillages” sont connues depuis plusieurs siècles en France (références in CHEVALLIER & DUCHESNE, 1851) comme en Europe (BAUTZMANN, 1689 ; MENTZEL, 1689 ; NETTER & RIBADEAU-DUMAS, 1907c ; etc.) ou en Amérique du Nord (STREETS, 1878). On suppose que la cause principale en a d’abord été bactériologique, eu égard aux conditions de transport et à l’absence de contrôles de salubrité dans le passé. Il faut compter aujourd’hui avec une autre origine, certaines algues unicellulaires planctoniques (phyto-plancton) qui causent dans notre pays jusqu’à plusieurs milliers d’intoxications par an. Sur l’importance des dommages, à défaut d’une évaluation mondiale qui reste à faire, voici quelques indices sans ordre particulier :

— 175 empoisonnements humains, dont 26 mortels, lors de la première manifestation du dinoflagellé *Pyrodinium* sur la côte pacifique de l’Amérique centrale (ROSALES-LOESSENER *et al.*, 1989) ;

— 5 décès probablement (de source officieuse) au Canada en 1987 causés par une diatomée jusque-là anodine (*Nitzschia pungens*) ;

— pertes économiques de l’industrie touristique évaluées à 15 millions de dollars lors de l’épisode de 1973-74 à *Gymnodinium breve* en Floride (HABAS & GILBERT, 1975) ;

— en France, plusieurs milliers par an d’intoxications diarrhétiques à *Dinophysis* avant la mise en place du réseau de surveillance (voir aussi les différents chapitres du présent travail et la synthèse de BELIN *et al.*, 1989) ;

— pertes économiques de l’aquaculture en Suède et Norvège causées par *Chrysochromulina* en 1988 : 10 millions d’E.C.U. (BARTH & NIELSEN, 1989) ;

— pertes économiques dans la mer intérieure de Seto (Japon) pour la période 1972-1987 : près de 20 milliards de yens (OKAICHI, 1989), soit plus d’un milliard de francs.

Ces phénomènes préoccupent aujourd’hui à juste titre, tout autant le public, les aquaculteurs, et les administrations que les scientifiques.

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 (voir le chapitre concernant *Alexandrium*) ; 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 (NETTER & RIBADEAU-DUMAS, 1907a-b).

Par ailleurs, nos exploitations aquacoles sont assez fréquemment touchées par des proliférations planctoniques qui peuvent y détruire des quantités notables de mollusques et de poissons (tel fut le cas de la moitié du stock de moules de la baie de Douarnenez en 1980) ; et l’on se souvient des conséquences de l’épisode à *Chrysochromulina* sur les élevages de salmonidés de mer du Nord en 1988, manifestation qui a bien voulu épargner nos côtes.

Un phénomène d’un autre type sévit périodiquement dans le pas de Calais : l’accumulation d’une écume nauséabonde sur les plages et obturation des canalisations d’eau de mer des installations industrielles, dues à la prolifération d’une algue unicellulaire.

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, du **Programme National "Efflorescences algales marines"**. L'une des premières tâches assignées à ce programme a été la rédaction d'une synthèse des connaissances, synthèse que voici. Celle-ci fait le point :

- sur les connaissances, françaises et mondiales, relatives aux espèces identifiées sur les côtes métropolitaines de la France ⁽¹⁾;
- sur les types de dommages et leur localisation dans le temps et dans l'espace ;
- sur les mesures prises ou à prendre dans notre pays.

⁽¹⁾ La ciguatera, ichthyotoxisme spécifique des récifs coralliens et lui aussi imputable au phytoplancton, n'est pas traitée ici ; on peut consulter à ce sujet BAGNIS (1981), BAGNIS *et al.* (1985) et ANDERSON & LOBEL (1987).

CHAPITRE 1

LE GENRE *DINOPHYSIS* (DINOPHYCÉES)

En juin 1983, plusieurs milliers de cas d'intoxications diarrhéiques consécutives à l'absorption de moules furent observées en Bretagne sud. Des analyses planctoniques et l'examen des contenus stomacaux des bivalves montrèrent la présence d'un dinoflagellé : *Dinophysis*, déjà connu à cette époque en Hollande et au Japon pour produire une toxine diarrhéique accumulable par les filtreurs. Dans le même temps, des tests identiques à ceux utilisés par les chercheurs japonais (test sur souris) se révélèrent positifs avec les moules de la baie de Vilaine, puis avec celles d'autres secteurs du sud-Bretagne.

Les recherches entreprises en 1984 ont permis d'identifier l'agent toxique comme étant majoritairement l'acide okadaïque et non la DTX1 comme au Japon. Au cours de 1986-1987, la technique d'analyse chimique de ce composé était suffisamment éprouvée pour permettre de confirmer dans tous les secteurs frappés d'interdiction la présence de cette toxine dans les mollusques. Dès 1984, le test-souris était adapté aux besoins d'un contrôle routinier et calibré par un autre test biologique permettant de fixer le seuil de salubrité pour la consommation humaine. La correspondance entre l'essai biologique et les résultats chimiques, la recherche de toxines autres que l'acide okadaïque et la mise au point d'un test immunologique plus rapide et plus sensible sont cependant toujours en cours d'étude.

Quant aux facteurs contrôlant le développement du genre *Dinophysis* en zone côtière, il est apparu très vite que le manque de données biologiques compliquait le problème. Des essais de culture sur différents milieux effectués en 1984 et 1985 n'ont pas abouti, mais ils ont permis de confirmer (par observation en microscopie électronique à transmission) la présence de chloroplastes chez *D. cf. acuminata* et, donc, de confirmer son aptitude à réaliser la photosynthèse. Les descripteurs hydrologiques suivis de 1984 à 1987 en baie de Vilaine, joints aux dénombrements cellulaires de *Dinophysis* dans l'eau, ont montré l'absence de relation directe entre les teneurs en sels nutritifs (nitrates et phosphates) et l'augmentation de la concentration cellulaire. Aucun facteur chimique "déclenchant" n'a pu être mis en évidence. Par contre, la stratification des masses d'eau, favorisée par une thermocline marquée ou par d'autres phénomènes physiques, semble toujours présente lors de ces phénomènes. Des campagnes de prélèvement au large de la Bretagne, réalisées en 1986 et 1987, ont montré la large dispersion géographique de cette espèce entre juin et août jusqu'à plus de 60 km de côtes. Des essais de modélisation mathématique de ces blooms permettent actuellement de préciser les scénarios d'apparition et les facteurs prédominants, aussi bien à partir des données de la baie de Vilaine et de l'ensemble de la Bretagne sud, que de données récemment recueillies en baie de Seine (Antifer) en 1987. Cependant, les paramètres biologiques indispensables à la pertinence de ces modèles (migration verticale, formes de résistances hivernales) ne sont encore connus que par des observations *in situ*, à défaut d'expériences *in vitro* sur les cultures.

L'importance économique des développements de *Dinophysis* en zone côtière, aussi bien en France que dans divers pays européens, incite donc à des études approfondies sur la toxicité et le comportement des espèces responsables.

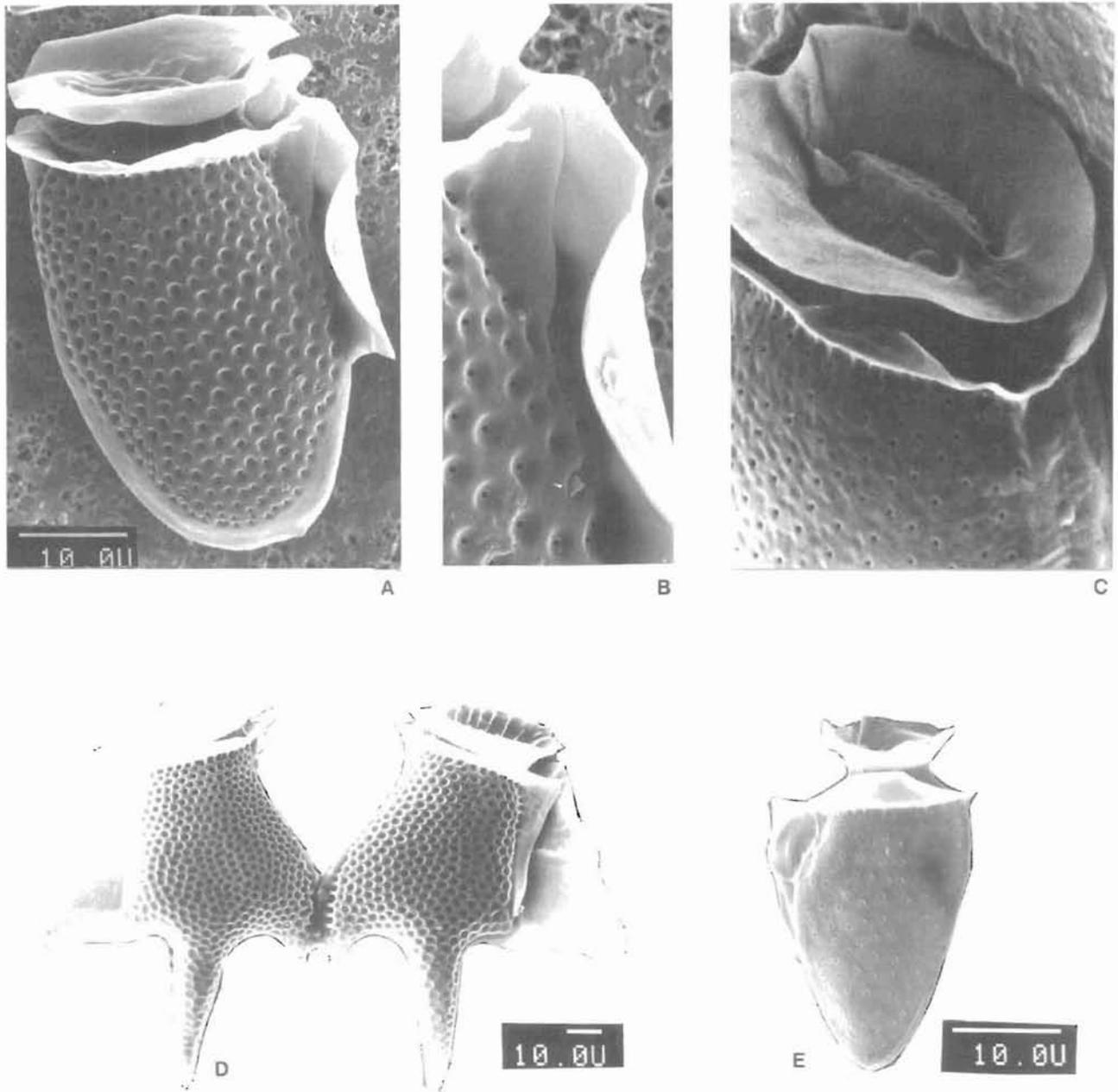


Figure 1 — Morphologie externe de *Dinophysis* (flagelles non visibles).
Détail des ailettes sulcales. (*D. sacculus*, A-B) et cingulaires (*D. cf. acuminata*, C).
Fin de division de *D. tripos* (D) et vue latérale gauche de *D. skagii* (E).

MORPHOLOGIE, IDENTIFICATION ET BIOLOGIE

Le genre *Dinophysis* Ehrenberg

On rattache ce genre à la classe des Dinophycées, ordre des Dinophysales et famille des Dinophysaceae. Il s'agit (SOURNIA, 1986) de cellules de taille petite à moyenne (30-100 μm) possédant, comme la plupart des dinoflagellés, deux sillons perpendiculaires : le cingulum (transversal) et le sulcus (vertical) ménagés dans une thèque cellulosique et abritant chacun un flagelle locomoteur (Fig. 1). Chez *Dinophysis*, deux collerettes bordent le cingulum sans guère dépasser la hauteur de l'épithèque, tandis que les ailettes sulcales, dissemblables (la gauche soutenue par trois côtes), atteignent en largeur jusqu'à la moitié du diamètre de la cellule. La distinction entre *Phalacroma* et *Dinophysis* s'étant révélée arbitraire, un seul genre a été retenu : *Dinophysis* (ABÉ, 1967b ; BALECH 1971, 1976) ; toutefois HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) reprennent la distinction primitive *Dinophysis/Phalacroma* en distinguant ces deux genres par leurs caractères néritique et photosynthétique pour le premier, océanique et hétérotrophe pour le second.

Environ 200 espèces sont relevées dans la littérature, mais plusieurs ne présentent qu'une description sommaire faisant rarement état de la variabilité des contours ou des expansions ; la "tabulation" (forme et dispositions mutuelles des plaques cellulosiques) n'a été décrite que dans très peu de cas. Les principaux critères de la diagnose (SOURNIA, 1986) sont la taille et la forme de la cellule, la morphologie comparée des plaques cingulaires C_1 et C_4 et des plaques hypothécales H_1 et H_4 , ainsi que la forme de la plaque sulcale postérieure (Sp) (Fig. 2). De fait, certaines espèces possédant des cornes ou épines antapicales, comme *D. tripos*, *D. caudata*, *D. hastata*, pourront être reconnues relativement aisément, de même que d'autres espèces à morphologie caractéristique (*D. acuta*, *D. fortii*, *D. norvegica*, *D. rotundata*). Cependant, une variabilité intraspécifique importante rend difficile l'identification de bon nombre de cellules proches par la taille et le contour de *D. acuminata*. La division cellulaire par scission binaire donne deux cellules-filles connectées quelque temps par la suture dorsale et faciles à observer dans les prélèvements phytoplanctoniques (Fig. 1d) ; chez une espèce tropicale (*D. miles*), les cellules peuvent même rester attachées en rosette au niveau du "pont mégacytique dorsal" (TAYLOR, 1987).

Pour ce qui est la variabilité intraspécifique de taille de ces organismes, SOLUM (1962) a montré que les cellules de *D. lachmannii* (= *D. acuminata*) étaient plus longues à faible salinité ; de même, des températures basses provoqueraient les mêmes effets (Fig. 3).

La convexité dorsale de l'hypothèque et l'ornementation de cette dernière (surface aréolée, ponctuée ou lisse) ne permettent pas une identification facile, ces caractères étant variables. Ainsi, chez *D. acuminata*, les plaques de l'hypothèque sont le plus souvent faiblement convexes en vue latérale et ventrale (DODGE, 1982) mais peuvent également être droites. En mer du Nord, cette espèce, selon LARSEN & MOESTRUP (1989), peut être confondue avec *D. ovum* et *D. punctata*. Enfin, une petite forme, souvent présente lors de blooms à *Dinophysis* sur les côtes françaises, est décrite comme *D. skagii* (Fig. 1) par plusieurs auteurs (SOLUM, 1962 ; BALECH, 1976 ; DODGE, 1982), mais pourrait être une forme aberrante de *D. acuminata*.

Plusieurs espèces sont aujourd'hui considérées comme toxiques, ce qui rend plus aigu encore le problème de la diagnose. Bien que DODGE (1982) écrive qu' "aucune toxicité ou bioluminescence n'est associée avec les membres de ce genre", LARSEN & MOESTRUP (1989) recensent officiellement comme espèces toxiques *D. acuminata*, *D. acuta* et *D. norvegica* dans les eaux danoises. Seule *D. acuminata* a été décrite comme responsable d'intoxications diarrhéiques sur les côtes hollandaises. Il est à noter que les travaux menés ces dix dernières années par les Japonais aboutissent à un nombre d'espèces beaucoup plus élevé et que, le plus souvent, deux à trois espèces différentes sont concomitantes lors des blooms toxiques sur les côtes scandinaves ou espagnoles.

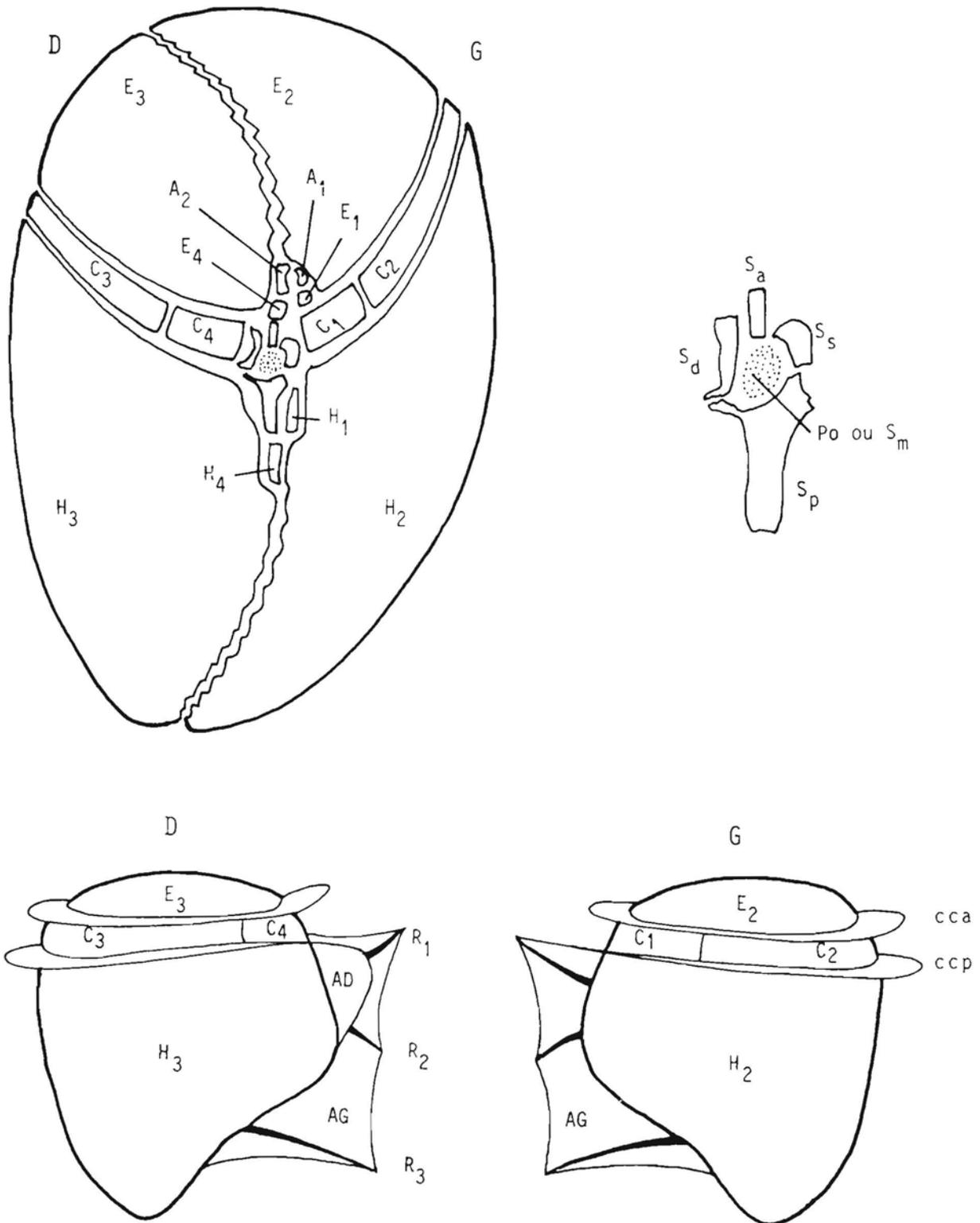


Figure 2 — En haut à gauche, organisation générale des Dinophysales en vue ventrale et légèrement “éclatée” (ni les collerettes, ni les ailettes ne sont représentées).

A₁ et A₂ : plaques apicales ; E₁ à E₄ : plaques épithécales ; C₁ à C₄ : plaques cingulaires ; H₁ à H₄ : plaques hypothécales ; G et D : gauche et droite. A droite, détail des plaques sulcales. S_a, S_d, S_p, S_m et S_s : sulcales antérieure, droite, postérieure, médiane et gauche ; p_o : pore flagellaire).

En bas, *Dinophysis* en vues latérales droite (D) et gauche (G) ; mêmes symboles que précédemment avec, en outre : cca, ccp : collerettes cingulaires antérieure et postérieure ; AD et AG : ailettes sulcales droite et gauche, la seconde sous-tendue par les épines R₁ à R₃. In SOURNIA, 1986.

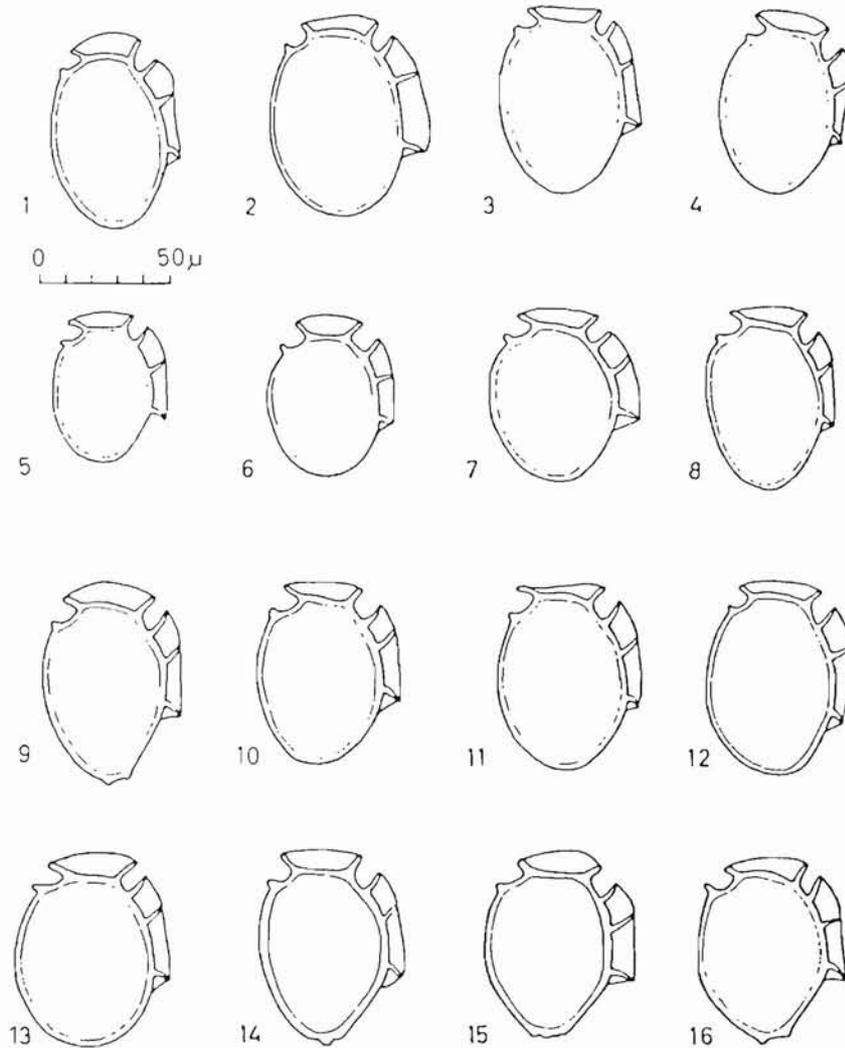


Figure 3 — Variations morphologiques des cellules de *D. lachmannii* dans le fjord d'Oslo.
1 : Frognerkilen, 2-4 : fjord d'Oslo, 5-16 : fjord de Tonsberg. In SOLUM, 1962.

Espèces de *Dinophysis* des côtes françaises

Un rapide examen des *Dinophysis* recensés sur nos côtes entre 1920 et 1983 (Tabl. 1) fait apparaître un nombre restreint d'espèces dont la répartition est soit large (*D. acuminata*), soit limitée à la zone méditerranéenne (*D. sacculus*). Pourtant, des observations comparées, réalisées en 1984 (Y. FUKUYO, *comm. pers.*) sur des échantillons français, hollandais et japonais de *D. acuminata*, permettaient d'affirmer que l'espèce japonaise (à cingulum étroit, convexité dorsale marquée et taille plus petite que les espèces européennes) se distinguait nettement des organismes prélevés en baie de Seine ou en baie de Vilaine. Des examens plus approfondis ont été aimablement réalisés plus tard par E. BALECH à deux reprises (1986 et 1987) sur des échantillons de Manche, Atlantique et Méditerranée (Fig. 4). Le résultat de ces examens est rapporté dans le tableau 2. L'espèce d'Antifer, représentative de la baie de Seine, est un peu plus grande que *D. acuminata* avec une courbure dorsale de l'hypothèque peu convexe et une ailette sulcale gauche typique qui ferait peut-être conclure à une nouvelle espèce (E. BALECH, *comm. pers.*). Enfin, les caractères permettant de distinguer *D. sacculus* et *D. acuminata* seraient essentiellement la convexité postérieure avec une apophyse gauche beaucoup plus développée chez *D. acuminata*. Quelques échantillons préparés en microscopie électronique à balayage (MEB) sont présentés sur la figure 5 et donnent une idée de la variation morphologique observable au moment des efflorescences de *Dinophysis* sur les côtes françaises.

Tableau 1 : Répartition géographique française de quelques espèces fréquentes de *Dinophysis* selon différents auteurs.

Auteurs	Lieux et années	<i>D. acuminata</i>	<i>D. fortii</i>	<i>D. sacculus</i>	<i>D. acuta</i>	<i>D. rotundata</i>
	<u>Manche, mer du Nord</u>					
SCHODDUYN (1926)	Baie d'Ambleteuse	-	-	-	-	+
LAFON <i>et al.</i> (1955)	Baie de Seine	+	-	-	-	-
	(1951, 1952, 1953)					
ERARD (1977)	Flamanville	-	-	-	+	-
	(1976-77)					
GROSSEL (1981)	Paluel (1979)	-	-	-	+	-
RYCKAERT (1983)	Penly (1978-80)	+	-	-	-	-
VU-DO et HOUSSEMAINE (1980)	Estuaire de Seine	+	-	-	-	-
	(1978-1979)					
PAULMIER (1969)	Rivières de Morlaix et de la Penzé	+	-	-	-	-
	(1963 à 1966)					
	<u>Atlantique</u>					
FAURÉ-FRÉMIET & PUIGAUDEAU (1923)	Baie du Croisic	-	-	-	+	+
PAULMIER (1972)	Rivière d'Auray	+	+	-	+	-
	(1967 à 1970)					
GRALL (1977)	Erdeven (1976)	+	-	-	+	+
RYCKAERT (1981)	Plogoff (1979)	+	-	-	-	-
QUEGUINER (1982)	Rade de Brest	+	-	-	-	-
	(1981 et 1982)					
	<u>Méditerranée</u>					
PAVILLARD (1936)	Golfe du Lion	-	+	+	+	-
	(1909 et 1910)					
DEVÈZE (1959)	Golfe de Marseille	-	-	+	-	-
	(1955)					
TRAVERS (1962)	Golfe de Marseille	-	+	+	+	-
	(1962)					

Tableau 2 : Identification de quelques échantillons de *Dinophysis* des côtes françaises (E. BALECH, *comm. pers.*).

Côte méditerranéenne	<i>Dinophysis pavillardii</i> , <i>D. sacculus</i>
Baie de Vilaine	<i>Dinophysis sacculus</i> , <i>D. rotundata</i> , <i>D. exigua</i> , <i>D. cf. norvegica</i>
Port d'Antifer	<i>Dinophysis skagii</i> , <i>D. rotundata</i> , <i>D. acuminata</i>
Bretagne sud (campagne 1986)	<i>Dinophysis sacculus</i> , <i>D. acuminata</i> , <i>D. rotundata</i>
Baie de l'Aiguillon	<i>Dinophysis acuminata</i>

Plusieurs taxons seraient donc en cause : *D. lachmannii* (Charente, 1987 et Douarnenez, 1986), *D. sacculus* (baie de Vilaine, 1985) *D. cf. norvegica* (baie de Vilaine, 1987) et *D. cf. acuminata* (Antifer, 1986), que ce soit pour caractériser l'espèce dominante lors d'un "bloom" ou bien pour indiquer la pluri-spécificité de ces phénomènes. Il semble que ces différentes espèces appartiennent à un groupe considéré par KOFOJD & SKOGSBERG (1928) comme "très difficile à délimiter".

Il reste que les critères utilisés pour la détermination de ces espèces varient selon les auteurs. Si la morphométrie a été utilisée très tôt (SCHILLER, 1937) et est encore largement utilisée aujourd'hui pour ce genre (longueur totale, distance entre les rayons de l'ailette sulcale gauche), il semble que les critères liés à la mesure de la taille traduisent simplement les très grandes variations observables en fonction de la saison (SOLUM, 1962) et du lieu de prélèvement. Ces variations ressortent clairement du tableau 3 et apparaissent également dans les quelques mesures réalisées sur des échantillons de baie de Vilaine en 1986.

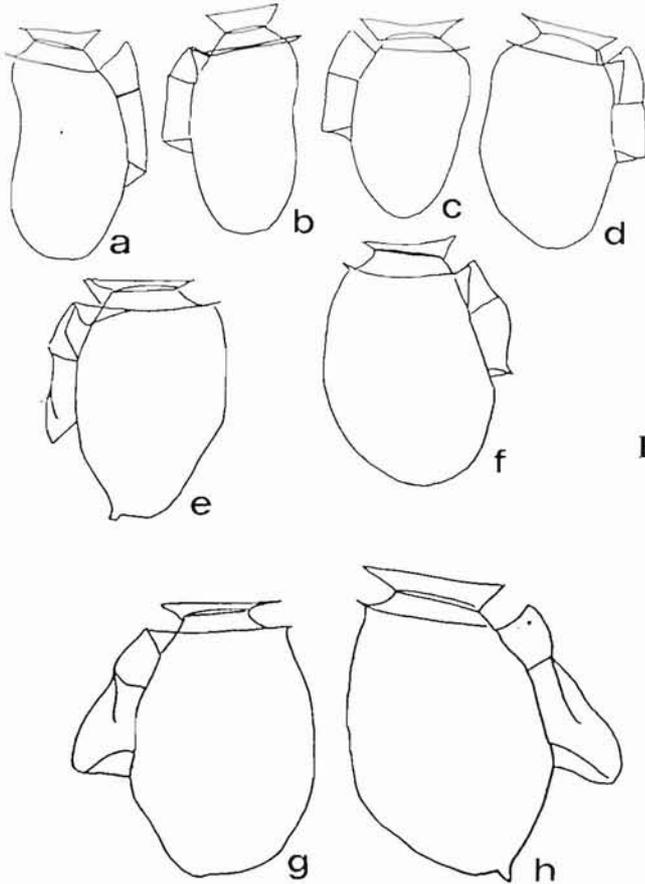


Figure 4 — *Dinophysis* des côtes françaises :
 a et b, *D. pavillardii* (Méditerranée)
 c et d, *D. sacculus* (baie de Vilaine)
 e, *D. acuminata* (Charente-Maritime)
 f, *D. cf. acuminata* (port d'Antifer)
 g et h, *D. cf. norvegica* ? (baie de Vilaine)
 Dessins inédits de E. BALECH

Tableau 3 : Dimensions en μm de quelques espèces de *Dinophysis* selon ABÉ (1967), BALECH (1976), FUKUYO (1981), DODGE (1982) et BURNS & MITCHELL (1982).

L : longueur totale ; l : largeur ; R₁-R₂ et R₂-R₃ : distances entre les trois épines sulcales gauches.

Espèces	L	l	R1-R2	R2-R3	Ailette sulcale gauche
<i>Dinophysis acuminata</i>	42 - 43 38 - 51 38 - 45 38 - 58 25 - 47	15 - 22 36 - 48	6 - 8,5	9 - 12	0,6 L
<i>Dinophysis sacculus</i>	48 - 60	26 - 36			0,4 - 0,5 L
<i>Dinophysis skagii</i>	38,5	18	6	12	0,5 L
<i>Dinophysis fortii</i>	42 - 76 60 - 68	26 - 54 33 - 40			
<i>Dinophysis acuta</i>	65 - 75 54 - 94 50 - 80	22 - 27 43 - 60 30 - 55	11 - 14	18 - 22	
<i>Dinophysis dens</i>	52 - 59 50 - 59	11 - 12	12 - 17,5		

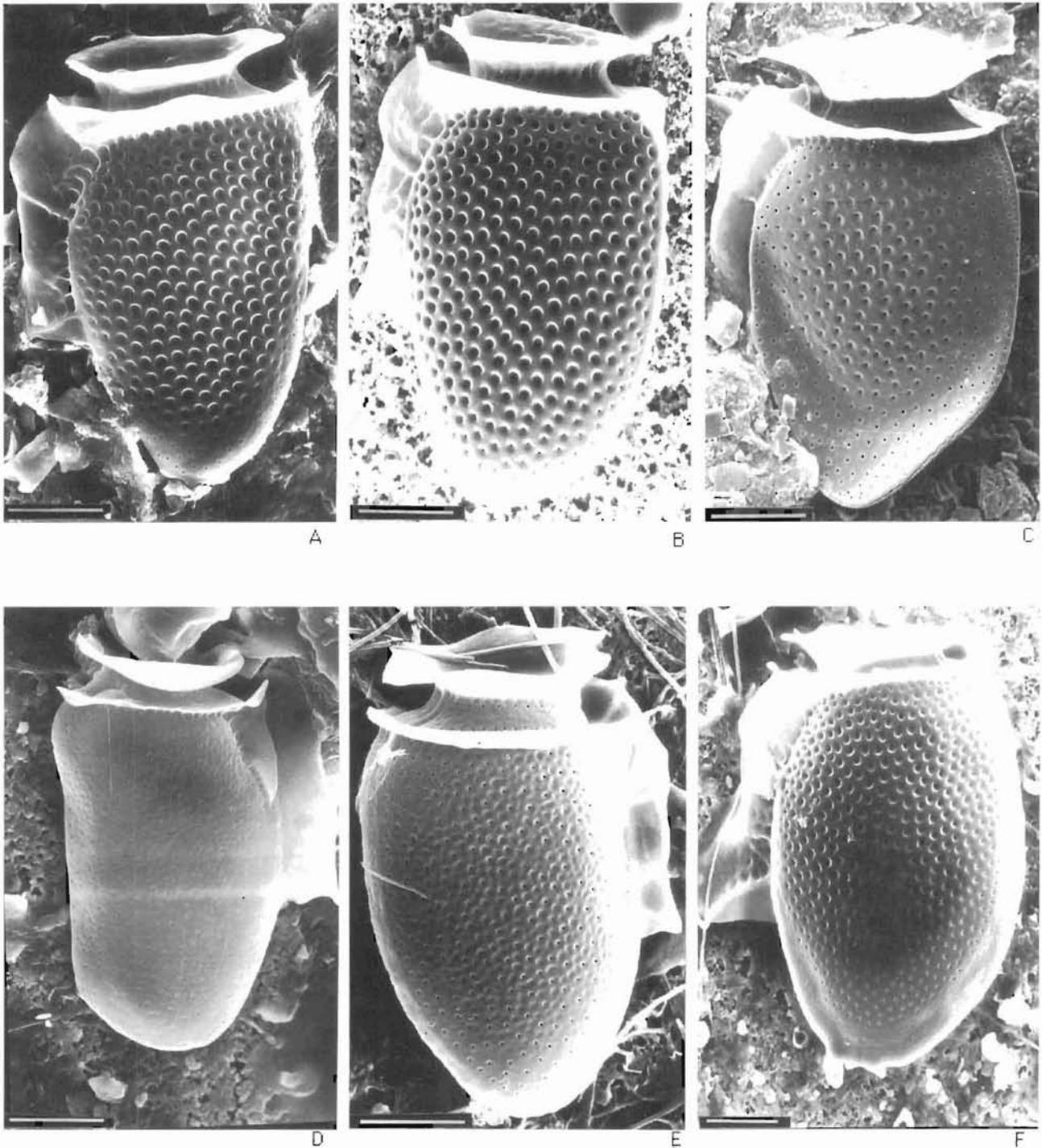


Figure 5 — Quelques espèces de *Dinophysis* du “groupe *acuminata*” provenant de différents secteurs des côtes françaises
a, *D. sacculus* (Le Chapus, 1988) ; b, *D. sacculus* (Gruissan, 1987) ; c, *D. norvegica* (Arcachon, 1986) ;
d, *D. reniformis* (anse de Carteau, 1985) ; e, *D. cf. acuminata* (Antifer, 1987) ;
f, *D. cf. acuminata* (baie de Vilaine, 1987).

Cependant, d'autres auteurs (BALECH, 1976 ; ADACHI & IRIE 1981 ; SOURNIA, 1986) préfèrent s'en tenir aux informations obtenues après dissection des plaques sulcales, ce qui requiert une étude morphologique poussée difficilement accessible à des agents chargés de contrôler de façon routinière les densités de *Dinophysis* dans les eaux des zones conchylicoles. C'est pourquoi le réseau de surveillance mis en place en France à partir de 1984 ne prend actuellement en compte que les dénombrements totaux des espèces relevant du genre *Dinophysis*, le "groupe *acuminata*" s'étant toujours révélé dominant lors des blooms côtiers alors que des espèces comme *D. rotundata* et *D. tripos* sont peu représentées, voire rares dans le plancton côtier. A titre indicatif, nous reproduisons néanmoins (Tabl. 4) une clé de détermination des espèces de *Dinophysis* de la Manche.

Tableau 4 : Clé de détermination des espèces de *Dinophysis* (traduit de DODGE, 1982).

1	a. Cellule avec une membrane postérieure, avec ou sans épine → 2
	b. Cellule avec une hypothèque pointue ou arrondie avec ou sans petites protubérances "bossues" → 3
	c. Cellule avec une hypothèque étirée en un large diverticule antapical effilé simple ou double ; ailette sulcale gauche large → <i>D. caudata</i>
2	a. Épithèque clairement visible, non masquée par l'ailette antérieure. Membrane postérieure relativement petite → <i>D. mucronata</i>
	b. Épithèque masquée par une ailette cingulaire antérieure en gouttière. Membrane postérieure large et pouvant être supportée par une côte → <i>D. hastata</i>
3	a. Cellule avec l'ailette sulcale gauche non supportée par des côtes. Petites espèces avec l'épithèque clairement visible → 4
	b. Cellule avec l'ailette sulcale gauche supportée par trois côtes → 5
4	a. Épithèque crénelée en vue latérale ; sulcus débordant sur l'épithèque → <i>D. nasutum</i>
	b. Épithèque arrondie et lisse ; sulcus ne débordant pas sur l'épithèque → <i>D. contracta</i>
5	a. Cellule dont la plus grande largeur est sous le centre de l'hypothèque → <i>D. acuta</i>
	b. Cellule en pointe à partir de la partie médiane ou convexe de façon symétrique en vue latérale → 6
6	a. Cellule avec une épithèque arrondie visible au-delà de l'ailette cingulaire antérieure → 7
	b. Cellule avec l'épithèque cachée par l'ailette cingulaire antérieure → 8
7	a. Corps sphérique, couvert de pores, ailette sulcale gauche étroite. Cingulum relativement large, profondément creusé < 36 µm de long → <i>D. pulchella</i>
	b. Aplati latéralement, avec une ailette sulcale gauche de taille moyenne, < 36 µm de long → <i>D. rotundata</i>
8	a. Hypothèque anguleuse ; non arrondie → 9
	b. Hypothèque arrondie ou pouvant avoir de petites protubérances antapicales → 10
9	a. Cellule avec des côtes de l'hypothèque plus ou moins parallèles. Ailette sulcale gauche longue et supérieure au 3/4 de la longueur de l'hypothèque → <i>D. dens</i>
	b. Ailette sulcale gauche inférieure au 3/4 de l'hypothèque. Cellule plus large au centre. Bord ventral des plaques hypothécales principales concave → <i>D. norvegica</i>
10	a. Cellule beaucoup plus longue que large avec ou sans protubérances postérieures → <i>D. acuminata</i>
	b. Cellule ovoïde ou arrondie postérieurement → 11
11	a. Ailette sulcale gauche non infléchie vers la droite. Plus grande largeur au centre de l'hypothèque → <i>D. ovum</i>
	b. Ailette sulcale gauche infléchie vers la droite → 12
12	a. Cellule petite (< 40 µm) régulièrement ovale → <i>D. punctata</i>
	b. Cellule plus large (> 40 µm) surtout près de l'extrémité antérieure → <i>D. recurva</i> .

Données biologiques

L'examen microscopique de différentes espèces de *Dinophysis* montre généralement un noyau large situé dans l'hypothèque, parfois une pusule et des chromatophores. Des stades mégacytiques peuvent être fréquemment rencontrés. Les chloroplastes, comme on l'a vu, sont soit présents, soit absents ; lors d'observations de cellules vivantes et très mobiles de *Dinophysis* cf. *acuminata* en provenance d'Antifer, la variation individuelle du nombre de ces organites était importante. Les trichocystes typiques sont absents chez *D. acuminata* et sont remplacés par des organites différents, les rhabdosomes (VESK & LUCAS, 1986) ; lorsque les chloroplastes sont confinés dans les parties antérieures et postérieures de l'hypothèque, il est facile d'observer au grossissement x 1 000 des amas fibrillaires correspondant à ces rhabdosomes (Fig. 6). Les chloroplastes ont été étudiés en microscopie électronique à transmission (MET) par DURAND-CLEMENT *et al.* (1988), SCHNEPT &

ELBRÄCHTER (1988) et HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) ; ils présentent ou non, selon les auteurs et selon les espèces, l'ultrastructure typique des Dinoflagellés. Leur fréquente coloration orange en épifluorescence correspond à la présence de phycobilines ; la coloration rosée observée par GEIDER & GUNTHER (1989) chez *D. norvegica* est attribuée par ces auteurs à des phycoérythrine. Pour SCHNEPF & ELBRÄCHTER (1988), l'origine endosymbiotique (Cryptophycées) des chloroplastes par phagocytose et perte des membranes est évidente, au moins pour toutes les espèces de *Dinophysis* photosynthétiques (Tabl. 5) excepté *D. fortii*. HALLEGRAEFF & LUCAS (1988) proposent une spéciation reposant sur le type et la présence des chloroplastes (Fig. 7).

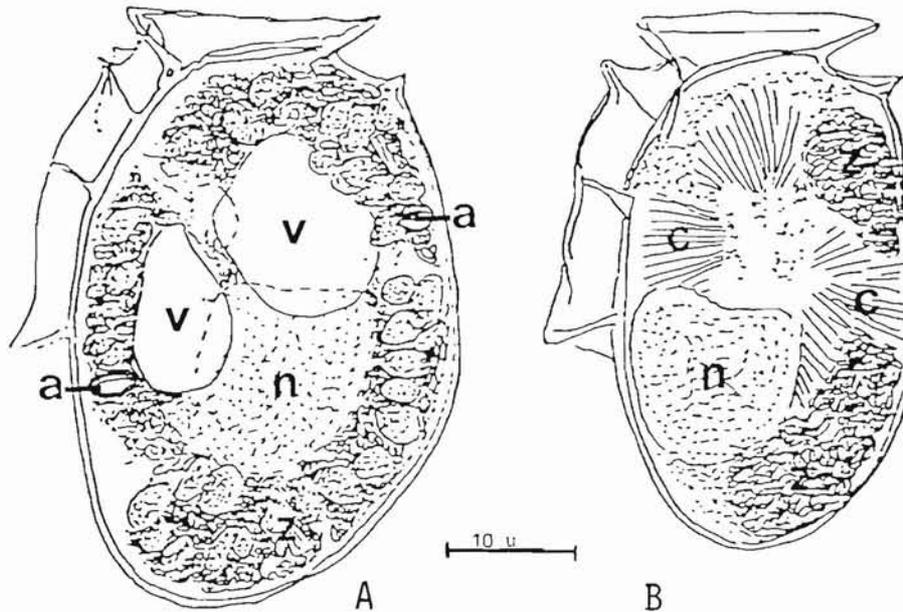


Figure 6 — Schéma de deux cellules vivantes de *Dinophysis* cf. *acuminata* en vue latérale, provenant d'Antifer (d'après microphotographies).

A : cellule très mobile, B : cellule peu mobile (observée après quelques jours de maintien de l'échantillon au laboratoire), n : noyau, v : grosse vacuole (organe d'osmorégulation), a : grain coloré par le Lugol, z : zone pigmentée (zone plastidiale ?), c : rhabdosomes.

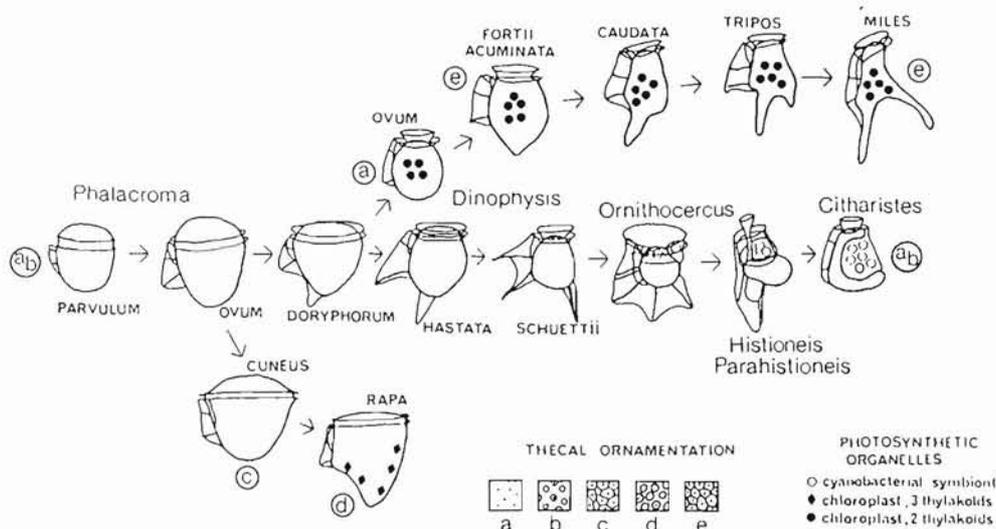


Figure 7 — Relations phylogéniques possibles entre les espèces et genres de Dinoflagellés dinophysoïdes (vues latérales, mais échelles différentes).

La plus grande part de la spéciation se trouve chez les espèces non photosynthétiques et conduit à des genres tropicaux très ornementés avec des cyanobactéries symbiotiques. La lignée photosynthétique est réduite aux espèces de *Dinophysis* aplaties bilatéralement. *Phalacroma rapa* pourrait représenter une lignée isolée d'espèces faiblement photosynthétiques qui auraient acquis des Chrysophycées endosymbiotiques (in HALLEGRAEFF & LUCAS, 1988).

Selon HALLEGRAEFF & LUCAS (1988), les espèces côtières formant des blooms telles que *D. acuminata* et *D. fortii* sont de vrais dinoflagellés photosynthétiques, les cellules en phase de croissance contenant de nombreux chloroplastes brun-rouges alors que les cellules sénescents ont une pigmentation réduite avec les plastides agrégés en une masse centrale orangée. Des blooms à dominance de ces deux espèces dans les eaux de Tasmanie contenaient de la péricidine, pigment typique des dinoflagellés, mais aucune vacuole digestive n'a pu être mise en évidence.

Tableau 5 : Classification des espèces de *Dinophysis* en fonction de la présence ou de l'absence de chloroplastes (SCHNEPF & ELBRÄCHTER, 1988).

Avec fluorescence du type Cryptophycées	Pas de chloroplastes
<i>D. acuminata</i> Claparède et Lachmann	<i>D. argus</i> (Stein) Abé
<i>D. acuta</i> Ehrenb.	<i>D. circumscuta</i> (Karsten) Balech
<i>D. antarctica</i> Balech	<i>D. contracta</i> (Kof. et Skogsb.) Balech
<i>D. arctica</i> Mereschk.	<i>D. cornuta</i> (Peters) Balech
<i>D. boehmii</i> Paulsen	<i>D. cuneus</i> (Schütt) Abé
<i>D. caudata</i> Saville Kent	<i>D. doryphorum</i> (Stein) Abé
<i>D. meteori</i> Böhm	<i>D. odiosa</i> (Pavill.) Tai & Skogsb.
<i>D. norvegica</i> Clap et Lachm.	<i>D. porodictyum</i> (Stein) Abé
<i>D. ovum</i> Schütt	<i>D. pulchella</i> (Lebour) Balech
<i>D. punctata</i> Jörgensen	<i>D. pusilla</i> Joergensen
<i>D. simplex</i> Böhm	<i>D. rapa</i> (Stein) Balech
<i>D. tripos</i> Gourret	<i>D. reticulata</i> (Kofoid) Balech
<i>D. truncata</i> Cleve	<i>D. rotundata</i> Clap et Lachm.
<i>D. tuberculata</i> Mangin	<i>D. schuettii</i> Murray et Whitting
	<i>D. tenuivelata</i> Balech
	<i>D. uracantha</i> Stein

En dehors des chloroplastes, des globules très colorés en brun après fixation au lugol acétique sont souvent présents chez *D. acuminata* et *D. sacculus* et sont probablement de nature lipidique, les cellules étant généralement pauvres en réserves d'amidon.

Ce bref aperçu cytologique montre la diversité du groupe étudié. Par ailleurs, un problème sous-jacent a été soulevé par SCHNEPF & ELBRÄCHTER (1988) : y a-t-il une relation entre la toxicité de certaines espèces et la présence de pigments photosynthétiques ? Comme nous le verrons plus loin, ce critère n'est pas convaincant puisque *D. rotundata*, espèce sans chloroplastes, produit une toxine diarrhéique (DTX). Enfin les exigences nutritives des principales espèces de *Dinophysis* responsables de blooms côtiers (*D. acuminata*, *D. acuta*, *D. fortii*) sont difficiles à préciser dans la mesure où les essais de mise en culture de ces organismes ont échoué jusqu'à aujourd'hui et que, d'autre part, le caractère strictement autotrophe de ces organismes n'est pas établi.

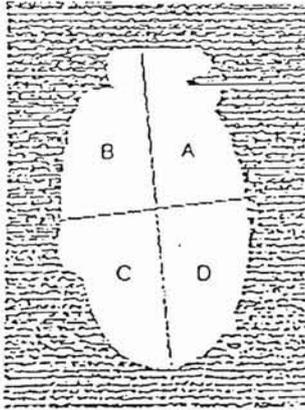


Figure 8 — Image binaire de *D. acuminata* partagée en quatre quadrants (in ISHIZUKA *et al.*, 1986).

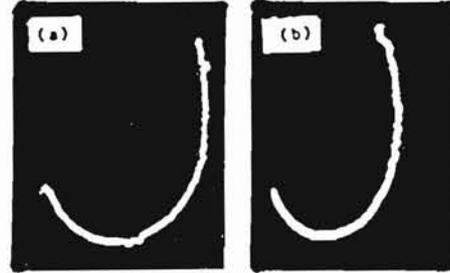


Figure 9 — Profils caractéristiques de *D. fortii* (a) et de *D. acuminata* (b) (in ISHIZUKA *et al.*, 1986).

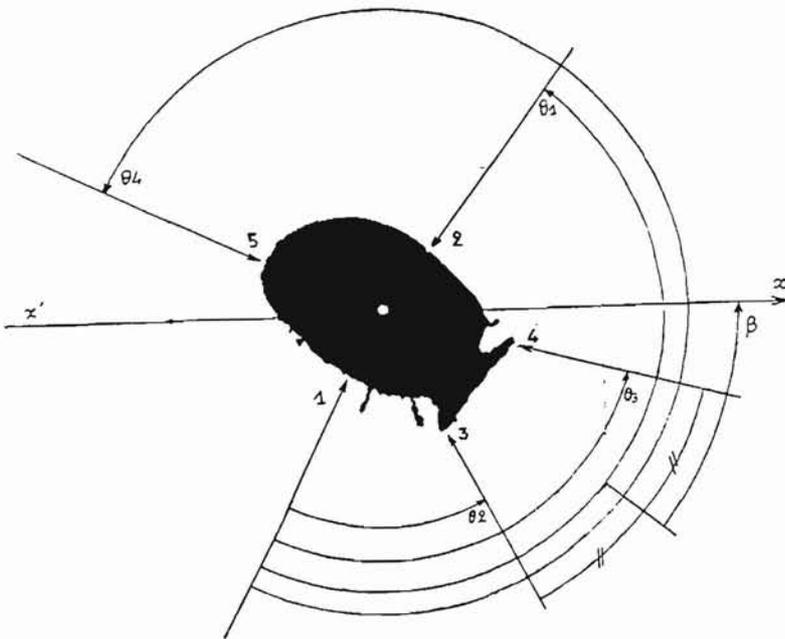


Figure 10 — Attributs et points caractéristiques sur un objet binaire (*D. cf. acuminata*) obtenu à partir d'une image microscopique (in CROCHEMORE, 1987).

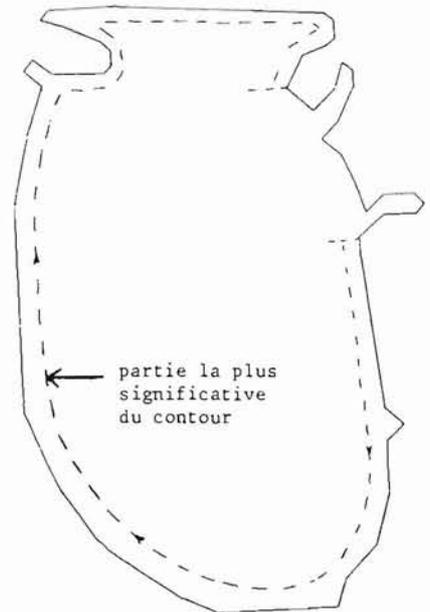


Figure 11 — Approximation polygonale du *Dinophysis* traité sur la figure 10 (in CROCHEMORE, 1988).

Sur le cycle biologique, peu de choses sont connues. La production éventuelle d'un kyste ou d'une forme de résistance hivernale reste à démontrer, sous la réserve d'observations toutes récentes de S. FRAGA et M.A. SAMPAYO sur *D. acuta* et *D. tripos*. Des examens de sédiments en baie de Vilaine n'ont pas permis d'observer de telles formes de dormance et des expériences récentes de germination avec stress thermique sur des sédiments de même origine n'ont pas permis de déceler des formes mobiles de *Dinophysis* alors que les kystes d'autres Dinoflagellés identifiés en baie de Vilaine produisaient des cellules végétatives après ce traitement. Dans la littérature, une seule mention est faite d'un kyste fossile attribuable hypothétiquement à une Dinophysale (GOODMAN, 1987) et qui appartiendrait au genre *Ternia*. On sait, par contre, que quelques cellules peuvent subsister l'hiver dans les baies côtières à des concentrations très faibles (moins de 5 cellules/l). C'est le cas, au Japon, de *D. fortii* en baie de Mutsu (OZAKA, 1985) et en France, de *D. sacculus* (MAGGI *et al.*, 1988) en baie de Vilaine. Il faut noter cependant que *D. fortii* prolifère l'été au Japon dans les zones semi-fermées côtières après un apport du large et que, selon les auteurs japonais, les cellules "piégées" dans les eaux froides profondes des baies ne joueraient aucun rôle dans le bloom de fin de printemps.

Aucune reproduction sexuée n'est décrite chez les Dinophysales; tout au plus peut-on s'interroger sur le rôle des "petites formes" attribuées à *D. skagii* (voir plus haut). Cependant, des petites formes résultant de stades en division de *D. acuta* ont été récemment observées en Nouvelle-Zélande (MACKENZIE, 1990).

Nouvelles méthodes d'identification rapide

Dans la mesure où la diagnose des *Dinophysis* du "groupe *acuminata*" pose des problèmes délicats et que les dénombrements estivaux sur les côtes françaises emploient plusieurs dizaines d'agents de contrôle dans le cadre du réseau de surveillance, l'orientation des recherches vers des méthodes de détection rapide est devenue une nécessité. Trois types de méthodes dites "rapides" d'identification peuvent être envisagées : 1) immunologiques, 2) cytofluorimétriques et 3) par analyse d'image.

Dans le premier cas, une quantité importante de cellules isolées (ou une culture) est nécessaire pour obtenir des anticorps spécifiques. Une alternative consiste à obtenir une sonde nucléique à partir de quelques milliers de cellules et à extraire à partir de l'eau de mer l'ADN des *Dinophysis* pour une détection ultérieure par la technique ELISA (Enzyme Linked Immunosorbant Assay) (KATO *et al.*, 1976). La cytofluorimétrie pourra être utilisée dans la mesure où la taille et la fluorescence naturelle des cellules auront été déterminées sur une culture. Les deux premières méthodes n'ont pas fait l'objet d'études appliquées dans le cas de *Dinophysis*, alors que la troisième a été testée parallèlement en France et au Japon.

ISHIZUKA *et al.* (1986) décrivent un système automatique de reconnaissance de forme appliqué à deux espèces de *Dinophysis* : *D. fortii* et *D. acuminata*. Dans un premier temps, les auteurs procèdent à une analyse structurale d'une image binarisée et noircie par "remplissage" des contours et des zones claires de l'objet. Compte tenu de la forme elliptique du *Dinophysis*, cette image est divisée en quatre quadrants par les axes horizontaux et verticaux (Fig. 8). A partir d'un calcul de probabilité sur la position respective de ces quadrants, il est possible de distinguer le genre *Dinophysis* d'autres genres phytoplanctoniques. Cependant, les auteurs précisent que les cellules mêlées à des débris organiques ou superposées ne sont pas "reconnues". Dans un deuxième temps, par analyse de la courbure dorsale de l'hypothèque au moyen de descripteurs de Fourier modifiés, il est également possible de distinguer *D. fortii* de *D. acuminata* (Fig. 9). En France, une étude a été réalisée par CROCHEMORE (1988) sur *D. cf. acuminata*. Les résultats obtenus avec une analyse discriminante et une analyse structurale ont été comparés.

— Dans le premier cas (Fig. 10), des points caractéristiques sont déterminés sur le contour de la cellule et l'ensemble des angles réalisés par les segments joignant ces points au barycentre permet d'établir une fonction discriminante assimilant le contour à un vecteur.

— Dans le deuxième cas, le contour cellulaire est identifié à une forme polygonale (Fig. 11) et l'image est assimilée à une "phase" codée, chaque code correspondant à une direction centripète (extrémité d'un segment du contour vers le barycentre). L'analyse structurale a permis de reconnaître 95 % des *Dinophysis* dénombrés.

Ces différentes méthodes sont opérationnelles et efficaces dans des conditions idéales : préparation microscopique peu chargée en particules détritiques, *Dinophysis* tous positionnés en vue latérale, nombre d'espèces limité à celles du "groupe *acuminata*". En pratique, un certain nombre de difficultés restent à résoudre, les premières inhérentes à l'échantillon (pourcentages élevés de *Dinophysis* posés en vue ventrale ou ayant pivoté autour de l'axe longitudinal), les secondes ayant trait à la mécanisation du système de lecture (automatisation du déplacement de la platine et recherche d'un nombre de champs microscopiques représentatif).

Tableau 6 : Nombre d'espèces de *Dinophysis* recensées en différentes parties de l'océan mondial.

Localités	Auteurs	<i>Dinophysis</i>
Eaux tempérées		
Iles Britanniques	DODGE (1982)	9
Eaux côtières japonaises	ABÉ (1967)	14
	FUKUYO (1981)	8
Eaux côtières N. Zélande	BURNS & MITCHELL (1982)	7
Eaux côtières australiennes	HALLEGRAEFF & LUCAS (1988)	6
Eaux tropicales et subtropicales		
Pacifique tropical	KOFOID & SKOGSBERG (1928)	19
Méditerranée	JÖRGENSEN (1923)	19
Golfe du Mexique	STEIDINGER & WILLIAMS (1970)	9
Océan Indien	TAYLOR (1976)	12
Eaux australiennes	HALLEGRAEFF & LUCAS (1988)	11

ÉCOLOGIE

Répartition mondiale

Le genre *Dinophysis* est largement représenté dans presque toutes les mers du globe et en particulier en zones côtières. Nous nous limiterons, compte tenu du nombre d'espèces important en zones tropicales et subtropicales (Tabl. 6), aux quelque dix espèces impliquées dans des manifestations toxiques ou reconnues toxiques après analyses chimiques (Tabl. 7). Ces différentes espèces ne sont pratiquement jamais associées à des phénomènes d'eaux colorées. Les concentrations cellulaires atteignent tout au plus, pendant le maximum saisonnier, $10-20 \cdot 10^3$ cellules/l, exceptionnellement (*D. cf. acuminata*) 10^6 cellules/l dans le port d'Antifer en 1983 et 1984 ; dans ce cas précis, d'autres espèces étaient responsables de la coloration des eaux et des phénomènes courantologiques particuliers pouvaient rendre compte de ces effectifs élevés. Un bloom exceptionnel de *D. norvegica* signalé en 1971 en mer du Nord (DODGE, 1977) n'a atteint que $28 \cdot 10^3$ cell./l.

Si certaines espèces sont signalées toute l'année dans les eaux côtières (*D. acuminata*, *D. rotundata*), d'autres comme *D. fortii* ne sont introduites dans les baies et estuaires qu'en milieu d'année, grâce à des courants et à des conditions du milieu propices à leur développement (Fig. 12). Les exemples montrant clairement le déterminisme d'apparition de ces espèces en zone côtière sont peu nombreux et nous en analyserons quelques-uns.

Tableau 7 : Distribution de quelques espèces de *Dinophysis* supposées ou reconnues toxiques.

Espèces	Répartition géographique selon différents auteurs
<i>D. acuminata</i>	Espèce néritique présente toute l'année dans les eaux européennes. large répartition en Europe du Nord, au Japon, rare en Méditerranée, présente dans les eaux côtières de Nouvelle-Zélande et d'Australie, baies de New York, de Narragansett (USA).
<i>D. acuta</i>	Espèce océanique. Méditerranée, Nouvelle-Zélande, Norvège, Atlantique, mers Arctiques, mer du Nord, Skagerrak, Kattegat, Baltique, Bosphore, Manche, Bretagne (France), Plymouth (Angleterre), baie de New York (USA).
<i>D. caudata</i>	Méditerranée, Japon, Atlantique, océan Indien, Adriatique, Manche, Bretagne, mer du Nord, Norvège, Bosphore, baie de New York (USA).
<i>D. fortii</i>	Méditerranée, Nouvelle-Zélande, Australie, mers tempérées, subtropicales et chaudes, baie de New York (USA).
<i>D. lachmannii</i>	Variété morphologique de <i>D. acuminata</i> , même répartition.
<i>D. norvegica</i>	Côte norvégienne, German Bight, espèce néritique à large distribution, spécialement en mer du Nord. Woods Hole (USA).
<i>D. rotundata</i>	Toutes mers européennes, présent toute l'année. Nouvelle-Zélande, baie de New York (USA), Pacifique, Atlantique, océan Indien, golfe de Siam, golfe Persique, mer de Barents, Japon.
<i>D. sacculus</i>	Méditerranée, Nord Adriatique, côte ouest du Portugal, Bretagne.
<i>D. skagii</i>	Norvège, Bretagne.
<i>D. tripos</i>	Manche, Norvège, Afrique du Sud, Australie, baie de New York (USA).

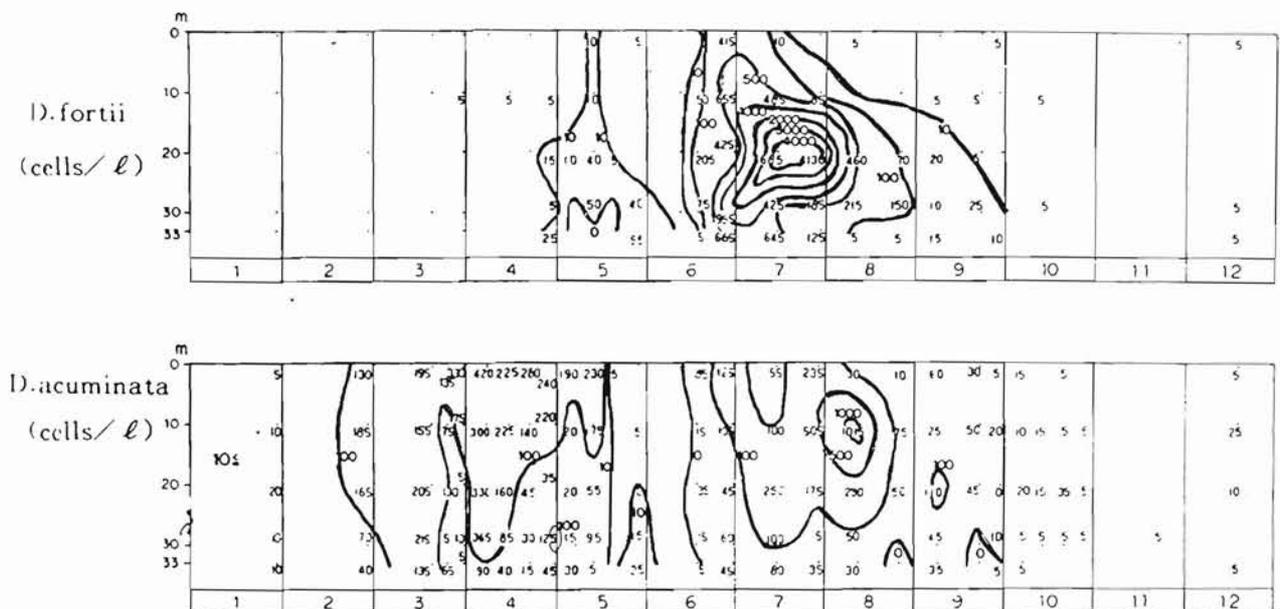


Figure 12 — Distribution verticale annuelle de *D. acuminata* et *D. fortii* sur les côtes japonaises. Observations réalisées en 1986 dans la partie est de la baie de Mutsu. *D. fortii* est introduit dans la partie interne de la baie de mai à septembre, alors que *D. acuminata* est présent toute l'année (rapport du laboratoire préfectoral d'Aomori, 1987).

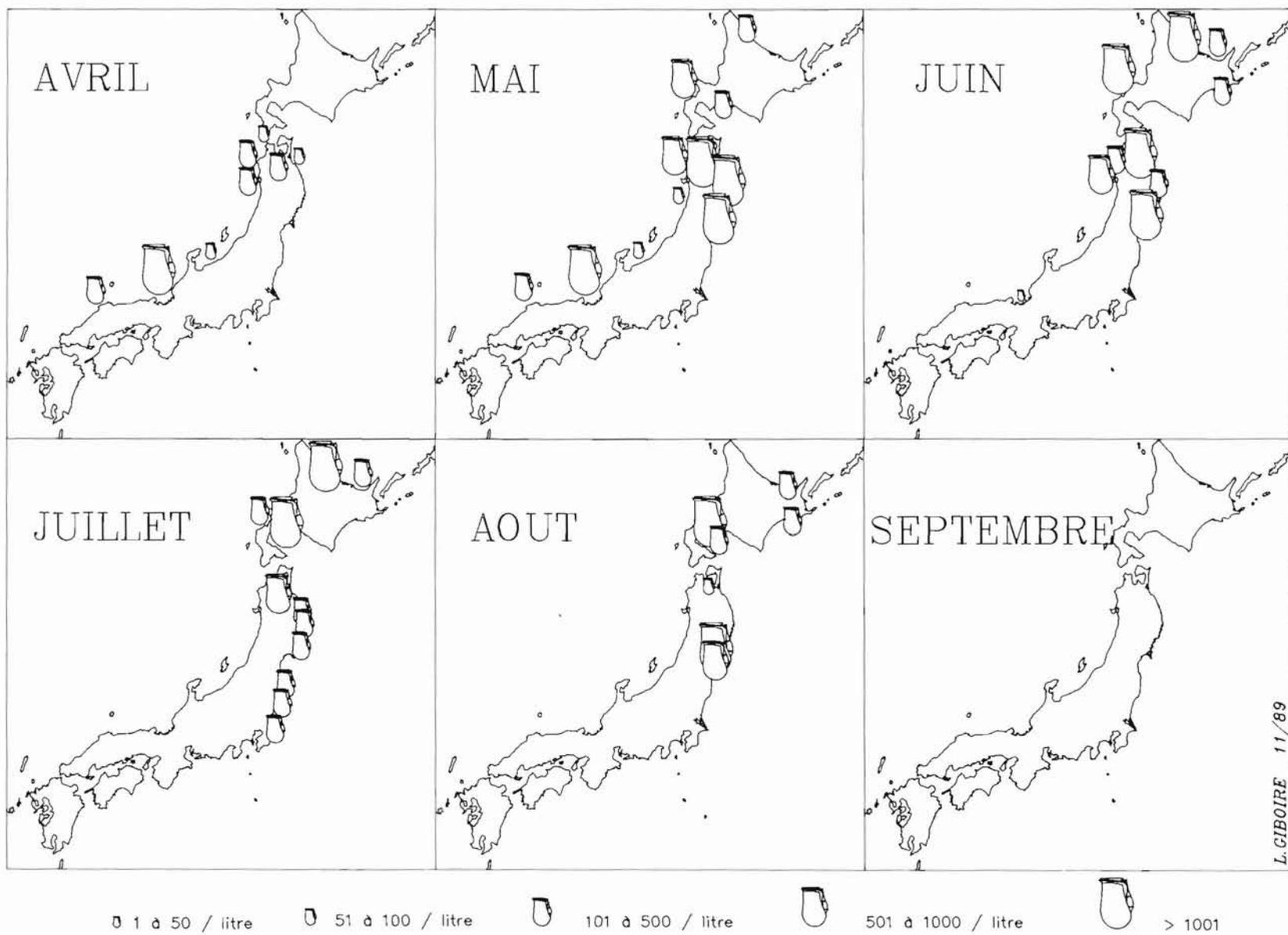


Figure 13 — Distribution de *D. fortii* (maximums mensuels) sur les côtes japonaises en 1983 (rapports préfectoraux de la Fisheries Agency).

Distribution de *D. fortii* dans les eaux japonaises

Chaque année, depuis 1981, le scénario d'apparition de *D. fortii* sur les côtes japonaises reste inchangé : l'extension nord du Kuroshio, courant océanique chaud, entraîne d'avril à août ces dinoflagellés du sud-ouest (mer du Japon) vers l'isthme séparant le Hokkaido du Honshu (Fig. 13). La propagation des cellules se fait alors à la fois vers le nord du Hokkaido et vers la côte nord-est japonaise avec des zones particulières d'accumulation comme la baie de Mutsu (OZAKA, 1985 ; IGARASHI, 1986 ; IWASAKI, 1986a ; FUKUYO, 1986). Le maximum saisonnier est décelable en juin avec environ 10^4 cellules /l. Il faut noter que les variations d'abondance en baie de Mutsu et sur la côte nord-est ont probablement des causes différentes : en baie de Mutsu, (OZAKA, 1986), des conditions de température et de salinité favorables au développement de *D. fortii* seraient les facteurs prédominants alors que, sur les côtes de Sanriku (IGARASHI, 1985), les conditions nécessaires à la multiplication des *Dinophysis* se trouveraient d'abord au large, dans les lentilles d'eau superficielles, après quoi les cellules seraient introduites dans les baies.

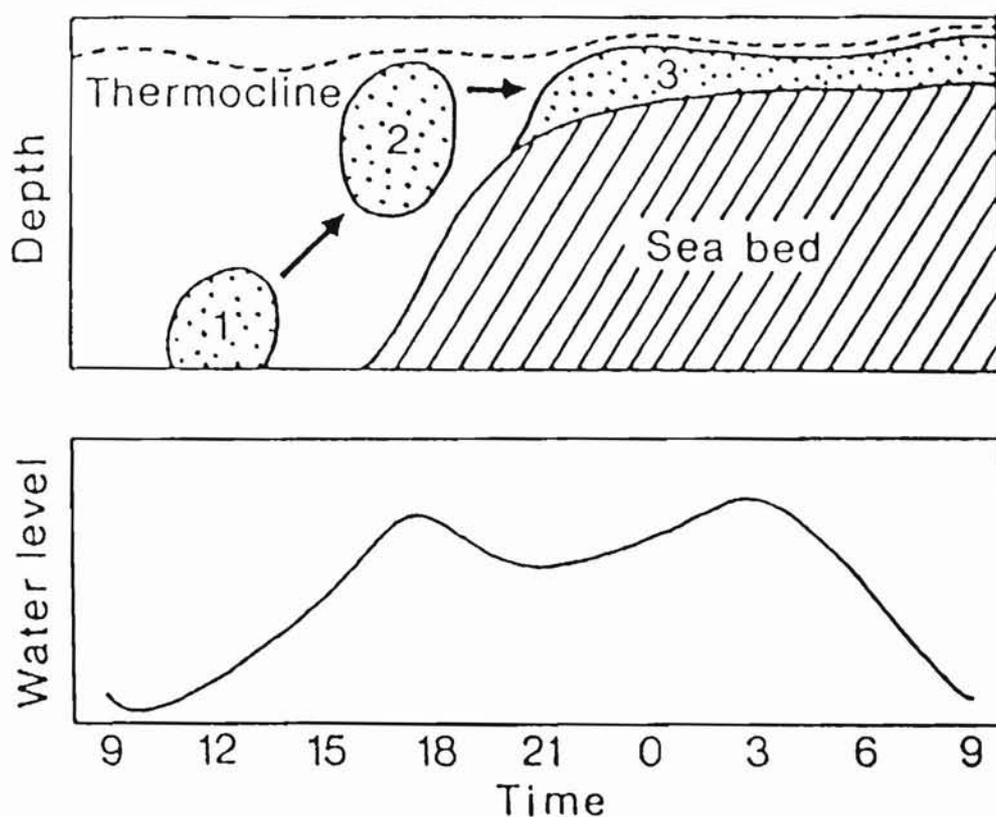


Figure 14 — Migration de *D. fortii* vers la zone côtière pendant un cycle de marée et en relation avec la thermocline (IWASAKI, 1986b).

De plus, l'extension sud d'un autre courant océanique, l'Oyashio (courant froid) jouerait un rôle dans le déplacement des *Dinophysis* du large vers la côte en favorisant une zone stratifiée côtière plus ou moins proche des côtes selon la dérive de ce courant (IWASAKI & KUSANO, 1985) (Fig. 14).

Le bloom de *D. fortii* se formerait donc à la fois par division cellulaire et par accumulation physique sur la discontinuité entre l'Oyashio et le Kuroshio. Les upwellings et la marée joueraient en plus un rôle important dans le transport des cellules du large vers les zones conchylicoles. De plus, IWASAKI (1986b) note la présence d'un *D. lapidistrigiliformis* dans les couches de plus forte concentration verticale.

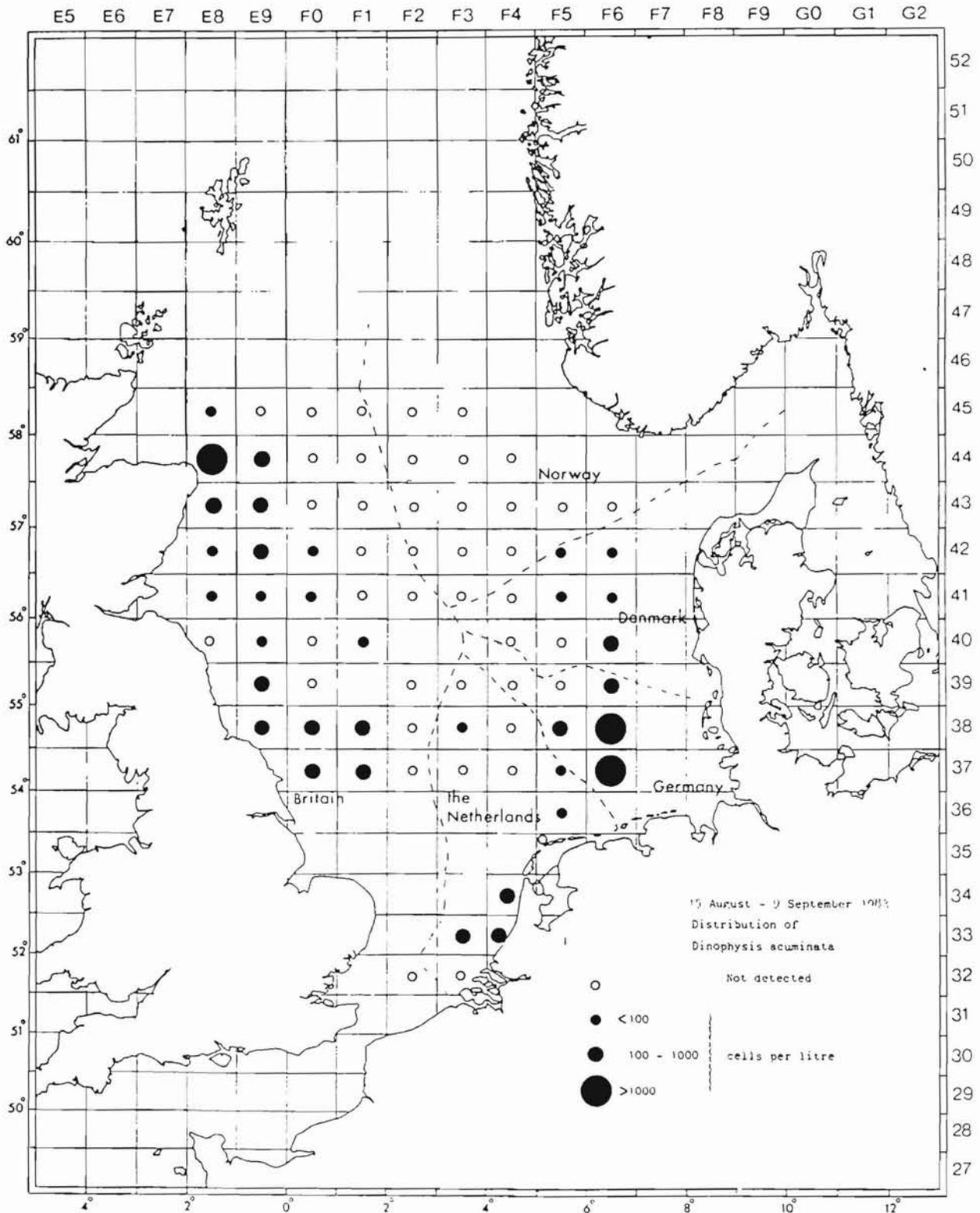


Figure 15 — Distribution de *D. acuminata* en mer du Nord d'août à septembre 1983. Répartition par carrés statistiques CIEM des concentrations moyennes (KAT, 1984).

Des modèles prédictifs, s'appuyant soit sur les couples température/salinité corrélés au développement de *D. fortii*, soit sur l'extension sud de l'Oyashio et ses conséquences sur les migrations de cette espèce vers la côte, sont confrontés chaque année aux valeurs observées *in situ*, aussi bien pour les concentrations cellulaires dans la colonne d'eau que pour les niveaux de contamination DSP des coquillages, principalement des pectinidés.

Distribution de *Dinophysis* spp. dans les eaux nord-européennes

En Hollande, *D. acuminata* est une espèce courante des communautés phytoplanctoniques d'août, avec un maximum saisonnier en septembre (10^4 cellules/l) pour une salinité de 30-33 (tabl. 8) et pour une vitesse du vent correspondant à des valeurs inférieures à 2 sur l'échelle Beaufort (KAT, 1984) ; au-delà de la valeur 3, les concentrations cellulaires chutent à moins de 1 000 cellules/l. Des campagnes en mer du Nord (1983) ont montré que les densités maximales de *D. acuminata* étaient bien rencontrées en zone côtière (Fig. 15), que ce soit pour l'est de la Grande-Bretagne, l'Allemagne, le Danemark ou la Hollande.

Tableau 8 : Densités maximales observées pour *D. acuminata* en Hollande (KAT, 1984).

Années	Période d'apparition	Conc. cell. max. (10^3 cell. /l)	Salinité
1973	Août-septembre	9	33,53
1975	Septembre	1,6	33,94
1976	Septembre	44	33,06
1981	Août-septembre	31,5	31,90

En septembre 1984, des eaux brunes à *Ceratium furca* ont coïncidé avec un bloom à *D. acuta* et *D. norvegica* (DAHL & YNDESTAD, 1985) sur les côtes suédoises et norvégiennes. Les concentrations cellulaires allaient de 200 à 10 000 cellules/l pour retomber à 1 000 cellules/l en novembre 1985. *D. acuta*, bien représenté dans ce bloom, était plus concentré en surface qu'à 1 m de profondeur. Les fortes densités côtières trouvées en surface en septembre 1984 seraient liées à une accumulation par les courants océaniques à partir d'une population venant du sud du Skagerrak (Fig. 16) et la diminution de la toxicité des coquillages en fin de phénomène serait liée à l'augmentation des concentrations en phytoplancton non toxique. Le fjord d'Oslo avait déjà été contaminé en 1971 et 1974 par de fortes concentrations en *D. acuminata*, *D. acuta* et *D. norvegica* (TANGEN, 1983a).

Distribution de *Dinophysis* spp. dans les eaux côtières françaises

L'observation des concentrations maximales mensuelles de *Dinophysis* spp. sur les côtes françaises (zones conchylicoles et estuariennes) entre 1983 et 1987 permet de mieux appréhender la répartition spatiale des espèces (Fig. 17). Ainsi, chaque année la même séquence se reproduit sur les côtes atlantiques et de la Manche, à savoir : densités maximales en juin pour la côte sud-bretonne (alors que le nord Finistère et les Côtes-d'Armor ne sont pas touchés par le phénomène) et en juillet/août pour la côte normande (plus particulièrement l'est de la baie de Seine) en ce qui concerne *D. cf. acuminata*. Les résultats de 1987 font également apparaître des maximums saisonniers en mai pour la Charente-Maritime et en septembre pour le littoral méditerranéen. Il n'apparaît pas clairement de "dérive" des concentrations le long des côtes bretonnes ou normandes à l'instar du modèle japonais. En effet, si l'on se réfère par exemple à l'année 1986, tous les secteurs sont touchés dès le mois de mai et il ne semble pas y avoir de progression de l'espèce vers le nord-ouest. Enfin, des zones "critiques" sont décelables en début et surtout en fin de phénomène en Bretagne sud (baies de Vilaine et de Douarnenez).

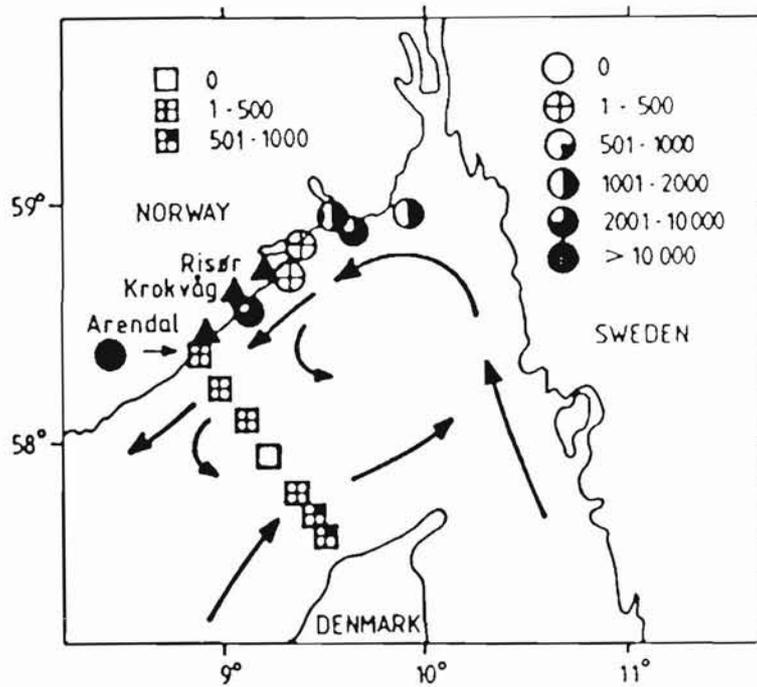


Figure 16 — Répartition de *Dinophysis* spp. dans les eaux superficielles du Skagerrak (cellules.l⁻¹).
 □ : concentrations relevées sur la section Arendal Hirtshals le 12 septembre 1984 ;
 ○ : concentrations maximales observées sur la côte sud norvégienne en septembre-octobre 1984.
 Les flèches indiquent le système courantologique général (DAHL & YNDESTAD, 1985).

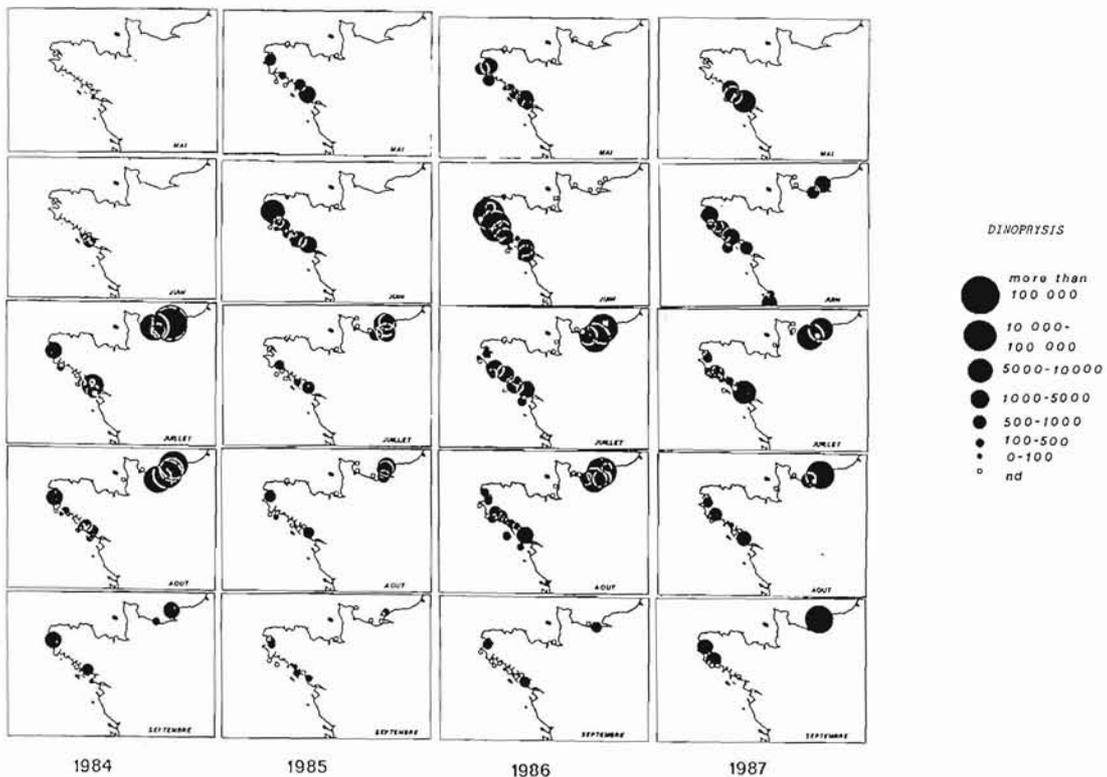


Figure 17 — Distribution mensuelle de mai à septembre de *Dinophysis* spp. (Bretagne sud) et *D. cf. acuminata* (Normandie) pour la période 1983-1987.
 Pour chaque mois, les concentrations maximales de surface (cellules/l) ont été représentées. nd = non détecté (LASSUS *et al.*, 1988).

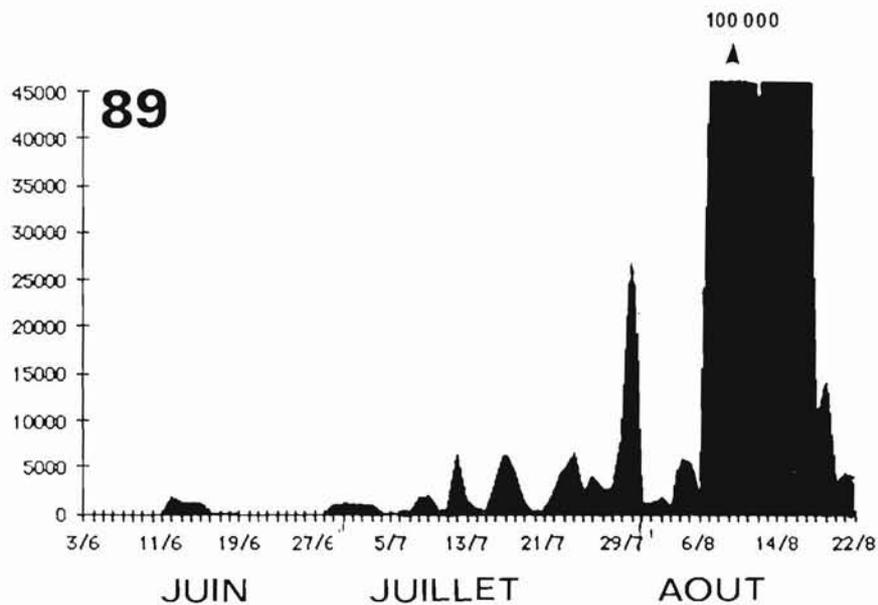
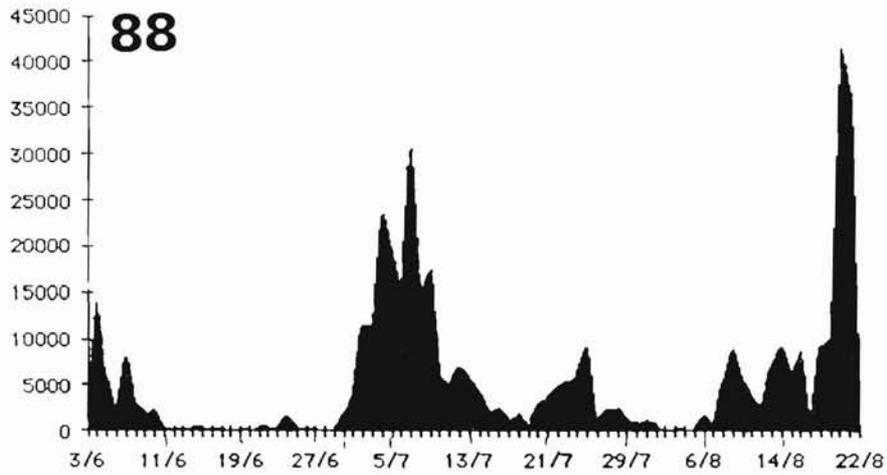
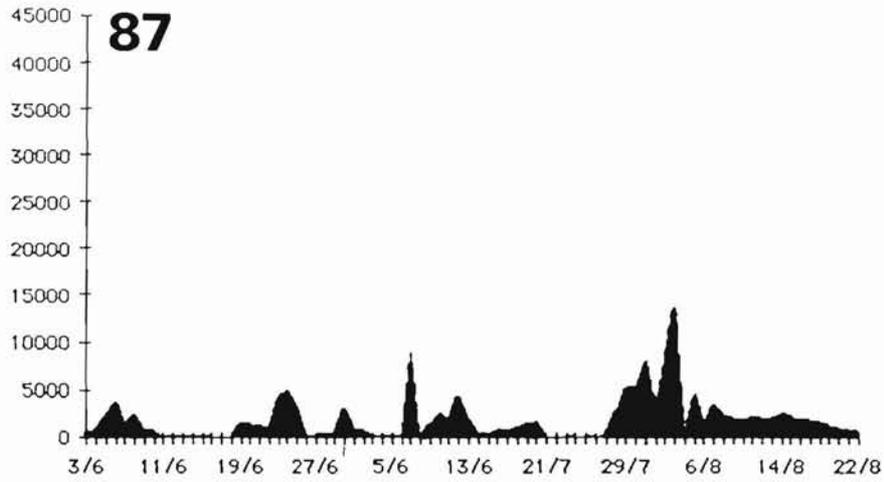


Figure 18 — Concentrations journalières (cell. / l) de *Dinophysis* cf. *acuminata* en surface dans le port pétrolier d'Antifer en juin, juillet et août 1987, 1988 et 1989.

L'autre secteur côtier très étudié en France depuis 1987 est la zone portuaire d'Antifer qui bénéficie de prélèvements journaliers. Les plus fortes densités côtières de *Dinophysis* cf. *acuminata* sont rencontrées dans cette zone depuis 1983 ; l'espèce est, par ailleurs, présente dans toute la baie de Seine pendant la période estivale. L'évolution des concentrations à 1 m de 1987 à 1989 montre (Fig. 18) la présence en 1987 et 1988 de pics mensuels en juin, juillet et août alors qu'en 1989 se retrouvent seulement les pics de juillet et août. Les plus fortes densités sont néanmoins observées en août et le site d'Antifer apparaît bien en 1987 (Fig. 19) comme une zone d'accumulation préférentielle sur le secteur côtier allant du Havre à Saint-Pierre-en-Port (de CREMOUX, 1988). Le régime de courants superficiels paraît être un facteur prépondérant dans ce phénomène régional mais n'explique pas la multiplication cellulaire plus élevée dans l'enceinte portuaire.

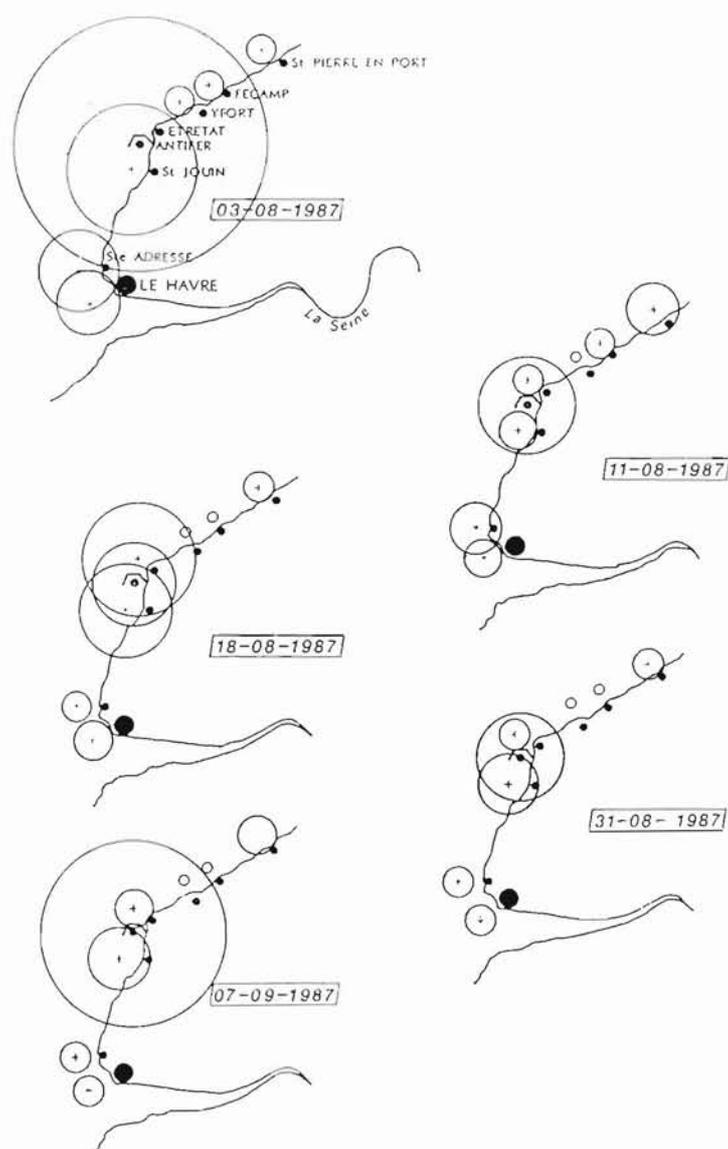


Figure 19 — Concentrations superficielles de *D. cf. acuminata* en août et septembre 1987 au nord du Havre.

Le diamètre des cercles est proportionnel à la densité cellulaire entre les valeurs limites de 50 et 13 600 cell./l. La zone portuaire d'Antifer s'individualise comme le secteur des plus fortes densités en *Dinophysis* (de CREMOUX, 1988).

Les efflorescences méditerranéennes de *Dinophysis* sont plus difficiles à situer en période estivale : les premières manifestations de *D. pavillardii* et *D. acuminata* dans l'anse de Carteau ont eu lieu en juillet 1985 alors que la prolifération de *D. acuminata* en juin et juillet 1989 dans le golfe du Lion a condamné la commercialisation des moules cultivées sur filières "off-shore" pendant trois mois. On peut noter à ce propos qu'en 1989 les étangs languedociens (Thau, Salses-Leucate) n'ont pas été contaminés alors que la toxicité des mollusques au large était maximale.

Ces observations, de même que les très fortes toxicités enregistrées à plusieurs reprises dans les coquillages des îles bretonnes (Groix, Belle-Ile, Yeu), confirment l'hypothèse de proliférations au large avant que le secteur côtier ne soit touché (DELMAS *et al.*, 1990). Elles montrent également que les moules soumises à des mises à sec périodiques par le marnage (zones de bouchots) sont moins vulnérables que celles qui sont perpétuellement en pleine eau. Ceci s'explique, dans ce dernier cas, par une filtration continue des *Dinophysis*, donc par une concentration plus élevée des toxines dans les tissus.

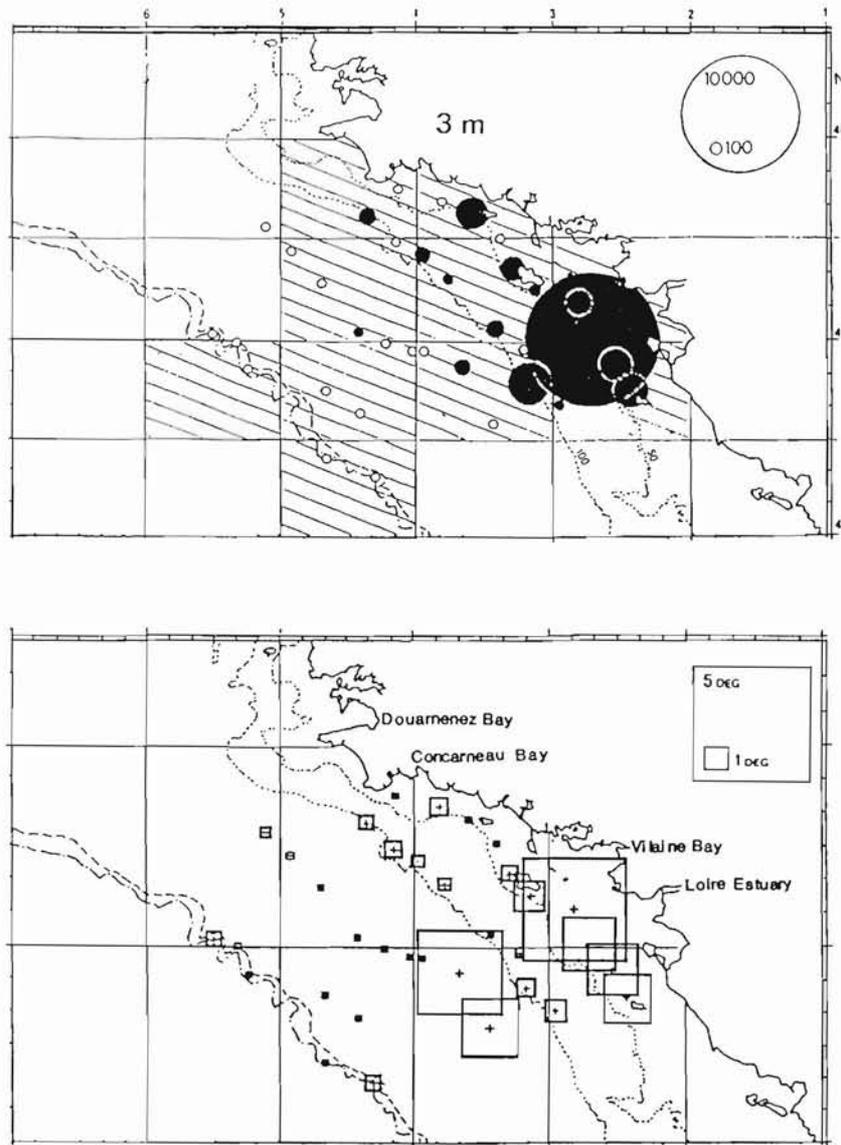


Figure 20 — En haut : concentrations de *Dinophysis* spp. (cell. / l) en juin 1986 à une profondeur de 3 m au large de la Bretagne-sud (cercles ouverts = aucune cellule décelée en concentrations supérieures ou égales à 40 cell./l).
En bas : stratification thermique dans la même zone (les carrés sont proportionnels à la différence de température entre 1 et 10 m) (LASSUS *et al.*, 1988).

Dans les eaux du large, la distribution géographique a été étudiée pour la zone sud bretonne à partir de 1986 et pendant le maximum saisonnier de juin. On constate une distribution très large de *Dinophysis* à plus de 100 km de la côte, avec un gradient décroissant de concentration vers le large et une aire préférentielle d'accumulation à la profondeur de 3 m, plus particulièrement au sud de l'estuaire de Loire dans une zone stratifiée à fort gradient thermique (Fig. 20). De fait, il existe une corrélation significative avec l'indice de stabilité des masses d'eau ($H = dS/dZ \cdot 1000$).

CAMPAGNE DINOPHYSIS 1988

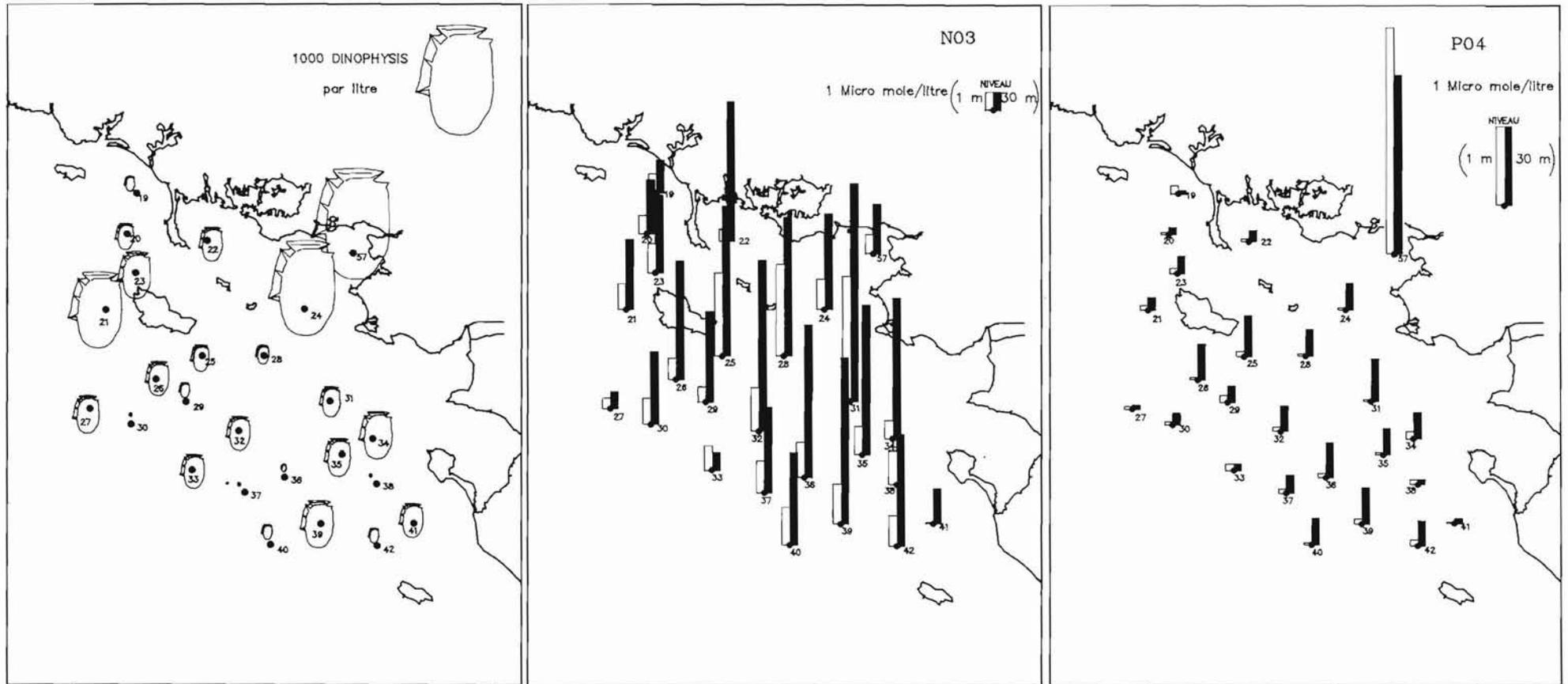


Figure 21 — Concentrations moyennes de *Dinophysis* spp. calculées sur 30 m pendant une campagne réalisée en juin 1988 en Bretagne sud (a). Valeurs de nitrates et phosphates à 1 m et 30 m trouvées aux mêmes stations (LASSUS *et al.*, 1989).

Les variations de densité dans les baies et les estuaires peuvent être dues soit à un phénomène physique (stratification, courants résiduels superficiels, vents dominants), soit à un déterminisme interne lié à la biologie de l'espèce (germination de kystes hivernaux ou multiplication de cellules en dormance), soit enfin à des apports en nutrilités ou en facteurs de croissance (LASSUS *et al.*, 1988).

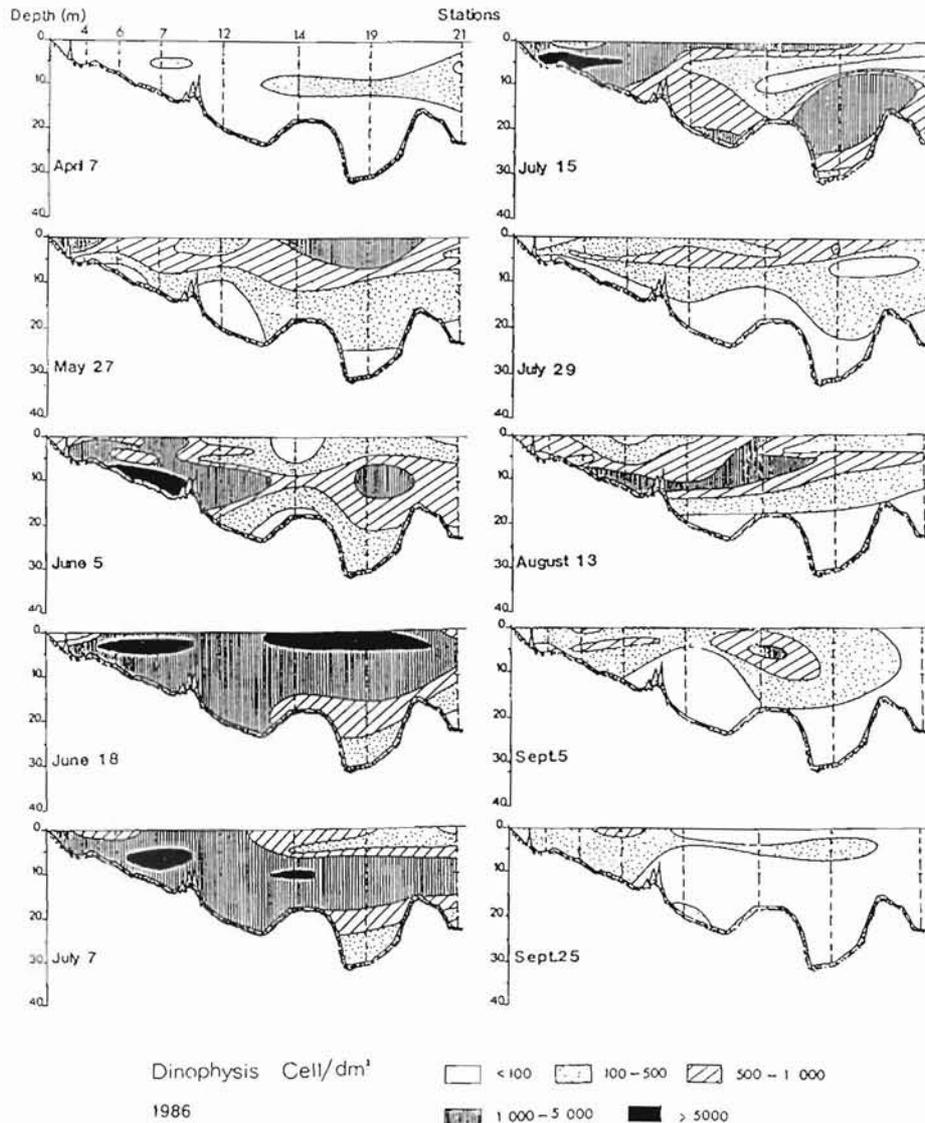


Figure 22 — Distribution verticale de *Dinophysis* spp. en baie de Vilaine d'avril à septembre 1986, selon une radiale nord-sud (LASSUS *et al.*, 1988).

Pour ce qui est des nutrilités, c'est en 1988 que le plus grand nombre de mesure a été effectué, dans une zone littorale allant de Camaret jusqu'à l'île d'Oléron et limitée au large par la sonde 50 m. Globalement, sur les trois secteurs étudiés : Ouest-Bretagne, Loire-Vilaine et Charente-Vendée, le second se caractérise par des teneurs en nitrates et phosphates plus élevées qu'ailleurs, en particulier pour les phosphates en baie de Vilaine. Corrélativement, les concentrations en chlorophylle *a* sont plus élevées dans ce secteur où les apports de la Loire sont sensibles au niveau de la dessalure superficielle de certaines stations. Cependant, et globalement pour les trois secteurs considérés, les nitrates sont plus élevés à partir de - 30 m, ce qui est habituel pour la répartition verticale de ce nutrilité. Ce sont les phosphates à - 30 m qui accentuent la différence pour le secteur Loire-Vilaine (Fig. 21). La corrélation entre nutrilités et abondance de *Dinophysis* n'est pas établie pour autant. En effet, si certaines zones riches en sels nutritifs, comme la baie de Vilaine (Fig. 22), présentent des concentrations moyennes élevées pour ce dinoflagellé, les mêmes observations sont également réalisables en baie de Douarnenez pour des teneurs basses en nutrilités et une absence notable de stratification thermique ou haline (LASSUS *et al.*, 1989).

La stratification thermique superficielle (0-10 m) est loin d'apparaître comme prépondérante pour toutes les régions et toutes les années. Cet effet est, de plus, difficile à distinguer de celui d'apports d'eaux dessalées enrichies en nitrilites. De façon générale et comme cela tend à être montré par les analyses de corrélations, il est possible d'établir un lien entre l'augmentation des concentrations en *Dinophysis* à partir de 20-30 m (sur des profils verticaux où cette espèce est peu représentée) et la discontinuité entre les eaux superficielles plus chaudes et les eaux de fond froides et riches en sels nutritifs. Cependant, on ne peut pas en déduire une corrélation entre l'augmentation de densité cellulaire en profondeur et la présence d'eaux plus froides, plus denses et souvent plus riches en nitrates et phosphates (la relation est, en effet, inverse dans le puits d'Antioche : voir DELMAS *et al.*, 1990). En conclusion, aucune corrélation simple et directe entre nitrilites et abondance de *Dinophysis* ne peut être montrée. Certaines de ces relations seront examinées lorsque nous aborderons le rôle des facteurs hydrologiques.

Répartition verticale et migration

Les données sur la migration verticale sont diverses, voire opposées selon les espèces considérées. Ainsi, selon IGARASHI (1986), *D. fortii* ne migre pas en baie de Kesenuma (Japon) ; les densités cellulaires les plus importantes pendant la journée sont localisées à mi-profondeur ou en surface et les effectifs diminuent très rapidement lorsqu'on se rapproche du fond ; des cellules en divisions sont observées très tôt (6.00 h) le matin. De même, la distribution verticale de *D. fortii* le long de la côte d'Ibaraki pendant un cycle de 24 h (IWASAKI, 1986a) ne fait pas apparaître de migration particulière, les organismes se maintenant entre 10 et 20 m de profondeur. Ces observations avaient également été faites par OZAKA (1985) en baie de Mutsu (Fig. 23).

Tableau 9 : Moyenne arithmétique (\bar{x}) des concentrations de *Dinophysis* spp. à plusieurs niveaux pendant l'été 1985 pour toutes les stations échantillonnées.
n = nombre de comptages, v % = variation de l'écart-type (S/\bar{x}).

Profondeur	n	\bar{x}	v %
0 m	36	593	117
1 m	109	605	110
3 m	90	1 239	157
5 m	88	1 063	147
10 m	57	435	179
20 m	24	229	105
30 m	15	104	302

A l'inverse, l'ensemble des données françaises offre des indices positifs quant à la question des migrations verticales. Le phénomène a plus particulièrement été étudié en baie de Vilaine depuis 1985 et selon plusieurs radiales généralement orientées nord-sud. La baie est thermiquement stratifiée en fin d'été (LANGLOIS, 1982). Son découpage en trois zones d'influence (estuarienne, marine et intermédiaire) est confirmé par MER (1986) qui a procédé à une analyse hiérarchique des paramètres hydrologiques mesurés en 1984 et 1985 sur 20 stations. En 1985, la distribution verticale de *Dinophysis* a été étudiée sur une radiale WE et l'accumulation préférentielle de ce dinoflagellé entre 3 et 5 m a été vérifiée (Tabl. 9), contrairement au cas de *D. fortii* dont le niveau préférentiel d'accumulation est situé entre 10 et 20 m (IWASAKI et KUSANO, 1985). Ont également été confirmés le rôle de la stabilité des masses d'eau et de leur disparition sous l'effet de vents d'ouest dominants : *Dinophysis* serait encore plus sensible que les autres dinoflagellés à la turbulence. Un suivi similaire réalisé en juin-juillet 1986 sur une radiale NS (Fig. 23) révèle des densités maximales près du fond dans la partie interne de la baie et en surface dans les eaux à caractère plus océanique. Enfin, début avril, la répartition verticale montre une intrusion de cette espèce par le sud de la baie alors qu'en

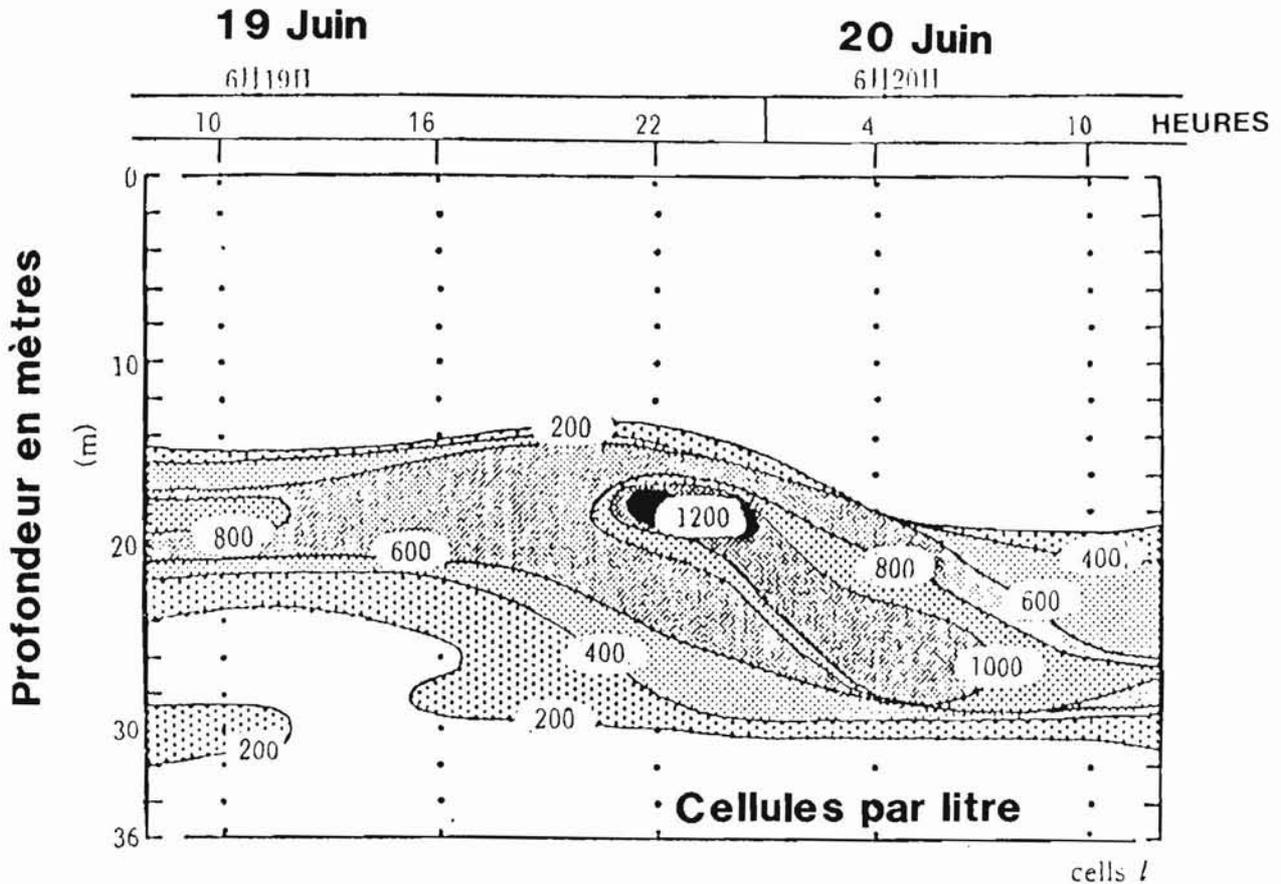


Figure 23 — Baie de Mutsu : migrations de *D. fortii* en 1982 pendant un cycle de 24 heures. (OZAKA, 1985).

septembre les densités résiduelles sont restreintes à la partie interne. Cependant, compte tenu des déplacements verticaux réalisés par *D. sacculus* ou *D. acuminata* en 24 h, on ne peut attribuer de signification précise au niveau occupé par la plus forte densité de population. En effet, si l'on tient compte de l'heure de prélèvement, les accumulations sur le fond ou en surface du 5 juin au 15 juillet correspondent davantage aux migrations diurnes qu'à des déplacements de masses d'eaux. Enfin, DURAND-CLEMENT *et al.* (1988) ont montré une migration typique des dinoflagellés chez *Dinophysis* sp. en baie de Vilaine pendant un cycle de 24 h : les cellules migrent vers le fond la nuit et remontent en surface le matin, tout en semblant réagir négativement vers midi aux intensités lumineuses saturantes (Fig. 24) ; le rôle éventuel de la marée est toutefois ignoré.

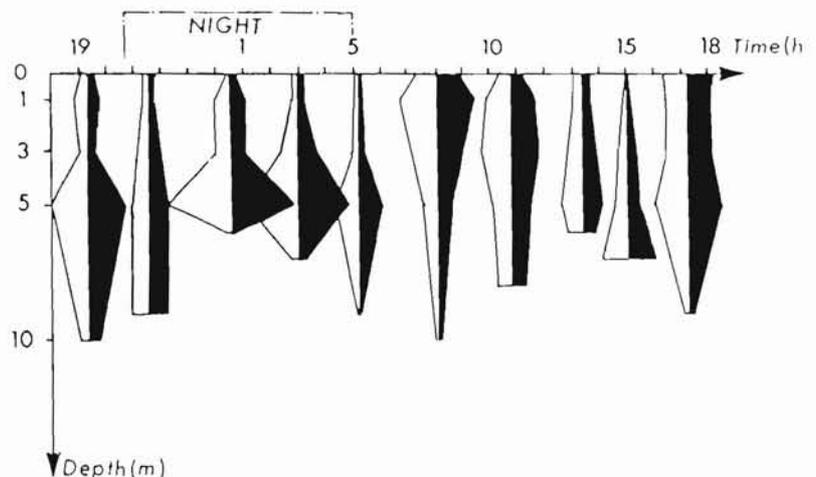


Figure 24 — Distribution verticale de *Dinophysis* sp. en fonction du temps sur un profil en baie de Vilaine. La profondeur maximale correspond au fond. Echelle : 0,7 cm = 4 000 cell./l pour les zones sombres (DURAND-CLEMENT *et al.*, 1988).

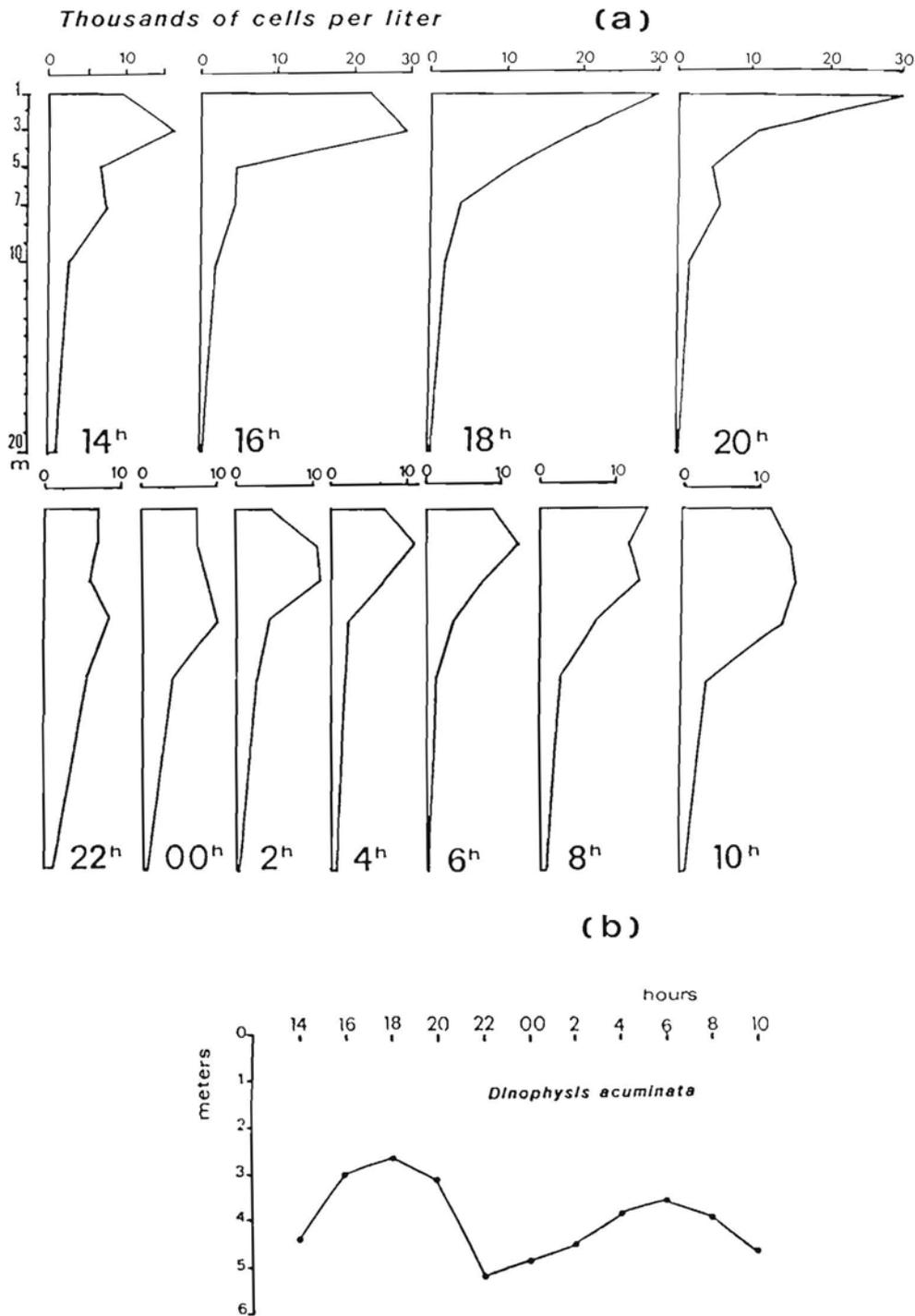


Figure 25 — Distribution verticale de *D. cf. acuminata* dans le port d'Antifer en fonction du temps

(a). Evolution, calculée d'après ces résultats, du barycentre de la population, au cours du temps et sur le même profil (b).

Pour des profondeurs plus importantes (30 m au lieu de 10 m), une migration nette de *D. acuminata* a été observée dans le port d'Antifer en 1988 (LASSUS *et al.*, 1990). L'évolution du barycentre de la population (Fig. 25) montre que l'essentiel de la migration a lieu entre 2 et 6 m et que les vitesses apparentes de migration ascendante en fin d'après-midi (0,7 m/h) sont supérieures à celles observées le matin. Notons néanmoins que, chez *D. acuta*, PETERS (1928) avait trouvé des vitesses de migration encore plus élevées: 1,8 m/h. L'isolement expérimental de la colonne d'eau

échantillonnée à Antifer permet d'interpréter ces déplacements verticaux indépendamment des mouvements advectifs. Enfin, au cours de la même expérience, la plus forte fréquence de cellules en division a également été observée vers 6 h du matin. Rappelons que la synchronisation des divisions cellulaires, établie *in situ* chez certains Dinoflagellés et en particulier *D. fortii* (WEILER & CHISHOLM, 1976), n'est pas démontrée chez *D. acuminata*.

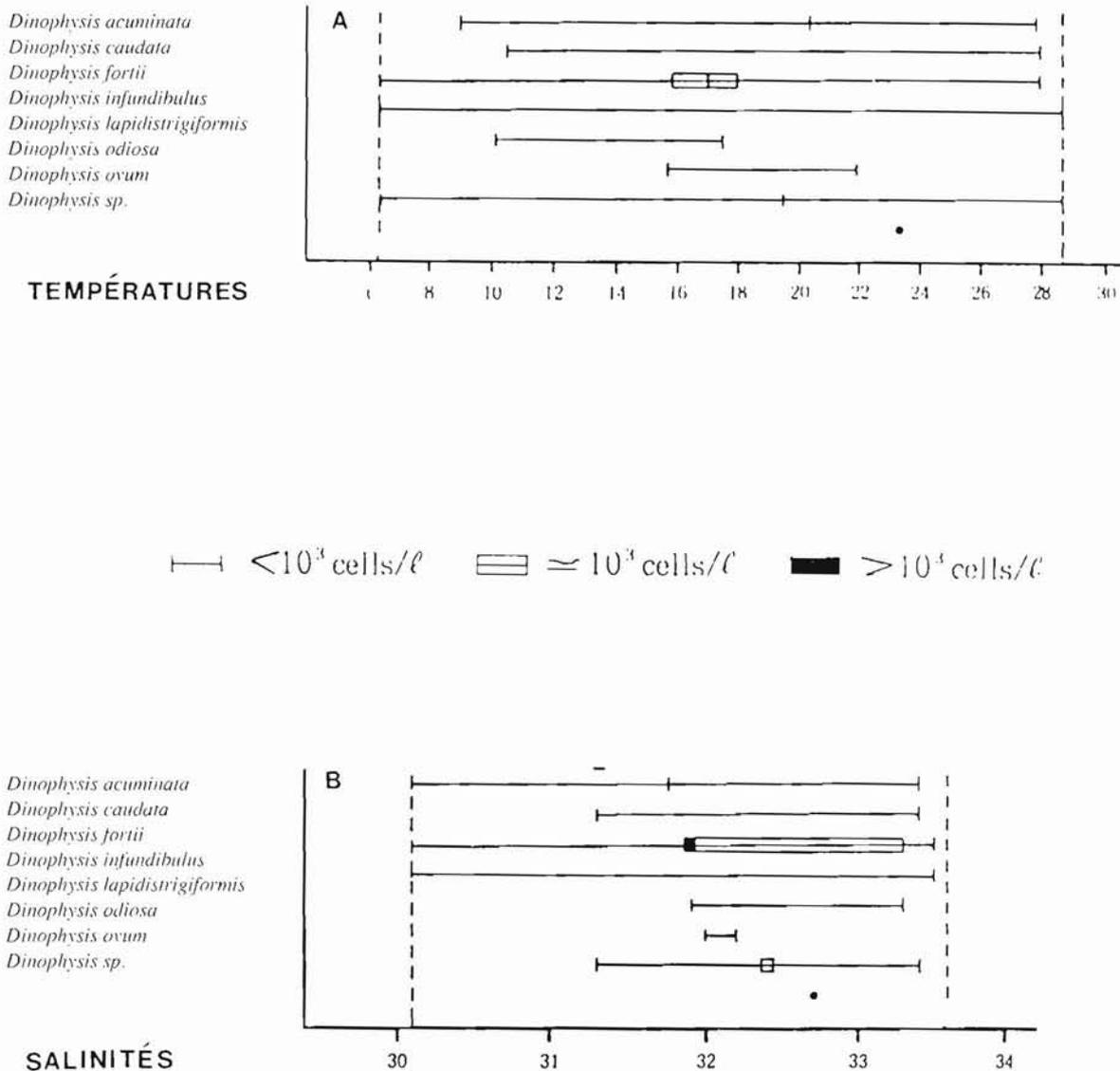


Figure 26 — Variations de températures (a) et salinités (b) enregistrées au moment de l'apparition et du maximum de 8 espèces de *Dinophysis* dans des mers intérieures de Seto (Japon).
In YOSHIMATSU & ONO, 1986.

Facteurs physiques : température, salinité, météorologie, advection

Les facteurs température et salinité sont indéniablement déterminants dans le cas de l'apparition de *D. fortii* en zone côtière, mais il serait illusoire de généraliser cette observation à l'ensemble des espèces du genre. En témoignent les larges tolérances pour ces deux paramètres de 8 espèces recensées par YOSHIMATSU & ONO (1986) dans la mer intérieure de Seto pendant trois années consécutives (Fig. 26). De même, l'absence de corrélation nette entre *Dinophysis* spp. (principalement *D. sacculus*) en baie de Vilaine (Fig. 27) et la température et la salinité se retrouvent dans les travaux japonais sur *D. acuminata*.

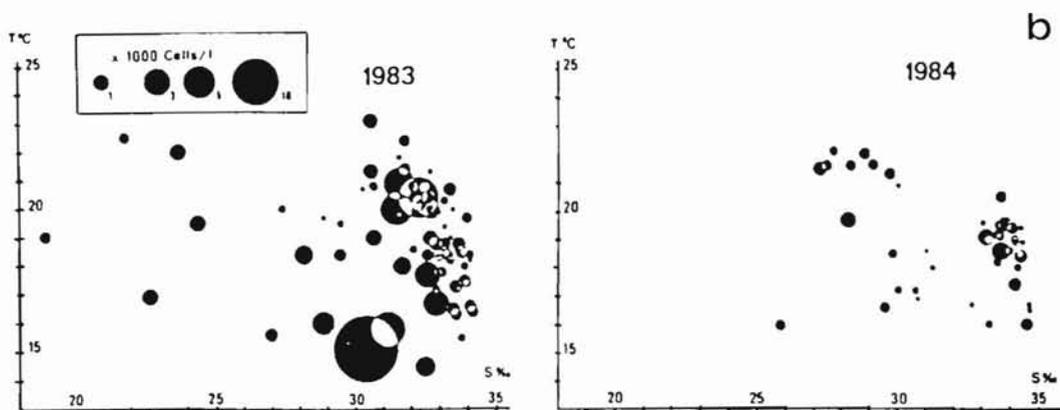
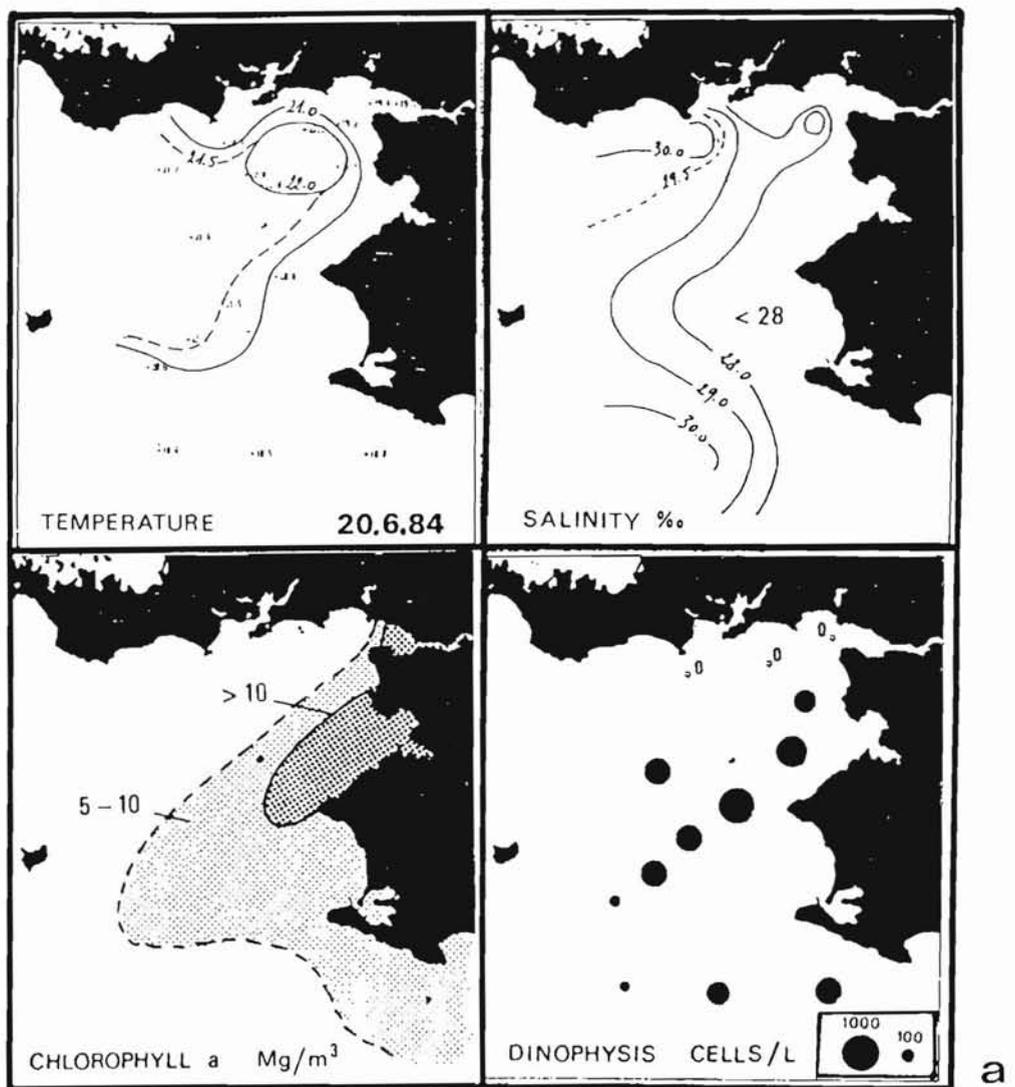


Figure 27 — (a) Températures, salinités, chlorophylles *a* et concentrations de *Dinophysis* spp. en surface pendant l'eau colorée à diatomées de juin 1984 observée en baie de Vilaine.
 (b) Concentrations superficielles de *Dinophysis* spp. en baie de Vilaine pour les couples T°/S ‰ observées au même moment en 1983 et 1984 (LASSUS *et al.*, 1985a).

Il importe de distinguer, d'une part la relation pouvant exister entre les abondances de *Dinophysis* et les couples T/S, d'autre part les corrélations avec la stabilité de la masse d'eau favorisée par un gradient thermique ou halin. Dans le premier cas, un modèle prédictif simple a été créé et utilisé par OZAKA (1984). A partir des concentrations maximales en *D. fortii* sur 5 ans (1979-1983) en fonction de la température et de la salinité, les concentrations cellulaires Mts au cours du temps sont simulées, ainsi que la toxicité des coquillages $Ti(t)$ lorsqu'on intègre le taux de filtration :

$$Mts = \sum Fts / Nts$$

$$Ti(t) = F(t) \cdot L(t) \cdot A$$

(Mts : concentrations moyennes de *D. fortii*)

(Fts : concentrations de *D. fortii*)

(Nts : nombre d'observations)

($Ti(t)$: toxicité, unités-souris, g/j)

(F/T : concentrations de *D. fortii*, cell./l)

(L(t) : filtration en l/g/j)

(A : taux de filtration par individu).

A titre d'exemple, les résultats de 1984 pour les préfectures d'Aomori et Nobeji ont été représentés (Fig. 28), sachant que la température optimale pour *D. fortii* est de 10-15° C et la salinité de 33-33,5.

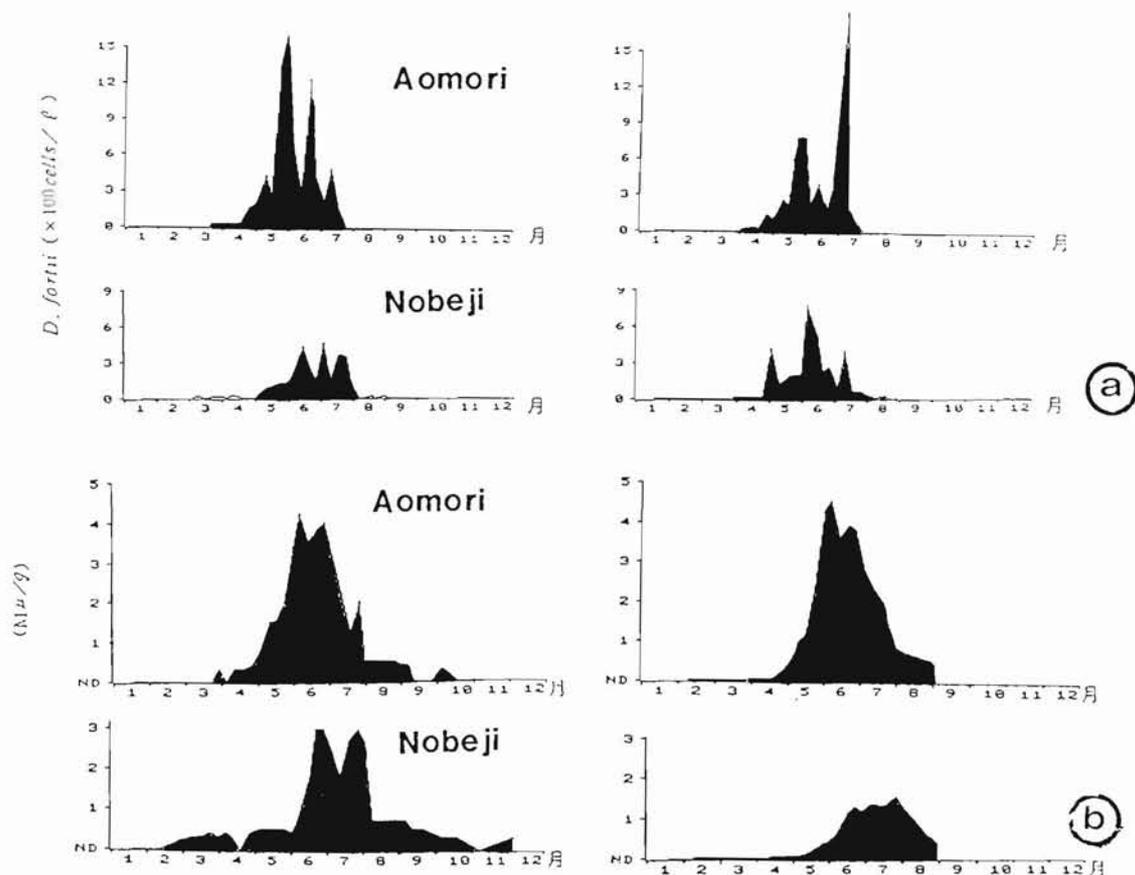


Figure 28 — (a) Densités réelles (à gauche) et simulées (à droite) de *D. fortii* pour deux radiales échantillonnées le long des côtes des préfectures d'Aomori et de Nobeji à 20 m.
(b) Valeurs réelles (à gauche) de DTX en 1984 pour les préfectures d'Aomori et Nobeji et valeurs calculées (à droite) d'après un modèle intégrant les taux de filtration des pectinidés.

A l'inverse, et comme nous l'avons signalé précédemment, c'est davantage la position du front de densité entre le Kuroshio et l'Oyashio qui va être utilisée par IGARASHI (1986) pour tenter de simuler et de prédire la contamination de *Patinopecten yessoensis* (Fig. 29).

Par ailleurs, s'il n'y a pas mention dans la littérature européenne de corrélations nettes entre les densités de *D. acuminata*, *D. acuta*, *D. norvegica* ou *D. sacculus* et les couples T/S, on peut raisonnablement estimer que la stratification joue un rôle. Une relation a été trouvée avec l'indice de stabilité H en baie de Vilaine aussi bien qu'au large de la Bretagne sud (LASSUS *et al.*, 1988), tandis que d'autres auteurs (KAT, 1984 ; PAULMIER & JOLY, 1985) montrent l'importance d'une "absence de turbulence" liée à des vents modérés à faibles ou à des coefficients de marée faibles ($r = - 0.80$).

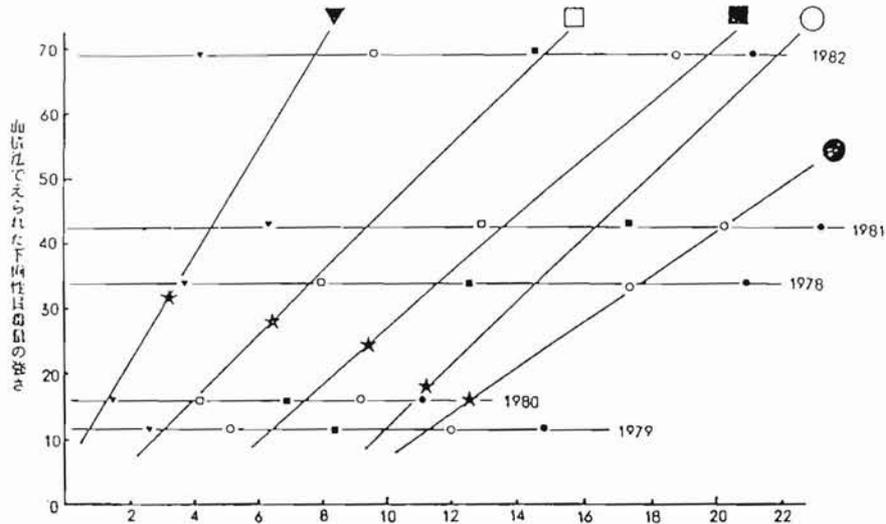


Figure 29 — Corrélations en fonction de la période d'observation entre l'extension du courant froid profond et la toxicité des coquillages (IGARASHI, 1985).

Données recueillies de 1978 à 1982. Les droites de régression sont calculées à partir d'une période de six mois (février à juillet : cercles noirs) ou à partir d'une période plus courte (février à juin : cercles blancs ; février à mai ; carrés noirs ; février à avril ; carrés blancs ; février à mars : triangles noirs).

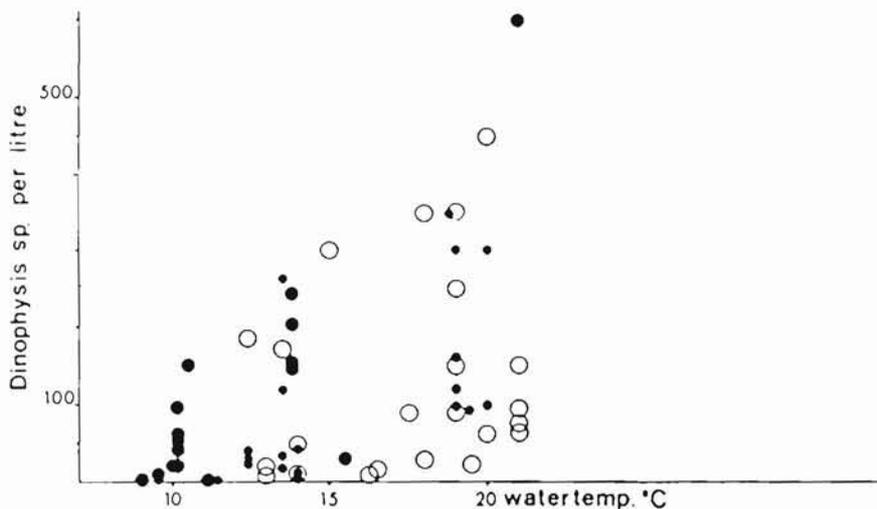


Figure 30 — Concentrations cellulaires de *Dinophysis* sp. et toxicité relative en fonction de la température de l'eau (KAT, 1989a).

o = non toxique, • = faible toxicité, ● = toxicité modérée à forte.

Il faut cependant remarquer que, s'il n'y a pas de corrélation directe entre la température et l'abondance de *Dinophysis*, une relation semble exister entre température, concentration de *Dinophysis* dans l'eau et toxicité des coquillages. Selon KAT (1989a), les résultats obtenus en France, Hollande et Scandinavie montrent (Fig. 30) que 200 cellules /l ou plus, mais à 20°C, n'entraînent pas de toxicité, alors que 30 cell./l peuvent entraîner une forte toxicité à partir de 10°C (voir plus loin à propos de la toxicité).

Dans ce cadre, les conditions météorologiques ont une part dans l'établissement d'une colonne d'eau stable : temps clair, vents faibles, précipitations ayant précédé l'apparition du bloom (PAULMIER *et al.*, 1985 ; LASSUS *et al.*, 1985 a-b ; MARANDA & SHIMIZU, 1987). Enfin, le rôle de la circulation marine est invoqué à plusieurs reprises comme facteur d'accumulation passive des cellules le long de fronts ou dans des zones côtières semi-fermées, qu'il s'agisse de courants océaniques (Japon, Skagerrak) ou de courants résiduels locaux (Bretagne sud, port d'Antifer, baie de Seine, baies de Mutsu et de Kesenuma).

Tableau 10 : Corrélations de rang entre *Dinophysis* et sels minéraux. Le Havre, 1984 et 1985. Méthode de Spearman d'analyse non paramétrique (S = surface ; F = fond) (de CREMOUX, 1988).

Paramètre corrélé à <i>Dinophysis</i>		Coefficient de corrélation de rang de Spearman	Niveau de significativité (résultat significatif à <5 %)
NO ₃	1984 S	- 0,27	0,01
	1984 F	+ 0,08	0,48
	1985 S	- 0,57	0,0000
	1985 F	- 0,56	0,0000
NO ₂	1984 S	- 0,31	0,006
	1984 F	+ 0,40	0,0005
	1985 S	- 0,54	0,0000
	1985 F	- 0,51	0,0000
NH ₄	1984 S	- 0,28	0,01
	1984 F	+ 0,50	0,0000
	1985 S	- 0,22	0,06
	1985 F	- 0,28	0,01
PO ₄	1984 S	+ 0,17	0,12
	1984 F	+ 0,02	0,84
	1985 S	+ 0,44	0,0001
	1985 F	+ 0,35	0,002

Facteurs chimiques : macro- et micro-nutrilites

Les corrélations directes entre les concentrations de *Dinophysis* spp. et les nutrilites sont difficiles à mettre en évidence. Il est généralement admis que les dinoflagellés sont capables de se développer dans des milieux pauvres en nutrilites (GILSON, 1937 ; MARGALEF, 1956, 1984). Cependant, des relations indirectes peuvent exister dans la mesure où 1) ces protistes s'accumulent souvent l'été sur la discontinuité entre les eaux chaudes superficielles et les couches froides profondes riches en nutrilites et 2) leur maximum saisonnier intervient souvent après un bloom de diatomées qui auront au préalable épuisé les nutrilites disponibles. La première observation est valable pour *D. fortii* (FUKUYO, 1986) dont les plus fortes concentrations sont observées dans les zones de contact avec les eaux riches de l'Oyashio et la deuxième l'est pour *D. acuminata* qui apparaît souvent après un bloom de diatomées *in situ* ou en enceintes expérimentales (LASSUS *et al.*, 1985b ; BROCKMAN *et al.*, 1977). Des essais de corrélation directe entre les densités de *Dinophysis* exprimées en log et les valeurs mesurées de nitrates et phosphates au moment du prélèvement ont été réalisés à plusieurs reprises en Bretagne sud et en Normandie. Aucun coefficient de corrélation partielle significatif avec NO₃ et PO₄ n'a pu être mis en évidence en juin 1988 au cours d'une campagne sur les littoraux breton, vendéen et charentais. En 1983, en baie de Vilaine, CLEMENT (1985) trouve des coefficients de corrélation partiels significatifs entre les phosphates et le logarithme de la concentration en *Dinophysis* ($r = - 0,62$ pour 5 stations échantillonnées de juin à août). En 1984 et 1986, les droites de régression entre phosphates et concentration (log) de *Dinophysis* spp. correspondaient respectivement à des coefficients de $- 0,54$ et $- 0,62$ pour la même zone d'étude (P. TRUQUET, *comm. pers.*) aux stations estuariennes. Enfin, les données en azote et phosphore minéraux recueillies journalièrement à Antifer en 1984 et 1985 par le laboratoire municipal du Havre ont permis d'établir les corrélations de rang entre *Dinophysis* cf. *acuminata* et nitrates, nitrites, ammoniacque et phosphates (Tabl. 10). Dans ce cas, on observe des corrélations négatives avec les différentes formes d'azote minéral et pas de corrélation avec les phosphates (de CREMOUX, 1988).

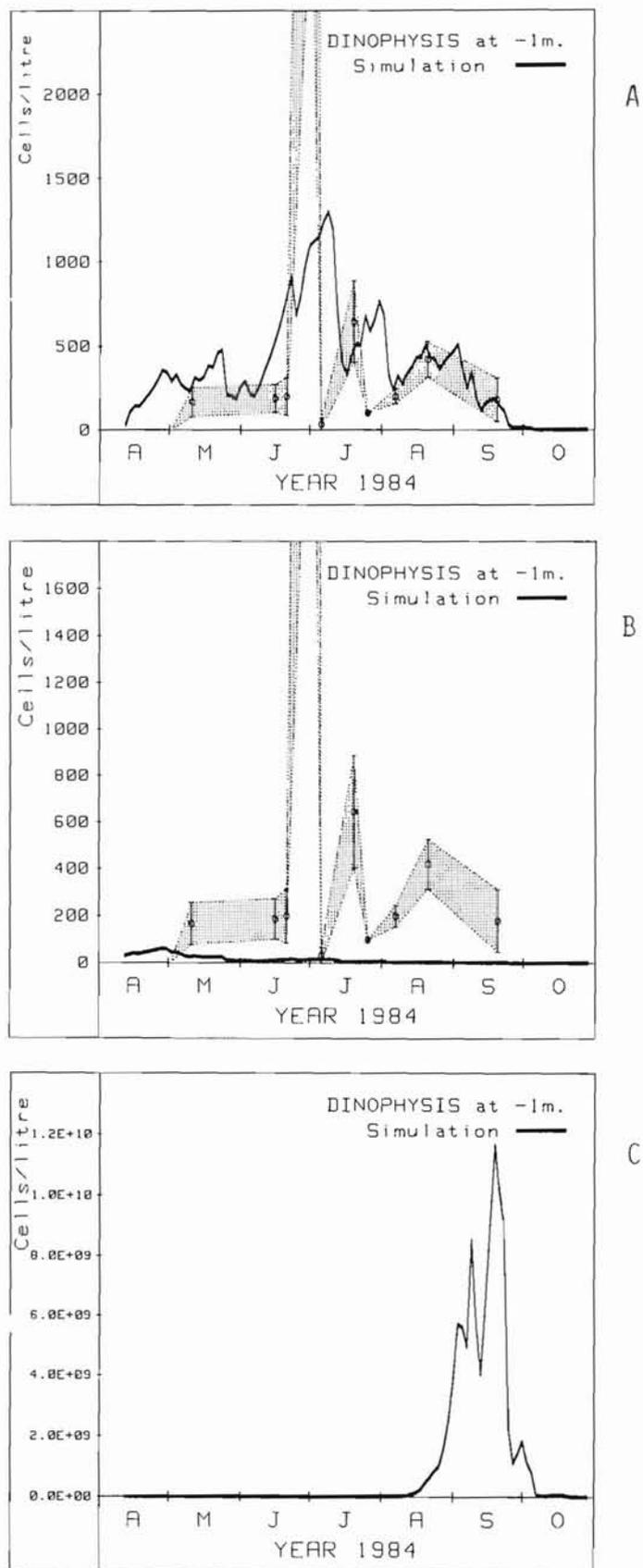


Figure. 31 — Simulation du taux de croissance de *Dinophysis* sp. en baie de Vilaine pendant l'été 1984.
 a : simulation à 1 m (partie hachurée : observations réelles avec valeurs extrêmes) ;
 b : même simulation mais sans introduire la migration dirune dans le modèle ;
 c : même simulation mais sans limitation par les nutrilités
 (échelle différente pour les concentrations cellulaires). In MENESGUEN *et al.* (1990).

Il ressort de ces différents résultats une quasi-impossibilité à trouver une relation directe avec les macro-nutrilités. Cependant, une relation décalée dans le temps, ou faisant intervenir les flux de nutrilités plutôt que leurs concentrations instantanées, peut exister. Dans ce cas, des séries de mesures régulières au cours de campagnes hydrographiques seraient nécessaires. Par défaut, la démarche consistant à simuler les variations du taux de croissance des *Dinophysis* en baie de Vilaine en tenant compte à la fois des paramètres environnementaux et des contraintes biologiques propres au genre a été retenue et testée à travers un modèle écologique (BOUTIBONNES, 1987 ; de CREMOUX, 1988 ; MENESGUEN *et al.*, 1990). En prenant comme référence l'année 1984, une bonne simulation des variations de densité observées à 1 m en baie de Vilaine pendant la période allant d'avril à octobre a été obtenue (Fig. 31) bien que certains paramètres biologiques (taux de croissance maximal, quotas intra-cellulaires d'azote et phosphore) aient été approchés d'après les valeurs données dans la littérature. Par ailleurs, ce type de modèle (MENESGUEN *et al.*, 1989) a permis de tester différentes hypothèses jugées, *a priori*, raisonnables d'après la littérature relative au phytoplancton. Il a été possible, par exemple, de montrer qu'en l'absence de migration verticale, on ne peut obtenir de bloom de *Dinophysis* (Fig. 31) mais qu'à l'inverse, avec migration verticale et sans limitation par les nutrilités, la croissance pourrait être extrêmement rapide. Dans la mesure où le stock de phosphore se reconstitue assez rapidement l'été en baie de Vilaine, une limitation par les nitrates pourrait être envisagée. Néanmoins, des données complémentaires (quotas intracellulaires de N et P en milieu pauvre ou enrichi) acquises à partir de cultures de *Dinophysis* sont nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

En ce qui concerne les micro-nutrilités, aucun résultat expérimental ne permet d'établir une relation entre le développement de *Dinophysis* et certains facteurs reconnus pour avoir un rôle dans la multiplication des dinoflagellés : fer et cuivre chélatés, vitamine B12, acides nucléiques (OKAICHI, 1983). Quelques rares essais fructueux de culture font état (R. GUILLARD, *comm. pers.*) de l'utilisation de citrates de fer, manganèse et zinc.

Intégration dans les communautés planctoniques

L'intégration des espèces appartenant au genre *Dinophysis* dans les communautés phytoplanctoniques au travers des successions saisonnières est évidemment aussi importante à considérer que l'ensemble des conditions hydrologiques rencontrées pendant les blooms. On peut néanmoins aborder ce problème d'au moins deux façons : 1) recherche des espèces associées —en particulier les dinoflagellés— partageant la même niche écologique et 2) détermination d'une ou plusieurs espèces "indicatrices" dont le maximum saisonnier interviendrait régulièrement peu de temps avant le maximum de *Dinophysis* et dont l'apparition aurait donc une valeur prédictive.

Dans le premier cas, il s'avère que des communautés dominées par *Prorocentrum* sont souvent citées comme accompagnatrices de *Dinophysis*. HOLLIGAN *et al.* (1980) déterminent par analyse de correspondances un groupe *Prorocentrum micans* dont les espèces constitutives : *Ceratium fusus*, *C. furca*, *Dinophysis acuminata* et *D. acuta* sont étroitement liées lors d'échantillonnages de surface près des îles Britanniques en juillet 1977. Par contre, *D. dens* et *D. norvegica* sont reliés à un groupe phytoplanctonique dominé par *Ceratium lineatum*. Lors d'expériences en enceintes *in situ* réalisées à Heligoland (RFA) par BROCKMANN *et al.* (1977), le développement de *D. acuminata* était concomitant de celui de *Prorocentrum micans* et survenait après un bloom à diatomées (*Lauderia borealis*). Les auteurs notent que *D. acuminata*, bien que présent pendant les 28 jours d'expérience, présentait des variations notables de biomasse (70 000 cell./l), de répartition verticale et de taux de croissance (0,2 à 0,8 /j). Une corrélation de rang (Spearman) positive est trouvée par ces auteurs avec *Diplopeltopsis minor*, *Chaetoceros compressus* et *Pyrophacus horologium*. En Hollande, KAT *et al.* (1982) observent une association à *D. acuminata*, *P. micans* et *P. minimum*, tandis qu'en Espagne (MARINO *et al.*, 1985) *D. acuminata* apparaît en même temps que *P. micans* et *P. balticum*. Pour ce qui concerne les observations effectuées sur les côtes françaises (LASSUS *et al.*, 1985b), les blooms de *D. cf. acuminata* ou *Dinophysis* spp. sont souvent associés avec des développements importants de *Prorocentrum micans* (corrélations : 0,68 et 0,55 respectivement en 1983 et 1984) en baie de Vilaine et *P. minimum* ou *P. triestinum* en baie de Seine. Il semble donc bien que l'on puisse établir une certaine similitude entre les besoins physiologiques des deux genres *Prorocentrum* et *Dinophysis*.

Peu de données existent concernant la notion d'espèces indicatrices, si ce n'est dans les travaux japonais (OZAKA, 1985). *D. acuminata* et *Gonyaulax spinifera* apparaîtraient en baie de Mutsu régulièrement un mois avant le développement maximal de *D. fortii* (Fig. 32). Selon IGARASHI (1985), il y a de 5 à 28 jours d'écart, sur les côtes de Sanriku, entre le moment où *D. fortii* excède 20 cellules/l (quantité considérée comme suffisante pour contaminer les coquillages) et celui où *D. acuminata* atteint 10 cell./l. Ces données ne sont apparemment pas utilisées au Japon comme paramètres déterminants de modèles prédictifs, mais viennent en soutien aux observations hydrologiques régulièrement effectuées en vue de prévoir les augmentations de concentration de *D. fortii*. En France, l'analyse de données de 1983-84 en baie de Vilaine montre que des paramètres, tels que : précipitations importantes au printemps et augmentation brutale des températures de surface, entraînent généralement des eaux colorées à diatomées consommatrices de sels nutritifs. Les maximums de *Dinophysis*, excédant rarement 10^3 cellules par litre, sont décelables après le déclin des diatomées (Fig. 27), mais sans corrélation apparente avec les couples température/salinité. L'hypothèse d'un rôle de substances émises lors du déclin des diatomées sur la croissance de *Dinophysis* demande à être vérifiée expérimentalement. Par ailleurs, il n'est pas nécessaire que les silicates soient à de faibles taux pour observer des blooms de *Dinophysis*.

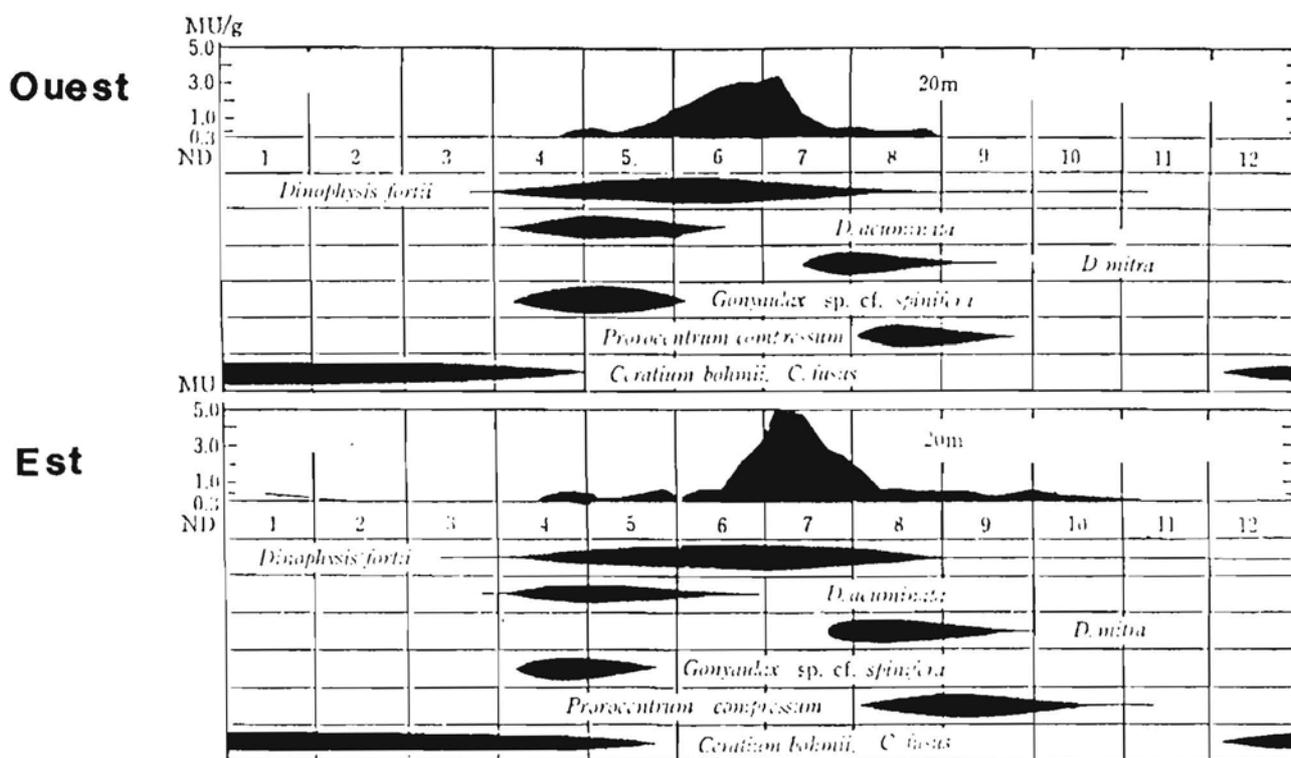


Figure 32 — Toxicité des pectinidés (en Unités Souris/g) et apparition à 20 m de différentes espèces de dinoflagellés en 1981 dans la baie de Mutsu (Japon). In OZAKA *et al.*, 1985.

Enfin, à titre indicatif et bien que trop peu d'éléments permettent actuellement de connaître les relations entre *Dinophysis* et le zooplancton, TURNER & ANDERSON (1983) ont montré que sur les côtes nord américaines, le dinoflagellé toxique *Gonyaulax tamarensis* était consommé par un copépode et une larve de polychète. Le taux de broutage a augmenté avec la concentration en *Gonyaulax*, mais on a remarqué que *Dinophysis acuminata*, autre dinoflagellé présent pendant le bloom, n'était pas consommé par les herbivores, même à une concentration de 10^5 cell./l. Il est prématuré de généraliser cette observation (validée par un test *t*) aux rapports proie-prédateur relatifs à *Dinophysis* pendant les blooms estivaux mais cet exemple indique, du moins, l'importance des études globales prenant également en compte l'échelon trophique secondaire.

NUISANCES ET TOXICITÉ

Historique des intoxications mondiales de DSP depuis 1961

L'apparition de gastro-entérites après consommation de bivalves, alors que l'origine bactérienne ne peut être invoquée, n'est pas un phénomène récent même si, en France, il n'a été reconnu officiellement qu'en 1983. C'est, en effet, cette année-là qu'environ 3 000 personnes ont été intoxiquées par DSP sur les côtes sud bretonnes et normandes, mais des intoxications similaires, également dues aux moules, avaient été répertoriées en baie de Vilaine en 1978 et 1981. Le réseau de surveillance mis en place en 1984 a conduit, de même qu'en Espagne, à fermer des établissements conchylicoles entre 1985 et 1987 afin de prévenir tout risque d'intoxication. Plusieurs espèces coexistent (*D. cf. acuminata*, *D. cf. norvegica*, *D. sacculus*) mais la toxicité relative de chacune n'a pas encore été clairement établie, tandis que les blooms à *Dinophysis* révèlent d'une année sur l'autre, sinon une certaine augmentation, du moins une extension vers des zones non contaminées en 1983 (Charente-Vendée et littoral méditerranéen). Mais l'histoire du DSP ne commence pas en France.

Aux **Pays-Bas** en 1961, des centaines de gastro-entérites avec vomissements et diarrhées sont observées chez des consommateurs de moules (KORRINGA & ROSKAM, 1961). Parmi les espèces phytoplanctoniques présentes dans l'eau et le tractus digestif des bivalves, on relevait *Dinophysis acuminata*, *Prorocentrum micans* et *P. redfieldii*. Ce phénomène s'est répété en 1971, 1976, 1979 et 1981 avec, à chaque fois, la présence de *D. acuminata* et entre 25 et 100 cas d'intoxication. Bien que les concentrations de *D. acuminata* fussent de l'ordre de 25 000 cellules/l lors de ces manifestations, des observations récentes (M. KAT, *comm. pers.*) font état de seuils aussi bas que 50 cell./l pour observer une contamination des mollusques.

En **Espagne**, les premiers cas de DSP ont été notés en 1978, puis en 1979 et 1981 avec 5 000 personnes intoxiquées (MARINO *et al.*, 1985 ; FRAGA *et al.* 1984). Le réseau de surveillance mis en place a permis de détecter la toxicité et de fermer temporairement la vente des moules en 1982 et 1983. Les espèces associées étaient *D. acuminata*, *D. acuta*, *D. caudata* et *D. rotundata*, les deux premières pouvant dominer alternativement lors des contaminations.

En **Suède**, malgré une mention faite en 1983 de gastro-entérites liées à la consommation de moules, ce n'est qu'en 1984 (KROGH *et al.*, 1985) que le premier cas de DSP est reconnu. Les espèces constituant le bloom étaient *D. acuta* (1 000 à 23 000 cell./l), *D. norvegica* (20 000 cell./l) et *D. acuminata* (1 000 à 9 000 cell./l). La toxicité des moules (plus de 170 unités-souris par kg de chair) a perduré jusqu'en avril 1985, ce taux très lent de décontamination étant attribué au métabolisme plus bas des coquillages pendant l'hiver.

En **Norvège**, des cas de DSP auraient été observés en 1968 mais sans identification de l'agent étiologique. Plusieurs centaines de personnes sont ensuite intoxiquées en 1984 (DAHL & YNDESTAD, 1985), les espèces responsables étant principalement *D. acuta* et *D. norvegica*.

Mais c'est au **Japon** que l'essentiel des travaux relatifs à des intoxications DSP a été réalisé. En 1976 et 1977, 164 personnes sont intoxiquées après avoir consommé des moules et des coquilles Saint-Jacques dans le district de Tohoku (YASUMOTO *et al.*, 1978). Les symptômes seront les mêmes que dans les autres pays touchés par le DSP : diarrhées, nausées et vomissements dans un délai de 30 minutes à quelques heures selon la gravité des cas. Les patients se rétablissent généralement en trois jours. L'espèce responsable : *D. fortii*, sera identifiée en 1980 (YASUMOTO *et al.*, 1980). La toxine liposoluble qu'elle produit est accumulable surtout dans l'hépatopancréas des coquillages et, dans une moindre mesure, dans les branchies. Le test-souris utilisé par T. Yasumoto sera repris en méthode de routine et officialisé par les Japonais d'abord, puis par d'autres pays européens. La dose minimale de toxine nécessaire pour tuer une souris après injection intra-péritonéale en 24 h étant définie comme l'unité-souris (U.S.), des données épidémiologiques montrent qu'une dose aussi faible que 12 U.S. peut causer une intoxication chez l'homme. Les moules sont généralement les coquillages les plus toxiques, avec les pectinidés, alors que les huîtres ne sont que légèrement contaminées. Bien que la toxine (la DTX1 dans ce cas) ne soit pas éliminée par la cuisson, la toxicité des pectinidés peut être supprimée en enlevant l'hépatopancréas. Un réseau de surveillance a été mis en place dès 1978 au Japon et, lorsque la toxicité excède 0,05 US/g de chair, les coquillages sont interdits à la vente. Le seuil de concentration cellulaire de *D. fortii* est officiellement fixé à 200

cell./l comme limite sanitaire pour la contamination des coquillages mais d'autres travaux font état de 20 cell./l. Le réseau de surveillance japonais a réduit considérablement le nombre d'intoxications puisque 800 cas seulement sont attribués au DSP entre 1976 et 1981 (Fig. 33).

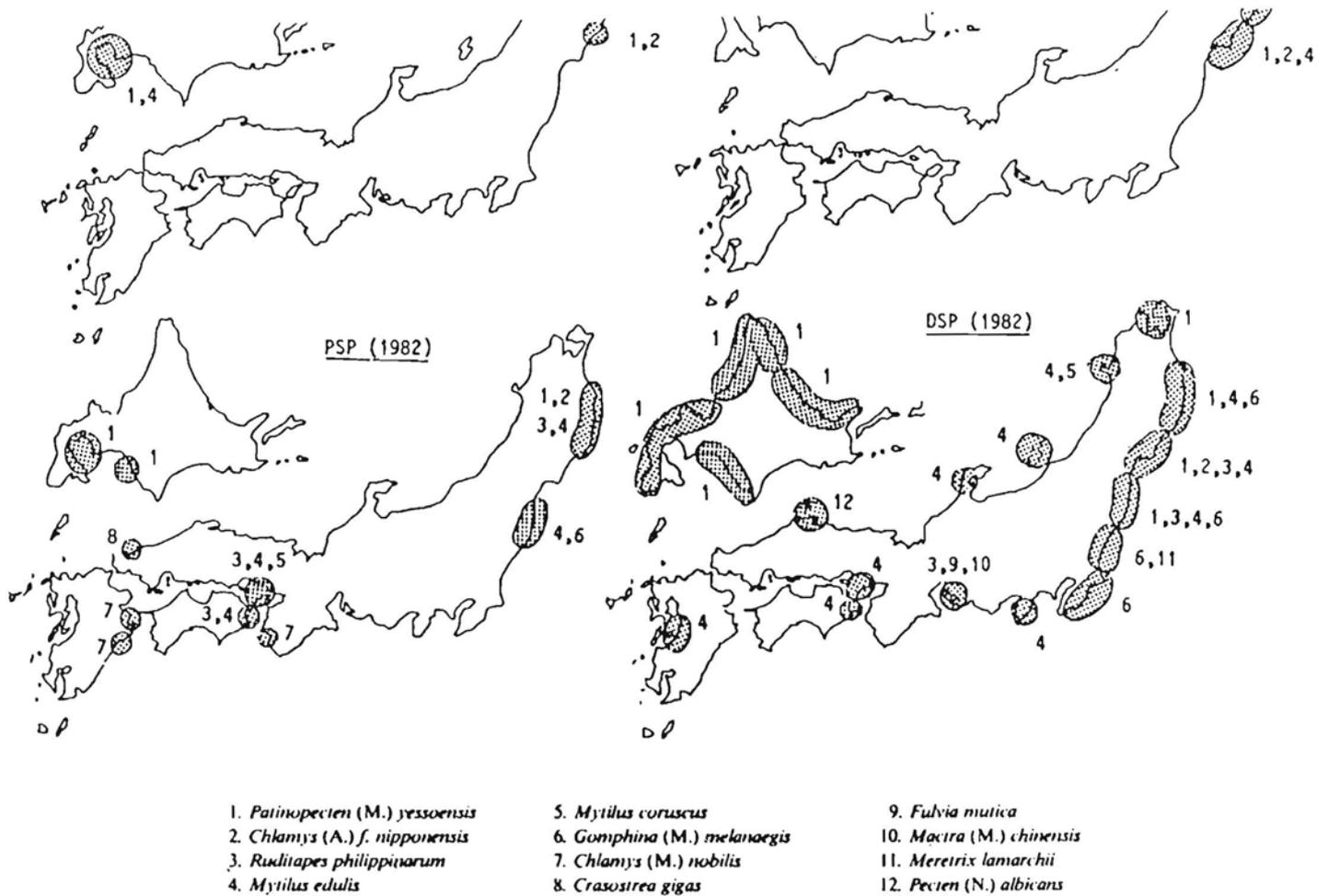


Figure 33 — Localisation des principales espèces conchylicoles contaminées par PSP et DSP en 1978 et 1982 sur les côtes du Japon (ANRAKU, 1984).

Aux États-Unis, le nombre d'intoxications diarrhéiques augmente dans la région de New York et le New Jersey, de 31 cas en 1980 à 1 951 en 1983 (STAMMAN *et al.*, 1987). Une corrélation entre gastro-entérites et la présence de *D. acuminata*, et *D. acuta* et *D. norvegica* est trouvée en 1983 dans les eaux de l'État du Maine (FREUDENTHAL & JIJINA, 1988). De ce fait, pendant deux années consécutives, une surveillance du DSP dans les moules est réalisée en baie de Narragansett (MARANDA & SHIMIZU, 1987) sur la base du test-souris et des dénombrements de *Dinophysis* dans l'eau. Un résultat positif est trouvé en septembre 1984, avec une population de dinoflagellés dominée par *D. acuminata* ; les auteurs ont calculé qu'environ $5,4 \cdot 10^5$ cellules de cette espèce étaient nécessaires pour produire une unité-souris. Selon FREUDENTHAL & JIJINA (1988), les personnes exposées au DSP ne développent pas d'immunité vis-à-vis de ces intoxications et les variations individuelles de sensibilité à la toxine sont grandes (UNDERDAL *et al.*, 1985). Enfin, l'activité tumorale rapportée pour l'acide okadaïque et la DTX₁ (FUJIKI *et al.*, 1987 ; SUGANUMA *et al.*, 1988) rend dangereuse l'absorption chronique de ces toxiques, même à faibles doses.

Le nombre de pays touchés par des intoxications de type DSP s'est rapidement accru ces dernières années. On peut citer la Thaïlande avec *D. caudata* (SUDARA *et al.*, 1984), la côte ouest de l'Inde de 1984 à 1986 avec également *D. caudata* (SEGAR *et al.*, 1988 ; KARUNASAGAR *et al.*, 1989 a-b), le Chili en 1979 avec *D. acuta* (AVARIA 1982), le Portugal en 1987 et 1988 avec *D. sacculus*,

D. acuta et *D. acuminata* (FRANCA, 1989), l'Irlande en 1984 (32 000 cell./l de *D. acuminata*) et également en 1988 (*D. acuminata* et *D. acuta* : J. DOYLE, *comm. pers.*).

En résumé, on peut dire que les intoxications DSP semblent s'étendre géographiquement et, peut-être également, en fréquence depuis dix ans. De plus, la durée de la toxicité s'étend, en particulier en hiver dans les pays scandinaves ; lorsque *Dinophysis* spp. et *Protogonyaulax (Alexandrium) tamarensis* apparaissent ensemble, le diagnostic se trouve compliqué, les symptômes PSP interférant avec le DSP pendant le test-souris (FREUDENTHAL & JIJINA, 1985). Les coquillages contaminés peuvent être très divers : *Mytilus edulis*, *M. coruscum*, *Patinopecten yessoensis*, *Chlamys nipponensis akazara*, *Tapes japonica*, *Gomphira melanaegis*, *Mercenaria mercenaria* et *Mya arenaria* (YASUMOTO *et al.*, 1984 ; FREUDENTHAL & JIJINA, 1988), avec des niveaux de toxicité toujours globalement plus faibles pour les huîtres et les coques (KAT *et al.*, 1982) ; la toxicité n'est pas affectée par la cuisson des mollusques.

Tableau 11 : Symptomatologie des intoxications DSP d'après plusieurs sources (YASUMOTO *et al.*, 1984 ; KAT *et al.*, 1982 ; (FREUDENTHAL & JIJINA, 1985 ; Dr Aullen, *comm. pers.* ; UNERDAL & YNDESTAD, 1985).

Symptômes	Hollande	Suède	USA	Japon	France
Diarrhées	+	+	+	92 %	100 %
Vomissements	+	+	+	80 %	38 %
Douleurs abdominales	+	+	+	53 %	94 %
Maux de tête		+			20%
Brûlures d'estomac			+		
Fièvre		+			38 %
Frissons				10 %	
Délais d'apparition	7 h	12 h	2-4 h	4 h	< 12 h

Pathologie des intoxications

Dans la mesure où les autres gastro-entérites liées à l'alimentation ont des symptômes très similaires à ceux du DSP (par exemple, le virus Norwalk) le moment d'apparition et la durée des symptômes sont critiques pour le diagnostic du DSP. C'est pourquoi des recherches épidémiologiques rétrospectives sont de plus en plus réalisées à travers le monde sur des cas anciens déclarés "empoisonnements non identifiés par moules ou coquillages" (FREUDENTHAL & JIJINA, 1988). Afin d'éviter toute confusion, nous avons reproduit plus précisément (Tabl. 11) la description des différents symptômes DSP par plusieurs auteurs. Il ressort de ce bilan que certains symptômes tels que : fièvre, frissons et brûlures d'estomac ne sont pas constants. Quant à la durée d'incubation (Fig. 34), elle peut varier considérablement autour d'une moyenne de 4 h (NONOMURA *et al.*, 1983).

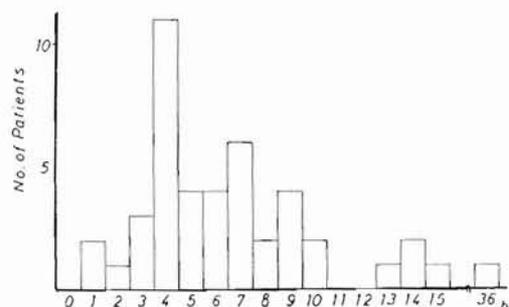


Figure 34 — Périodes d'incubation avant apparition des symptômes DSP chez les individus intoxiqués par l'absorption de coquilles Saint-Jacques dans la préfecture de Gifu (Japon). In NONOMURA *et al.*, 1983.

De nombreux cas d'intoxication DSP ont été répertoriés dans le monde, mais il est extrêmement rare de trouver une enquête épidémiologique permettant de faire la relation entre la symptomatologie humaine et la toxicité des coquillages. Nous ne pourrions commenter qu'un seul exemple donné par NONOMURA *et al.* (1983) et concernant des intoxications DSP survenues en 1982 dans la préfecture de Gifu (Japon). On constate (Tabl. 12) que tous les résultats correspondent à plus de 12 U.S. ingérées et se traduisent sans exception par des diarrhées accompagnées de nausées, vomissements et douleurs abdominales à partir de 27 U.S. Toutefois, ces données se réfèrent exclusivement à la coquille Saint-Jacques japonaise (*Patinopecten yessoensis*).

Tableau 12 : Corrélation entre les tests souris réalisés à partir d'hépatopancréas (HP) de coquilles Saint-Jacques (U.S.) et les symptômes chez les consommateurs. (Préfecture de Gifu, Japon).

N° lot	Individus (âge, sexe)	Nombre de coquillages ingérés	Poids moyen des HP (en g)	Toxicité (US) par g total	Principaux symptômes () = fréquence	
b	42 M	9	1.36	13.4	164	diarrhée (30)
b	20 M	9			164	diarrhée (10), nausées
b	43 M	5			91	diarrhée (5)
b	73 M	6			109	diarrhée (8), vomissement (3)
b	6 M	1			18	diarrhée (3)
f	25 F	3	1.19	7.1	25	diarrhée (4), vomissement (3)
f	21 F	4			34	diarrhée (6), nausées
f	19 F	4			34	diarrhée (5), nausées
g	58 M	7	1.31	10.3	94	diarrhée (9), douleur abdominale
g	52 F	6			81	diarrhée (8), douleur abdominale
g	23 M	5			67	diarrhée (6), douleur abdominale
g	33 F	6			81	diarrhée (4), douleur abdominale
g	38 M	2			27	diarrhée (4), nausées
g	9 M	6			81	diarrhée (7), vom. (4), nausées
g	8 F	2			27	diarrhée (1), douleur abdominale
g	47 M	5			67	diarrhée (5), nausées
g	42 F	5			67	diarrhée (5), vom. (10), nausées
g	66 F	5			67	diarrhée (5), vom. (4), nausées
g	45 M	6			81	diarrhée(7), nausées, douleur abdom.
g	64 F	4			54	diarrhée (6).

Réseaux de surveillance

Le développement d'espèces phytoplanctoniques toxiques semble être de plus en plus fréquent sur les côtes européennes et s'accompagne de pertes économiques non négligeables imputables à la destruction partielle du cheptel conchylicole ou à la mévente qui suit l'interdiction de commercialiser des coquillages toxiques. Tous les pays concernés se sont donc trouvés rapidement devant la nécessité de développer des systèmes de surveillance nationaux s'appuyant d'abord directement sur l'analyse des toxines dans les fruits de mer puis, de plus en plus, sur un réseau d'observation prenant en compte toutes les espèces phytoplanctoniques susceptibles d'être nuisibles ou reconnues comme telles (MARCAILLOU-LE BAUT & BERTHOMÉ, 1990). Le premier réseau de surveillance européen a été mis en place pour le PSP en 1968 dans le sud-est de l'Ecosse. Puis, en 1976, à la suite d'intoxications également de type PSP, l'Espagne a développé un système de surveillance qui a été étendu au DSP (*Dinophysis* spp. et *Prorocentrum lima*) en 1981. De même, confrontés au problème du DSP (*Dinophysis acuminata*), les Pays-Bas ont conçu un réseau de surveillance en 1979, puis la France (*Dinophysis* spp.) à partir de 1984 (voir Fig. 80, à la fin de cet ouvrage ; Anon., 1990), ainsi que l'Irlande (*D. sacculus*) la même année. Enfin, en 1986, le Portugal a, lui aussi, procédé à une surveillance DSP pour les espèces *D. acuta*, *D. sacculus* et *Prorocentrum lima*.

Ces différents pays procèdent en même temps à la détection des autres espèces toxiques du phytoplancton (PSP, ichthyotoxicité). Bien que certains pays soient favorables à la surveillance préliminaire des espèces phytoplanctoniques, ils ne la pratiquent pas (Italie, Belgique), l'effort consenti à ce type de surveillance étant généralement lié à l'importance et aux effets économiques des contaminations. La Hollande, la RFA et l'Angleterre ont néanmoins réalisé, ou procèdent encore, à des campagnes ponctuelles de surveillance phytoplanctonique. Seule, l'Angleterre (AYRES & CULLUM, 1978) pratique l'observation des contenus stomacaux de moule, cette pratique ayant été abandonnée par les autres Etats, compte tenu de la durée des observations et de la difficulté de détecter des espèces à thèque fine. L'échantillonnage dans la colonne d'eau est généralement effectué à la bouteille à prélèvement (Irlande, France), au filet à plancton (Espagne) ou avec les deux méthodes (Portugal). Quant aux fréquences de prélèvement, elles sont évidemment fonction de la période d'apparition des espèces toxiques et de leur vitesse de développement : mensuelle à hebdomadaire en période d'alerte ou de contamination.

Pour ce qui est de la surveillance de la toxicité dans les coquillages, selon les pays considérés, les prélèvements ont lieu sur les lieux de gisement et sont réalisés soit de façon systématique en même temps que les prélèvements d'eau, soit en période de contamination uniquement, soit de façon régulière et sans prélèvements d'eau (MARCAILLOU-LE BAUT & BERTHOMÉ, 1989). Pour ce qui concerne plus particulièrement le DSP, la réouverture des zones conchylicoles fermées pour contamination s'opère à la suite de deux tests souris successifs négatifs, ceci en Irlande, au Portugal et en France.

Les méthodes d'analyse phytoplanctonique classiques (méthode Uthermöhl) sont assez bien normalisées ; elles pourront être complétées ou remplacées, dans l'avenir, par des méthodes automatisées (détection immunologique, analyse d'image, cytofluorimétrie). En revanche, les méthodes de détection des toxines sont actuellement très diverses, particulièrement en Europe où la méthode officielle japonaise (test-souris de YASUMOTO *et al.*, 1980) n'a été reprise que dans quelques pays (Espagne, Suède, France) ; ces différents procédés vont être abordés dans les paragraphes suivants. Il faut néanmoins savoir que les décisions de fermeture des zones de production conchylicole contaminées par DSP sont liées au dépassement des seuils de salubrité déterminés par ces méthodes (Tabl. 13), d'où une certaine difficulté à estimer précisément le risque de contamination sur les coquillages d'importation.

Tableau 13 : Seuils de salubrité et seuils toxiques exprimés en acide okadaïque (A.O.) ou en unités-souris (U.S.) pour quelques pays (Nd : non déterminé)

Pays	Seuils de salubrité	Seuils toxiques
Suède	2 µg A.O./g hépatopancréas 60 µg A.O./100 g chair (domestique) 40 µg A.O./100 g chair (exportation)	> 4 µg A.O. /g
Japon	4 µg A.O./g hépatopancréas 0,5 U.S. /g hépatopancréas 5 U.S./100 g chair	12 U.S.
France	survie 5 h des souris (méthode japonaise) 2-4 µg A.O./g hépatopancréas	Nd

Les toxines

Elles appartiennent à trois familles de molécules qui se concentrent plus particulièrement dans les glandes digestives des mollusques. La connaissance de leur structure et, pour certaines, le dosage et l'étude toxicologique, sont l'objet de recherches en cours.

Dinophysistoxines (DTX)

Elles ont été nommées ainsi par YASUMOTO *et al.* (1980) quand ceux-ci ont montré la toxicité d'une fraction sélectionnée de phytoplancton contenant essentiellement *Dinophysis fortii*. La toxine la plus importante en quantité a été isolée par MURATA *et al.* (1982) à partir de moules infestées par *D. fortii* : elle a été appelée Dinophysistoxine 1 ou DTX 1. En comparant les différents spectres, MURATA put établir que la DTX 1 avait une structure pratiquement identique, à un groupe méthyl près, à celle de l'acide okadaïque (A.O.), polyether d'acide gras en C 38 qui a d'abord été isolé à partir d'une éponge (TACHIBANA *et al.*, 1981) puis du dinoflagellé marin *Prorocentrum lima* (MURAKAMI *et al.*, 1982). Enfin, YASUMOTO *et al.* (1984) ont montré l'existence d'une DTX 3 contenant un groupe acyl mais ayant en commun avec la DTX1 et l'acide okadaïque le même squelette de polyether d'acide gras (Fig. 35).

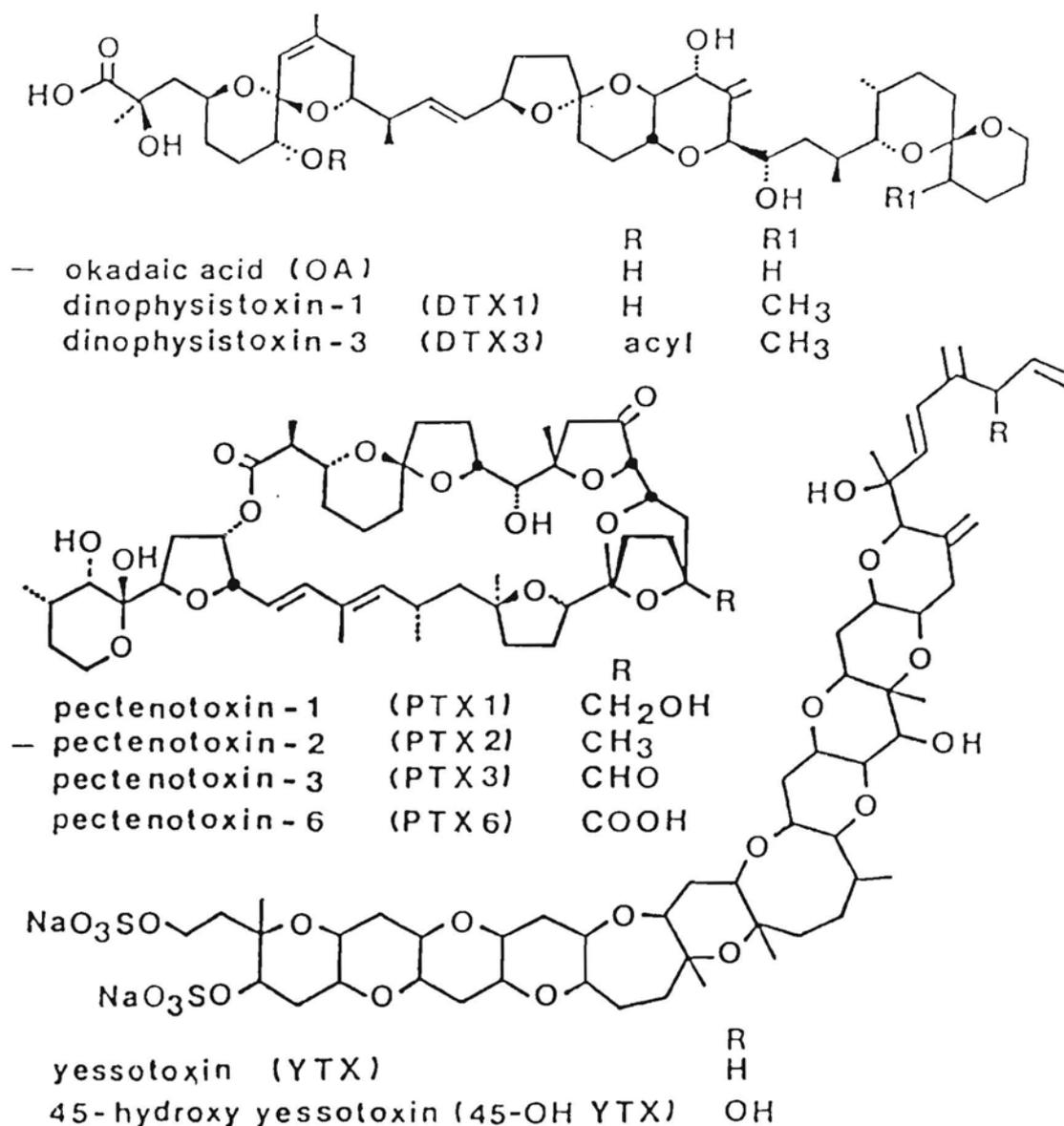


Figure 35 — Structure des toxines du poison diarrhéique.

Par manque de matériel purifié et de données analytiques, les transformations éventuelles de ces toxines sous l'effet de certains facteurs sont inconnues. On peut cependant affirmer que l'A.O. n'est pas détruit par la chaleur puisque des hétopancreas portés à ébullition pendant 163 minutes conservent une teneur en A.O. de moitié (EDEBO *et al.*, 1988).

La toxicité de cette famille de toxines est connue chez la souris : les doses létales (24 heures) pour une souris de 20 g sont respectivement de 200 g pour l'A.O. et de 160 g pour la DTX 1. En outre, des études physiologiques sur des préparations d'intestins isolés (HAMANO *et al.*, 1985) et des études histopathologiques (TERAO *et al.*, 1986) ont précisé le mode d'action de la DTX 1 et confirmé sa responsabilité dans les symptômes diarrhéiques ; ceux-ci sont similaires à ceux observés en cas d'intoxication par les bactéries *Botulinum* C2 ou *Clostridium difficile*. L'organe-cible de la DTX 1 est l'intestin grêle où elle provoque une accumulation de fluide en agissant, semble-t-il, sur la perméabilité vasculaire. L'incubation est courte, ce que l'on observe bien dans la symptomatologie humaine qui diffère d'une contamination par *Escherichia coli*.

HAMANO *et al.* (1985) ont établi une comparaison de toxicité entre les différentes molécules de cette famille (Tabl. 14) ; il en ressort que la DTX 3 serait plus toxique que la DTX 1 et l'A.O., mais cette toxine est en moins grande quantité dans les échantillons de coquillages japonais. Par contre, dans les échantillons de coquillages européens (France, Suède, Hollande et Espagne), le poisson diarrhéique est essentiellement l'A.O. (KUMAIGAI *et al.*, 1986) sauf en Norvège où, dans certains sites, on trouve de la DTX 1 associée à des toxines encore non identifiées (LEE *et al.*, 1988). Le fait que, dans certains cas, la teneur en A.O. peut expliquer la toxicité globale suggère que les autres composés peuvent être labiles.

Tableau 14 : Résultats du test diarrhéique sur souriceaux avec différentes toxines (HAMANO *et al.*, 1985).

Toxine	Dose en Unités Souris				
	0,025	0,05	0,1	0,2	0,4
A.O.	-	-	+	+	+
DTX 1	-	-	+	+	+
DTX 3	-	+	+	+	+
PTX 1	-	-	-	-	-

Les effets diarrhéiques ne seraient pas les seuls symptômes induits par ces toxines. Ayant noté une fréquence élevée des cancers de l'estomac dans les pays consommateurs de coquillages éventuellement contaminés par les dinophysistoxines (Japon, Chili, Norvège, Hollande, Espagne, etc.), FUJIKI *et al.* (1987, 1988) ont eu l'idée de tester l'activité tumorale de l'acide okadaïque et de la DTX 1. Ils ont soumis ces toxines à un test de dépistage des substances promotrices de tumeurs dont les critères sont l'activité irritante et l'induction d'une enzyme dans l'épiderme de souris : l'ornithine décarboxylase (ODC) caractérise la présence de ces substances toxiques ; l'apparition de rougeurs (effet irritant) a été notée après badigeonnage de 1 µg d'A.O. ou de DTX 1. Puis ces chercheurs ont montré une relation positive entre l'activité de l'ODC et la quantité d'A.O. ou de DTX 1 appliquée sur l'épiderme : le maximum d'activité se situe à 10 µg par application pour les deux toxines, mais la DTX 1 a un pouvoir d'induction supérieur à celui de l'A.O. Il existe donc une corrélation entre l'apparition des irritations et l'augmentation d'activité de l'ODC.

De plus, en appliquant de l'A.O. ou de la DTX 1 (5 µg, deux fois par semaine) sur de l'épiderme de souris initialement traité par une substance cancérigène (7,12 diméthylbenz (a) anthracène ou DMBA), FUJIKI *et al.* (1987, 1988) ont obtenu un pourcentage moyen de souris porteuses de tumeurs de 83 % (15 souris par groupe) ; les souris-témoins traitées seulement avec le DMBA ou la DTX 1 ou l'A.O. n'ont pas présenté un nombre significatif de tumeurs. Ainsi, il apparaît clairement que l'A.O. et la DTX 1 ont un pouvoir promoteur de tumeur à peu près équivalent. L'acide okadaïque avait été isolé (TACHIBANA *et al.*, 1981) pour son activité cytotoxique *in vitro* sur culture de cellules KB et P 388 ; malheureusement, son activité cytotoxique *in vivo* sur leucémie lymphocytaire P 388 préalablement injectée à des souris s'est avérée décevante aux doses administrées.

Par la suite, la découverte d'une puissante action contracturante sur une préparation d'artère ombilicale humaine (SHIBATA *et al.*, 1982) a permis de classer l'A.O. parmi les antibiotiques ionophores. Bien que le mécanisme reste mal connu, la contraction engendrée par l'A.O. se développe

lentement et dure très longtemps après plusieurs rinçages du muscle. L'action contracturante ne semble pas agir par l'intermédiaire des canaux "calcium" (SHIBATA *et al.*, 1982) et paraît indépendante des mécanismes neuronaux. Par contre, l'A.O. inhibe fortement la phosphatase de la myosine des muscles lisses (TAKAI *et al.*, 1987).

Pectenotoxines

Ce groupe de toxines, isolé de coquillages tels que les "clams" (*Tapes japonica*) et les Pectinidés (*Patinopecten yessoensis*) par YASUMOTO *et al.* (1984) puis par MURATA *et al.* (1986), est très différent du précédent. Il comprend actuellement cinq composés reconnus par chromatographie sur couche mince et chromatographie liquide haute pression. La structure moléculaire de trois d'entre eux a pu être déterminée, mais un seul a pu être purifié et appelé pectenotoxine I ou PTX 1. Ces molécules ont en commun un squelette constitué d'un cycle lactone polyéther en C₃₃ (Fig. 35).

Comme HAMANO *et al.* (1985) l'ont montré, la PTX 1 ne provoque pas de diarrhée (Tabl. 14). On n'observe pas de changements pathomorphologiques et macroscopiques chez l'animal expérimental et, en particulier, pas de lésions intestinales. Par contre, TERAO *et al.* (1986) ont remarqué qu'après injection de 500 à 1 000 µg de PTX 1, le foie des souris devient congestionné et granuleux et la microscopie dévoile la formation anormale de vacuoles. Ces observations rappellent celles obtenues à partir de poison de la famille des phalloïdines (issues des champignons). Enfin, KUMAGAI *et al.* (1986) n'ont pas trouvé de PTX dans les échantillons européens.

Yessotoxines

Leur nom dérive de celui du coquillage à partir duquel elles ont été isolées : *Patinopecten yessoensis*. La molécule plane (Fig. 35) ressemble à celle des brevetoxines produites par le dinoflagellé *Gymnodinium breve*, à cause de la longue chaîne constituée de cycles carbonés (MURATA *et al.*, 1987). La dose létale sur souris en injection intra-péritonéale est de 100 µg/kg ; les yessotoxines seraient donc plus toxiques que les dinophysistoxines, mais elles ne provoquent pas d'effets diarrhéiques chez les souris, même à dose létale.

En Europe, pour le moment, ces toxines n'ont été identifiées qu'en Norvège dans des moules de la région de Sogndal qui contenaient aussi de la DTX 1 (LEE *et al.*, 1988), mais la recherche de ces toxines est trop récente pour nous permettre de conclure.

Tests biologiques de toxicité

Avant que les toxines n'aient pu être isolées, les tests biologiques ont été les seuls utilisés, avec des variantes selon les régions.

Test de létalité

C'est le test sur souris adulte, utilisé dans la détection du poison paralytique, mais adapté aux caractéristiques du poison diarrhéique par YASUMOTO *et al.* (1978). L'ensemble des toxines est extrait dans l'acétone à partir d'un aliquot d'hépatopancreas de coquillages. Après évaporation du solvant, le résidu sec est repris dans un volume d'eau connu de solution de tween. Un millilitre de cet extrait est injecté par voie intrapéritonéale à trois souris de 18-20 g. L'unité-souris est définie comme la dilution la plus grande qui tue les 2/3 des souris en 24 heures.

A partir d'un échantillon particulièrement toxique (moules d'Antifer en 1983), nous avons tenté d'établir une relation entre les temps de survie des souris en fonction des dilutions de l'extrait (MARCAILLOU-LE BAUT *et al.*, 1983). La courbe obtenue (Fig. 36) montre une grande dispersion quand la dose toxique devient sublétale. Autre inconvénient de ce test, l'unité souris déterminée à partir de nos échantillons n'est pas comparable à celle déterminée au Japon, la nature des toxines étant différente. De plus, si ce test a l'avantage de révéler une toxicité globale, il n'est pas spécifique des toxines diarrhéiques et il peut y avoir interférence avec des acides gras non toxiques pour l'homme par voie orale et toxiques pour la souris par voie intrapéritonéale (TAKAGI *et al.*, 1984).

Tests diarrhéiques

Ils sont basés sur une observation objective des symptômes diarrhéiques.

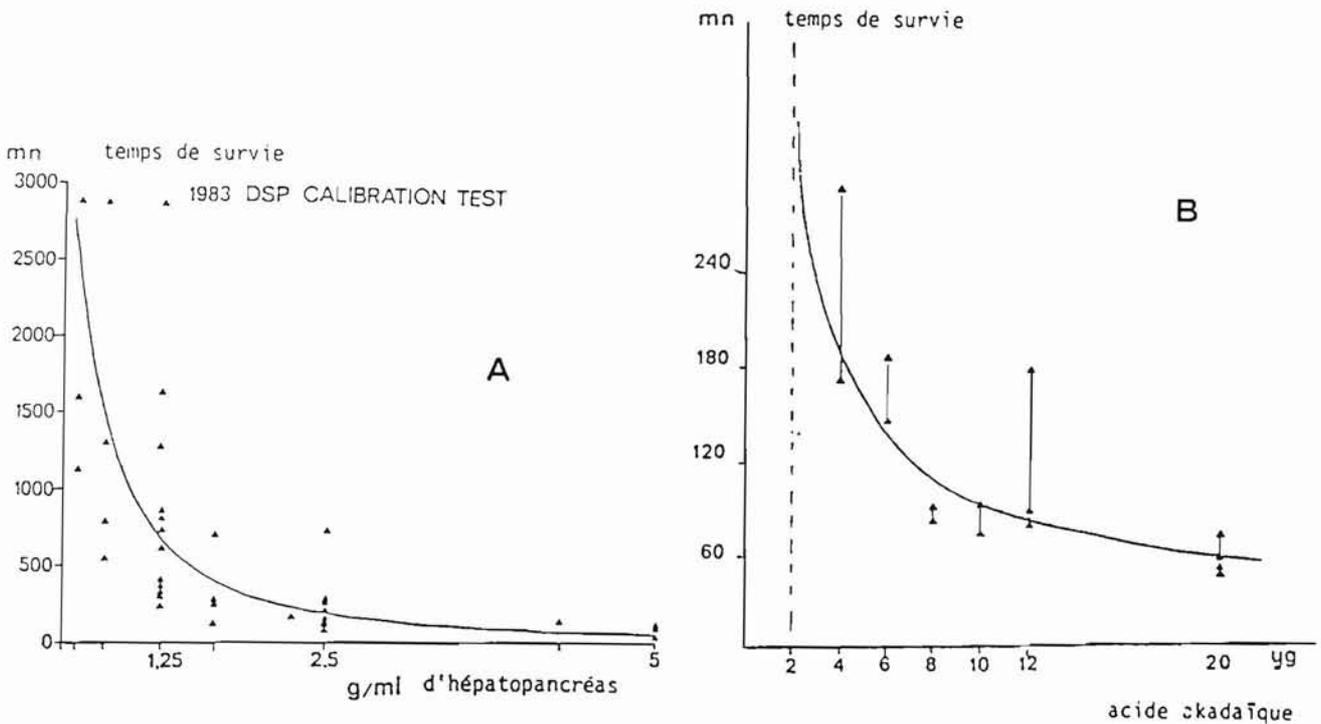


Figure 36 — Relation dose-effets sur souris adultes à partir d'hépatopancréas de moules (A) et d'acide okadaïque (B).

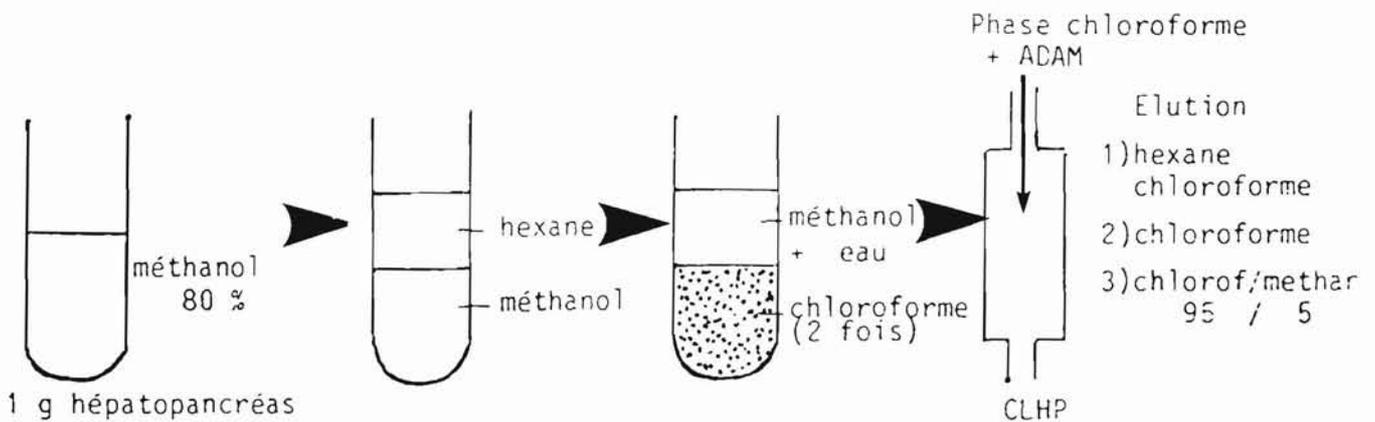


Figure 37 — Extractions liquide-liquide de l'A.O. par différents solvants et purification par chromatographie liquide.

a) Test sur souriceaux

D'abord utilisé pour mettre en évidence les toxines bactériennes, HAMANO *et al.* (1985) l'ont adapté au DSP. A des souriceaux de 3-4 jours, on fait ingérer 0,1 ml de l'extrait dans le tween ; après une incubation de 4 heures à 28°C, les animaux sont sacrifiés et on prélève l'intestin entier. On calcule le rapport R du poids de l'intestin au poids total du corps. Le test est négatif pour

R < 0,07 (cas des témoins), douteux pour 0,07 < R < 0,09, et positif pour R > 0,09. HAMANO *et al.* (1985) ont montré que la relation dose-effet était linéaire entre 0,05 et 0,2 unités-souris (U.S. japonaises) et qu'elle atteignait un plateau de 0,4 U.S. Le test est négatif avec les acides gras libres et les PTX ; par contre, on observe une accumulation de fluide dans l'intestin avec l'acide okadaïque et la DTX 1 à raison de 0,1 U.S. et la DTX 3 à raison de 0,05 U.S.

Nous avons réalisé ce test en utilisant l'extrait de moules d'Antifer 1983 aux mêmes dilutions que celles utilisées pour le test de létalité (MARCAILLOU-LE BAUT *et al.*, 1985). On a pu définir ainsi la dilution de l'extrait correspondant à une réponse positive (0,07 < R < 0,09). De cette dilution, on a déduit un temps de survie (250-300 mn) qui représente un seuil à partir duquel nous avons estimé qu'il n'y avait pas de danger pour la santé humaine (Tabl. 15-16).

Tableau 15 : Valeurs de R pour différentes concentrations d'hépatopancréas en solution dans le tween 60 à 1 % (+ : mort ; - : résultat inutilisable).

Hépatopancréas g/ml	R				Moyenne arithmétique	Ecart-type
Témoins	0,057	0,050	0,048	0,050	0,051	0,003
	0,058	0,051	0,048	0,058	0,054	0,005
0,32	0,073	0,062	0,065	0,067	0,067	0,005
0,63	0,074	0,078	0,092	0,087	0,083	0,008
1,25	0,108	0,074	0,100	-	0,094	0,014
2,5	0,115	0,065	0,094	-	0,091	0,025
5,0	0,119	0,121	0,108	0,130	0,120	0,009
7,5	0,099	0,097	0,095	+	0,097	0,002

Tableau 16 : Résultats comparés du test souris sur adultes et sur souriceaux

Hépatopancréas (en g/ml)	0,32	0,63	1,25	2,5	5	7,5
Test souris adulte moyenne des temps de survie corrigés (mn)	∞	190	81	56	48	24
Test souriceau	-	+	+	+	+	+

b) Test sur rat

Ce test est basé sur l'observation de la consistance de fécès de rats alimentés avec des hépatopancréas de moules contaminées, mélangés à leur nourriture habituelle. En tenant compte de la proportion d'aliment consommée, KAT (1982) établit une échelle de toxicité relative basée sur la consistance des fécès (Tabl. 17).

Tableau 17 : Estimation de la toxicité sur le test rat (KAT, 1982).

Nourriture contaminée consommée %	Consistance des fécès	Degré de toxicité
100	normal	négatif (-)
> 80	normal à mou	légèrement toxique (+)
50 < % < 80	mou à diarrhéique	toxique (++)
< 50	diarrhéique	sérieusement toxique (+++)

c) Test physiologique

Comme précédemment, il est basé sur l'accumulation de fluide dans l'intestin, mais l'extrait ou le broyat d'hépatopancréas est injecté directement dans l'intestin de l'animal anesthésié (lapin, rat). Le témoin étant un autre tronçon d'intestin, l'effet est exprimé en augmentation de poids par unité de longueur d'intestin. EDEBO *et al.* (1988) ont montré que la relation dose-effet était linéaire entre 20 et 200 mg/cm et correspondait à l'effet équivalent de 0,5 à 5 µg d'acide okadaïque. Le seuil de détection était d'environ 0,5 µg d'A.O.

Tests de cytotoxicité

Ils sont réalisés soit sur des cultures de tissus : hépatocytes (UNDERDAL *et al.*, 1985), cellules Vero (HAMANO *et al.*, 1985) ou cellules cancéreuses KB (GERAN *et al.*, 1972), soit sur des cultures de cellules libres comme le cilié *Tetrahymena pyriformis* (NONOMURA et SUGITANI, 1985). L'extrait toxique est dilué dans le milieu de culture et le résultat est exprimé en nombre de cellules affectées. Avec le test sur *T. pyriformis*, la concentration inhibant la croissance de 50 % des cellules correspond à 0,5 unités-souris. Pour le traitement de plusieurs échantillons, certains auteurs conseillent plutôt la détermination de la concentration inhibant 50 % de l'activité de la phosphatase acide de *T. pyriformis* (SHIRAKI *et al.*, 1985). La méthode est qualitative mais plus rapide.

Analyse chimique des toxines

Au fur et à mesure que l'identification et la purification des toxines ont progressé, les analyses chimiques se sont perfectionnées et ont permis une détection quantitative des toxines ainsi que la calibration des tests biologiques.

Actuellement, faute de standards, seuls l'A.O. et la DTX 1 sont analysés par chromatographie liquide haute performance (CLHP), encore que la DTX 1 ne soit pas disponible en Europe. Le principe utilisé s'inspire de la méthode de dosage des acides gras par fluorescence et le protocole suivi est celui mis au point par LEE *et al.* (1987) pour le dosage des dinophysistoxines : l'échantillon subit une purification préalable par une série d'extractions liquide-liquide avec les couples de solvants tels qu'ils sont illustrés par la figure 37. L'extrait recueilli est rendu fluorescent par une réaction d'estérification utilisant le 9-anthryl diazométhane (ADAM) puis il est à nouveau purifié par une chromatographie liquide sur silice. Enfin, l'extrait est chromatographié sur CLHP ; la détection se fait par fluorescence (exc. 365 nm, ém. : 412 nm) et la quantification par rapport à un étalon externe d'A.O.

La mise au point du dosage de l'acide okadaïque, qui représente 80 à 90 % des toxines présentes dans la plupart des échantillons européens soumis à l'analyse complète (KUMAGAI *et al.*, 1986), s'est heurtée pendant longtemps à deux obstacles : la synthèse de l'ADAM, que nous avons été obligés de réaliser car ce réactif de fluorescence instable n'est pas commercialisé, et surtout l'absence d'étalon A.O. Une petite quantité d'acide okadaïque nous ayant été gracieusement fournie par un laboratoire japonais, la quantification est actuellement possible en France. La linéarité de la réponse a pu être vérifiée sur l'intervalle 10 à 50 ng injectés. La limite de détection est de 1 ng injecté.

Le test immunologique

Le développement de méthodes immunologiques est la perspective actuelle pour déboucher sur un test rapide et peu coûteux. Différentes voies sont à l'étude ; un radio-immuno-essai pour l'A.O. a été mis au point par LEVINE *et al.* (1988), un test "Elisa" utilisant un anticorps monoclonal de l'A.O. est proposé par UDA (1988) mais, pour le moment, aucun résultat fiable n'a été obtenu à partir d'un échantillon naturel.

Variations spécifiques de la toxicité

Nous avons cité précédemment (Tabl. 7) les espèces impliquées dans les épisodes toxiques. La présence de toxines diarrhéiques au niveau intracellulaire n'a cependant pas été vérifiée dans chaque cas. De plus, les études toxicologiques sur le phytoplancton se heurtent à certaines difficultés. D'une part, malgré de nombreuses tentatives, la culture de *Dinophysis* a échoué jusqu'à maintenant. D'autre part, le nombre de *Dinophysis* dans l'eau restant peu élevé au regard des autres espèces, même durant la période favorable, il est presque toujours impossible d'obtenir des fractions monospécifiques par filtrations successives. En France, des résultats préliminaires ont été obtenus à partir d'échantillons prélevés sur les côtes normandes en période d'abondance relative de *Dinophysis* ; ils montrent une toxicité positive sur test souris à partir de 10^6 cellules de *Dinophysis* par millilitre d'extrait, alors que d'autres extraits phytoplanctoniques, de composition spécifique à peu près semblable mais dépourvus de *Dinophysis*, se sont révélés non toxiques.

Tableau 18 : Toxicité relative (en pg/cellule) de différentes espèces de *Dinophysis* selon leur provenance (J : Japon, E : Espagne, N : Norvège, F : France) (LEE *et al.*, 1989 ; YASUMOTO *et al.*, 1985).

Espèces	Lieu d'origine	Date	Toxine	pg/cellule
<i>D. fortii</i>	Baie de Mutsu (J)	1986-1988	DTX 1	13-191,5
<i>D. fortii</i>	Mer Intérieure (J)	mai 1988	PTX 2 OA	42,5 23
<i>D. mitra</i>	Baie de Mutsu (J)	août 1987	DTX 1	10
<i>D. rotundata</i>	Baie de Mutsu (J)	juin 1988	DTX 1	101
<i>D. tripos</i>	Kesenuma (J)	août 1988	DTX 1	36
<i>D. acuta</i>	Vigo (E)	octobre 87	OA	9,4
<i>D. acuta</i>	Sogndal (N)	août 1987	OA DTX 1	4 4,2
<i>D. norvegica</i>	Arendal (N)	août 1987	OA DTX 1	0,8 2,5
<i>D. norvegica</i>	Sogndal (N)	août 1987	DTX 1	14
<i>D. acuminata</i>	Le Havre (F)	juin 1984	OA	1,6
<i>D. acuminata</i>	Baie de Tokyo (J)	juin 1984	OA	trace

Dans l'attente de la mise en culture, l'obtention d'un échantillon homogène reste le seul moyen de prouver la responsabilité de telle ou telle espèce dans la toxicité ; à cette fin, l'isolation sous microscope est nécessaire, bien que longue et fastidieuse. A l'aide de cette méthode, quelques espèces de *Dinophysis* ont pu être isolées des eaux japonaises, espagnoles et norvégiennes et analysées séparément (LEE *et al.*, 1989). Les résultats de cette étude sont reportés dans le tableau 18. Les sept espèces de *Dinophysis* analysées contiennent soit de l'A.O., soit de la DTX 1, soit les deux, et une espèce contient de la PTX2 (voir plus loin). Des différences importantes de teneurs en toxine sont observées pour une même espèce, par exemple chez *D. acuta* et chez *D. fortii*. D'un point de vue toxicologique, on peut signaler que $13 \cdot 10^3$ cellules de *D. fortii* correspondraient à une unité souris en injection intra-péritonéale (YASUMOTO *et al.*, 1980) alors que la même toxicité est obtenue au Japon et aux États-Unis, avec respectivement $4 \cdot 10^4$ et $5,4 \cdot 10^5$ de *D. acuminata* (YASUMOTO *et al.*, 1985 ; MARANDA & SHIMIZU, 1987).

En plus de l'A.O. et de la DTX 1, la PTX 2 a été identifiée chez *D. fortii*. Chez cette espèce, LEE *et al.* (1989) ont montré une variation saisonnière et régionale du contenu toxinique. La période où les teneurs cellulaires sont maximales coïncide avec celle où la toxicité des coquillages est élevée.

Ainsi, la diversité spécifique du plancton s'accompagne d'une diversité qualitative et quantitative du contenu toxinique et peut expliquer la variété des toxines et des fluctuations de leur concentration dans les coquillages. Cependant, cette diversité n'explique pas tout : les facteurs environnementaux jouent également un rôle. En effet, au Japon, *D. fortii* n'est pas toxique tout le long du littoral, les intoxications liées à sa présence étant uniquement signalées sur les côtes nord-ouest et nord-est. La capacité des coquillages à métaboliser les toxines est aussi à prendre en compte : le fait que *D. fortii* ne contienne que de la DTX 1 et de la PTX 2 et pas les autres dérivés trouvés dans les coquillages japonais suggère que des transformations chimiques ont lieu dans les hépatopan-créas. Tous ces facteurs réunis rendent évidemment très difficile l'établissement d'une relation entre les concentrations cellulaires dans l'eau et le niveau de toxicité des coquillages.

Remarques sur la toxicité et l'épidémiologie

L'identification de nouvelles familles de toxines remet en question les méthodes mises au point antérieurement. En Europe, la tendance serait de se limiter à la détection de l'A.O. et de ses dérivés, qu'elle soit chimique ou immunologique, parce que l'on admet que l'A.O. constitue la part essentielle du contenu toxinique des moules. Pourtant, quelques cas, peu nombreux, il est vrai, ont été rapportés où le test souris était positif alors que l'analyse chimique n'a pas détecté d'A.O. S'agit-il d'autres toxines du poison diarrhéique ou d'un autre poison ? Les yessotoxines, par exemple, ne sont pas recherchées systématiquement et elles sont deux fois plus toxiques que la DTX 1. Là aussi, on se heurte aux limites du test biologique qui a l'avantage de révéler une toxicité globale, mais n'est pas spécifique du poison diarrhéique. En effet, l'existence de réponses positives alors qu'il n'y a pas ou peu de cellules de *Dinophysis* dans l'eau, ainsi que l'observation de réponses négatives sur les hépatopan-créas, mais positives sur le reste de la moule (MARANDA & SHIMIZU, 1987), nous amènent à rechercher une autre explication.

TAKAGI *et al.* (1984) ont montré que les acides gras polyinsaturés sont toxiques pour la souris et que, suivant le lieu, la saison ou l'espèce, les coquillages peuvent en contenir une proportion plus ou moins importante. En France, un suivi bimensuel en été, durant une année complète, des moules en provenance de trois régions différentes exposées à *Dinophysis* n'a pas montré d'interférences de ce type (MARCAILLOU-LE BAUT & MASSELIN, 1989) mais le réseau de surveillance a rapporté quelques cas de tests positifs alors que la flore phytoplanctonique ne présentait aucune espèce douteuse. Cette interférence avec les acides gras peut être atténuée par un lavage à l'hexane de l'extrait acétonique qui permet d'enlever une certaine quantité d'acide gras insaturés ; mais, dans ce cas, ne réduit-on pas sciemment la toxicité puisque la phase hexane représenterait environ 30 % de la toxicité d'après des travaux japonais (ISHIGE *et al.*, 1986) ?

Dans l'état actuel des connaissances sur les composés toxiques constituant le DSP, il est difficile d'établir définitivement des normes sanitaires. En Europe, ces normes ont tendance à converger mais il reste que les méthodes utilisées ne sont pas standardisées et qu'une harmonisation est souhaitable pour 1992, quand la réglementation européenne se mettra en place. Des tentatives de calibration privilégiant les méthodes chimiques sont en cours, mais elles sont freinées par la difficulté d'obtention des standards.

De plus, pour compléter l'aspect toxicologique et apporter une aide réelle aux industries conchylicoles, des connaissances sur les mécanismes d'infestation et l'épidémiologie sont indispensables. Le processus de contamination est mal élucidé; les seuils toxiques en terme de nombre de cellules dans l'eau ont tendance chaque année à être plus sévères : de 200 cell./l au Japon et en France, on est passé à 50 cell./l au Pays-Bas et localement à 20 cell./l au nord du Japon. Le seuil dépend aussi de l'espèce de coquillage : les moules et les pectinidées seront davantage et plus rapidement contaminés que les huîtres, par exemple. De nombreux facteurs peuvent agir sur la contamination, comme sur la décontamination : rareté ou abondance de plancton non toxique, espèces de *Dinophysis* présentes, physiologie du coquillage (taux de filtration, métabolisme). L'hypothèse de l'origine bactérienne de l'élaboration des toxines, si cette hypothèse se vérifie, entraînera une réorientation des études en cours.

En aval, les études épidémiologiques sont insuffisantes. Nous manquons de données fiables : en particulier la correspondance entre la symptomatologie humaine et les niveaux de toxicité, qu'ils soient exprimés en U.S. ou en μg d'A.O., n'est pas clairement établie. On ne sait pas non plus si l'activité tumorale de l'acide okadaïque présente un risque à long terme lors de l'absorption chronique de coquillages faiblement contaminés.

Toutes ces questions en suspens tendent maintenant à être abordées selon une démarche parallèle à celle menée pour les études du poison paralytique mais, dans le cas du DSP, nous n'avons ni la maîtrise de la culture d'une espèce responsable, ni la disponibilité de quelques toxines purifiées.

PROBLÈMES ET PRIORITÉS

La découverte d'une relation étroite entre les intoxications humaines dues à la consommation de coquillage et la présence dans l'eau de certaines espèces phytoplanctoniques a donné un nouvel essor à l'étude de certains genres de dinoflagellés. Ce fut le cas dès 1946 pour *Gonyaulax* (*Protogonyaulax* = *Alexandrium*) et à partir de 1979 pour *Dinophysis*. Les toxines détectées d'abord dans les coquillages, puis dans les organismes phytoplanctoniques eux-mêmes, se révèlent souvent plus nombreuses qu'on ne l'imaginait, même si elles dérivent souvent d'une seule molécule spécifique (saxitoxine pour *Alexandrium* et *Pyrodinium*, acide okadaïque pour *Dinophysis* et *Prorocentrum*). De plus, la toxicité des cellules varie notablement, non seulement selon l'espèce considérée, mais aussi selon l'origine géographique de la souche. C'est pourquoi la relation entre taxon et pouvoir toxique prend depuis dix ans une importance considérable, en particulier pour l'efficacité des réseaux de surveillance sanitaire qui contrôlent les espèces toxiques dans le milieu. Ce regain d'intérêt pour l'étude microscopique du phytoplancton en a rapidement montré les limites : dans le cas de *Dinophysis*, les espèces toxiques sont nombreuses, mais les critères morphologiques spécifiques sont moins nets que chez *Alexandrium*, et parfois contestés, et il apparaît que la morphologie thécale variable de quelques espèces gêne considérablement l'identification.

Les échecs de la mise en culture de *Dinophysis* dans le monde mettent en relief plusieurs difficultés liées à l'étude de ce genre. Aucun des milieux nutritifs essayés n'a permis d'entretenir une souche en laboratoire et, de ce fait, les exigences trophiques de *D. fortii* ou *D. acuminata* ne sont pas connues. De même, le cycle biologique reste assez flou : y a-t-il un cycle sexuel, une forme de résistance hivernale (kystes ou cellules en dormance), un comportement strictement autotrophe ? Autant de questions auxquelles les études de terrain n'apportent que des réponses partielles dans la mesure où *Dinophysis* ne domine jamais les populations phytoplanctoniques et que les effectifs restent modestes (10^3 à 10^4 cell./l), même pendant le maximum estival. Ainsi, en dépit d'une très large répartition mondiale et d'une préférence pour la zone côtière, les espèces toxiques du genre *Dinophysis* sont, jusqu'à aujourd'hui, davantage connues du point de vue toxicologique que par leur écologie et leur comportement.

Néanmoins, malgré ce tableau quelque peu pessimiste, des informations convergentes commencent à être disponibles. Il est probable, par exemple, que *D. acuminata* et *D. acuta* effectuent des migrations verticales diurnes, que des divisions synchrones sont détectées chez *D. fortii* et peut-être chez *D. acuminata*, et que le genre *Dinophysis* compte aussi bien des espèces photosynthétiques que des espèces non photosynthétiques. De même, si la turbulence et les vents forts sont des facteurs défavorisants, il est clair que la stabilité de la masse d'eau, la stratification thermique ou haline, la marée, les "upwellings" et les courants océaniques jouent un rôle important dans les processus de transport et d'accumulation de *Dinophysis* le long des côtes. D'autres paramètres sont moins faciles à identifier. Dans certains cas, par exemple, des espèces indicatrices (telles que *Gonyaulax spinifera* au Japon) permettent de prédire à court terme les apparitions de *Dinophysis* ; parallèlement, les maximums de *D. acuminata* en Europe sont fréquemment précédés de "blooms" à diatomées (*Rhizosolenia*, *Lauderia*, *Nitzschia*), ou accompagnés d'eaux colorées à dinoflagellés (*Prorocentrum*, *Ceratium*).

En revanche, il est impossible de relier directement le développement de *Dinophysis* aux apports en sels nutritifs, même si les maximums sont plus fréquents en zones estuariennes ou dans des baies peu renouvelées riches en phosphates et nitrates. C'est pourquoi les modèles simples per-

mettant de prédire les concentrations cellulaires maximales sont rares et restreints à un cas type : la relation entre les blooms de *D. fortii* au Japon et les couples température/salinité. Ce type de simulation ne donne cependant pas toute satisfaction puisqu'il ne permet pas de s'abstenir d'une surveillance journalière des cellules dans la colonne d'eau. Des modèles plus complexes incluant des paramètres biotiques et abiotiques permettent déjà d'aborder plus clairement la dynamique du phénomène en testant successivement différentes hypothèses (rôle des apports du large vers la côte, des populations hivernales, de la migration, d'un éventuel enkystement, de la limitation par l'azote, etc.). Pour *Dinophysis*, comme pour d'autres organismes dont on cherche à expliquer le développement, l'effet des sels nutritifs sur la croissance reste un point capital à élucider.

On attend de ces recherches une aide réelle aux entreprises conchylicoles : en élucidant la part relative des facteurs qui modifient la concentration cellulaire, en améliorant les méthodes de détection rapide des organismes (analyse d'image et biologie moléculaire) et des toxines (immuno-essais, analyses chimiques), en contrôlant les conditions de décontamination des bivalves.

Pour ce qui concerne les toxines, la progression dans la connaissance de nouveaux composés produits par *Dinophysis* spp. (pectenotoxines, yessotoxines) s'est faite plus rapidement que l'obtention de données épidémiologiques sûres. En effet, les seuils toxiques en terme de nombre de cellules dans l'eau ont tendance chaque année à être plus sévères, comme on vient de le voir. Bien que, depuis 1961, des milliers de personnes aient été intoxiquées par le DSP en Europe, en Asie et en Amérique du Nord et du Sud, la correspondance entre la symptomatologie humaine et les normes sanitaires adoptées, qu'elles soient exprimées en unités-souris ou en µg d'acide okadaïque, n'est pas clairement établie. On ne sait pas, par exemple, si l'activité tumorale de l'acide okadaïque présente un risque à long terme lors de l'absorption chronique de coquillages faiblement contaminés. Bien sûr, ces normes sanitaires convergent en général, du moins en Europe, vers des valeurs proches, mais il reste que les méthodes utilisées ne sont pas normalisées et qu'une harmonisation est souhaitable : tests souris, tests sur des rats, analyses en HPLC, immuno-essais, tests de cytotoxicité ? Il est hautement souhaitable que cette normalisation se fasse avant 1992 et qu'elle privilégie les méthodes représentant une alternative aux essais sur les animaux, ces derniers étant peut-être critiquables sur le plan déontologique, mais surtout déficients pour les faibles niveaux de toxicité et rarement étayés par une étude toxicologique de base.

La recherche du mécanisme d'infestation des bivalves par les toxines diarrhéiques mérite également d'aller plus loin que le simple constat des vitesses de décontamination *in situ* ou *in vitro*. En effet, on sait aujourd'hui qu'un grand nombre d'espèces de coquillages commerciaux peuvent être contaminées par *Dinophysis*, mais à des degrés divers ; les moules et les pectinidés seront davantage et plus rapidement contaminés que les huîtres, par exemple. Les facteurs contrôlant la décontamination peuvent être liés aussi bien à la physiologie du coquillage (taux de filtration) qu'à la qualité de l'eau (température, quantité de plancton non toxique absorbé, etc.). De la même façon, pendant la phase de contamination, on peut aussi envisager plusieurs causes aux variations de toxicité observées : rareté ou abondance de plancton non toxique, toxicité intrinsèque des *Dinophysis*, ou même d'autres facteurs puisque des cas de contamination DSP ont été relevés en l'absence de *Dinophysis* dans l'eau ou dans le tractus digestif des bivalves. De plus, les variations de contenu toxique, comme nous l'avons vu, ne peuvent être imputées uniquement à la composition en toxines diarrhéiques. Même s'il est clair, d'après d'autres études sur les biotoxines, que le cycle biologique du dinoflagellé et les facteurs environnementaux peuvent intervenir sur la genèse des toxines, on ne peut écarter a priori l'hypothèse de bactéries symbiotiques participant à l'élaboration de l'acide okadaïque. Cette hypothèse est en partie démontrée chez *Alexandrium* mais tout reste à faire pour *Dinophysis*.

On ne doit cependant pas voir dans ce constat de d'ignorance un avis négatif sur les travaux déjà réalisés. Depuis 1979, en Asie et en Europe et depuis 1984 en France, de nombreux résultats ont été obtenus par des équipes obligatoirement pluridisciplinaires. Les développements récents montrent la nécessité d'inclure les techniques biochimiques, microbiologiques, génétiques dans un ensemble d'activités plus classiques (physiologie, végétale, écologie du phytoplancton, taxinomie). Les recherches concernant le genre *Alexandrium* ont maintenant plus de quarante ans et des théories nouvelles sont encore à l'étude ; il faut donc rester prudent et considérer que, si une partie du chemin a déjà été parcourue, il reste encore une longue route avant de commencer à entrevoir la dynamique des proliférations de *Dinophysis* en zone côtière et des contaminations diarrhéiques des mollusques filtreurs.

CHAPITRE 2

GYMNODINIUM CF. NAGASAKIENSE = GYRODINIUM CF. AUREOLUM (DINOPHYCÉES)

Connu dans la littérature sous le nom de *Gyrodinium aureolum* Hulburt, *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* Adachi & Fukuyo est un des dinoflagellés responsables d'eaux colorées les plus communs dans l'ensemble des mers d'Europe du nord et, en particulier, le long des côtes sud et ouest de Bretagne. Ses proliférations sont généralement associées à des mortalités parfois massives d'organismes marins vertébrés ou invertébrés. Néanmoins, et contrairement à *Dinophysis* sp. ou *Alexandrium minutum*, cette espèce n'a jusqu'ici été reconnue responsable d'aucun cas d'intoxication humaine consécutive à la consommation d'animaux qui se seraient trouvés au contact d'une "eau colorée". Cependant, des symptômes bénins viennent d'être signalés chez l'homme à la suite d'exposition ou de contact avec de l'eau de mer infestée (MAHONEY *et al.*, 1990).

MORPHOLOGIE, IDENTIFICATION ET BIOLOGIE

Le dinoflagellé *Gyrodinium aureolum* Hulburt, dont la diagnose est reproduite à la figure 38, a été initialement décrit par HULBURT (1957) à partir d'échantillons prélevés dans une lagune près de Woods Hole (Massachusetts, États-Unis). Ce nom d'espèce, adopté par BRAARUD & HEIMDAL (1970) pour dénommer un dinoflagellé responsable d'une importante "eau colorée" survenue le long des côtes norvégiennes en 1966, a ensuite été retenu lors des apparitions ultérieures de cet organisme dans les mers nord-européennes (TANGEN, 1977).

Plusieurs auteurs ont par ailleurs noté la similarité morphologique existant entre cette espèce européenne et une espèce japonaise, *Gymnodinium nagasakiense* Takayama & Adachi, dont la diagnose est reproduite sur la figure 39, et qui est elle même responsable de phénomènes d'eaux colorées de grande ampleur (TANGEN, 1977; TAYLOR, 1985; TAKAYAMA & ADACHI, 1984; MATSUOKA *et al.*, 1989; HOSAKA, 1990). Des observations en microscopie optique et en microscopie électronique à balayage ont permis de confirmer la remarquable similarité de ces espèces (Fig. 40-41). Toutes deux possèdent une gouttière apicale s'étendant en ligne droite depuis un point situé à droite de l'axe du sulcus, en vue ventrale, jusqu'au tiers supérieur de l'épicône en vue dorsale (Fig. 40 D-G et 41 A-E). Dans sa description originale de *Gyrodinium aureolum*, Hulburt a peut-être mal interprété ce caractère en y voyant une extension du sulcus dans l'épicône. Cytologiquement, il est à noter que les cellules typiques des taxons européen et japonais possèdent un gros noyau allongé antéro-postérieurement, situé dans le lobe gauche de la cellule, contrairement à *G. aureolum*, chez lequel le noyau est sphérique ou plus large que long et en position centrale (Fig. 38). Malgré leur étroite similarité morphologique, il existe cependant entre les espèces européenne et japonaise des différences d'ordre biochimique (quantité d'ADN) et physiologique (présence ou non de deux sous-populations végétatives), sur lesquelles nous allons revenir et qui laissent planer le doute sur leur conspécificité (PARTENSKY *et al.* 1988).

Description

Body essentially globular, its dorsi-ventral outline somewhat ellipsoidal or somewhat fusiform, slightly dorsi-ventrally flattened, with subequal epicone and hypocone. Length 27-34 μ , width 17-32 μ . Epicone hemispherical to broadly conical, sometimes slightly truncate. Hypocone similar, but usually distinctly truncate, with antapex faintly indented at times. Girdle wide, moderately deep, displaced 0,20 body length. Sulcus reaching from just behind apex all the way to antapex, with slight, left deflection in girdle region, rather narrow on epicone, wide on hypocone. Anterior flagellar chamber a posteriorly pointed, finger-shaped cavity; posterior flagellar chamber an underhollowing of left sulcal margin opposite right girdle limb. Anterior flagellum completely encircling body; posterior flagellum very long, up to two body lengths. Numerous yellow-brown chromatophores present, elliptical in shape, usually arranged in a somewhat radiating manner. Nucleus spherical or wider than long, with elongate chromatin corpuscles.

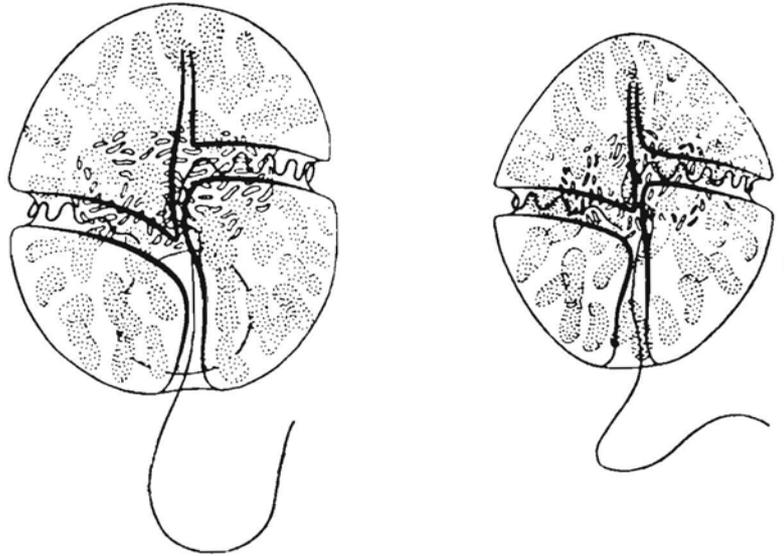
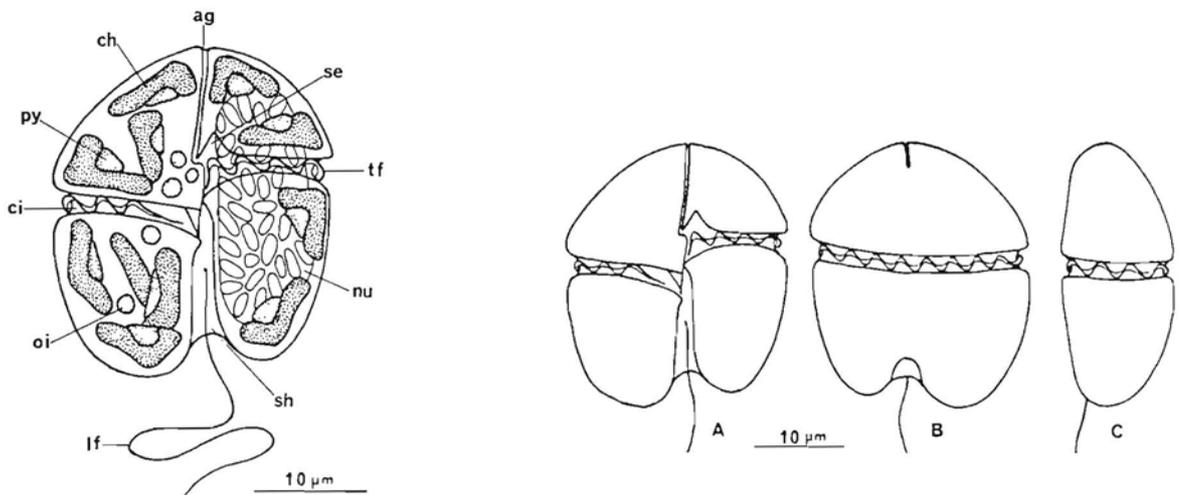


Figure 38 — Description et illustration du type de *Gyrodinium aureolum* Hulburt (In HULBURT, 1957).

Description

Cells unicellular without striations on the surface, but two cells connected obliquely during cell division. Cells 18-37 μ wide, with an average size 23-35 μ long and 23-33 μ wide in field populations, and slightly longer than wide in each cell. Cells flattened dorso-ventrally. The thickness 1/3 to 3/4 of the wide and 1/2 at the middle part. In the ventral view, the epicone sub-hemispherical with an indentation at the apex where the apical groove leading from the ventral to dorsal side. The hypocone notched by a sulcus at the antapex. The cingulum median or somewhat pre-median. The cingular displacement 1/9 to 1/4 of the cell length, but in most cases 1/7 to 1/5. The sulcus extending from immediately above the cingulum to the antapex, reaching to dorsal side. The apical groove sculptured to the apex and reaching the dorsal side of epicone. Cells encircled by the transverse flagellum in the cingulum. The longitudinal flagellum about 1.5-2 times of the cell length. The nucleus ellipsoidal or reniform with granular chromosomes and located on the left side of the cell. Chloroplasts yellow-brown, shapeless and numerous. Single pyrenoid contained in each chloroplast. In cultures, chloroplasts often reduced in number or lost entirely. Oil drops frequently present in the epicone or hypocone. Phosphorescence never emitted. The navigation of cells similar to a falling leaf, turning over and over through water.



Schematic representation of *Gymnodinium nagasakiense* sp. nov. ag : apical groove, ch : chloroplast, ci : cingulum, lf : longitudinal flagellum, nu : nucleus, oi : drop, py : pyrenoid, se : sulcus on the epicone, sh : sulcus on the hypocone, tf : transverse flagellum.

External features of *Gymnodinium nagasakiense* sp. nov. A : ventral view, B : dorsal view, C : left view.

Figure 39 — Description (A) et représentation schématique de la cytologie (B) et des détails externes (C) du type de *Gymnodinium nagasakiense* Takayama & Adachi (In TAKAYAMA & ADACHI, 1984).

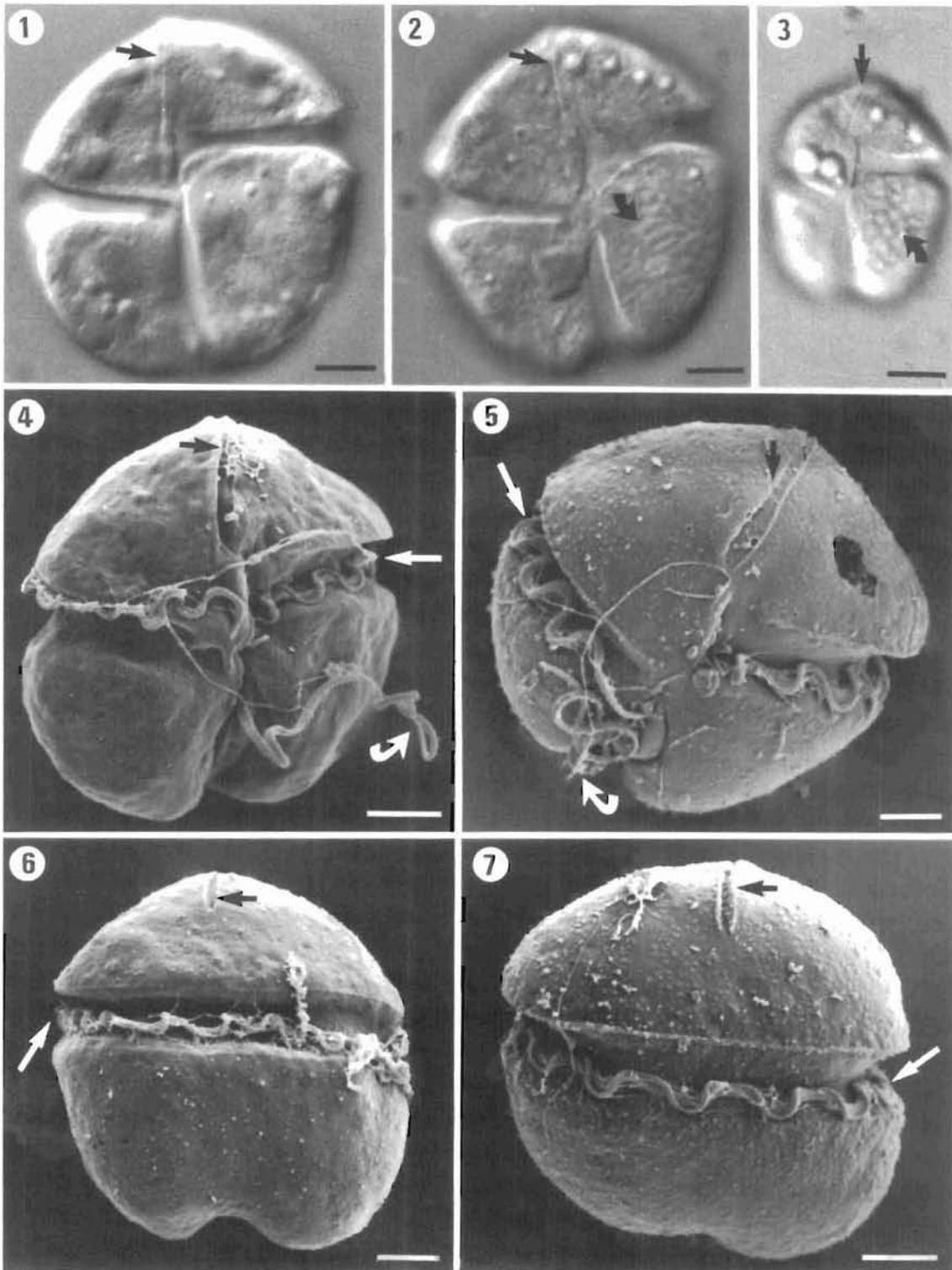


Figure 40 — Morphologie de *Gymnodinium nagasakiense* (souche japonaise) et *G. cf. nagasakiense* (souche de Plymouth) en microscopie optique et en MEB. (1-3) Vues ventrales. (1) Cellule typique de *G. nagasakiense*. (2-3) "Grosse" et "petite" cellule de *G. cf. nagasakiense*. (4) *G. nagasakiense*, vue ventrale. (5) *G. cf. nagasakiense*, vue ventrale. (6) *G. nagasakiense*, vue dorsale. (7) *G. cf. nagasakiense*, vue dorsale. Pour toutes les figures, échelle 5 μm. Flèche noire droite : gouttière apicale ; flèche noire courbe : noyau ; flèche blanche droite : flagelle transversal ; flèche blanche courbe : flagelle longitudinal. (In PARTENSKY et al. 1988).

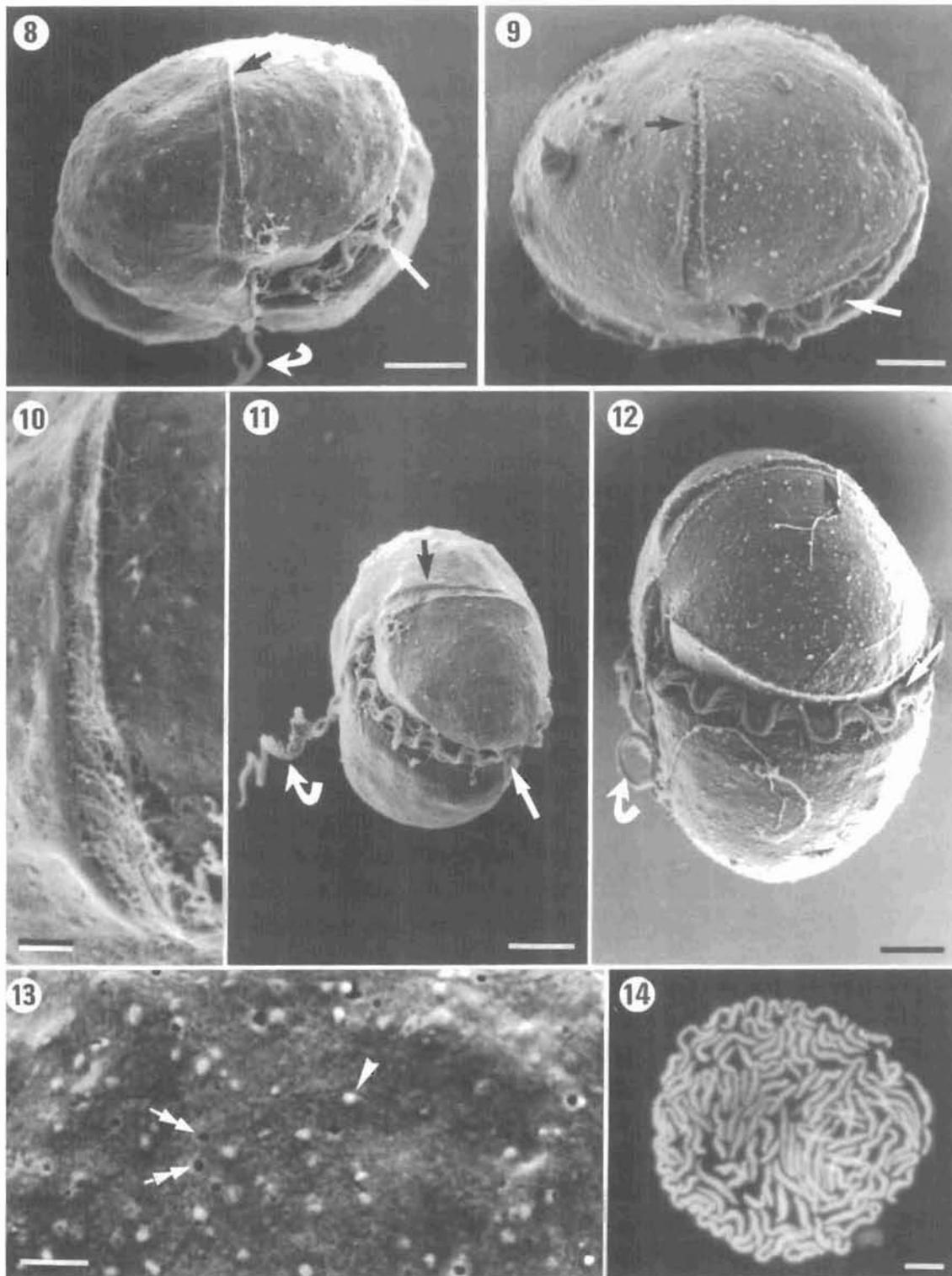


Figure 41 — Morphologie de *Gymnodinium nagasakiense* et *G. cf. nagasakiense* en MEB. (8-9) Vues antérieures, montrant la gouttière apicale et l'aplatissement de la cellule. Échelles : 5 µm. (8) *G. nagasakiense*. (9) *G. cf. nagasakiense*. (10) Détail de la gouttière apicale de *G. nagasakiense*. Noter l'aspect fibreux du sillon. : 1 µm. (11-12) Vues latérales gauches. Échelles : 5 µm. (11) *G. nagasakiense*. (12) *G. cf. nagasakiense*. (13) Détail de la thèque de *G. nagasakiense*, montrant les pores trichocystaires (flèche à double tête) et les mycoplasmes (tête de flèche). Échelle : 1 µm. (14) Chromosomes de *G. cf. nagasakiense* colorés au Hoechst 33342, en microscopie à épifluorescence (lumière UV). Échelle : 5 µm. Flèche noire : gouttière apicale ; flèche blanche droite = flagelle transversal ; flèche blanche courbe : flagelle longitudinal. (In PARTENSKY *et al.*, 1988).

L'ensemble de ces observations amène à suggérer d'utiliser la diagnose de *Gymnodinium nagasakiense*, plutôt que celle de *Gyrodinium aureolum*, à des fins d'identification d'échantillons algaux prélevés sur nos côtes. La dénomination qui s'avère la mieux appropriée, à l'heure actuelle, pour qualifier l'espèce répandue dans les mers d'Europe du Nord est *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* (PARTENSKY *et al.*, 1988), adoptée dans cette revue. L'appellation *Gyrodinium* cf. *aureolum*, moins satisfaisante, peut à la rigueur être retenue (PARTENSKY & SOURNIA, 1986), car elle rappelle l'appellation *G. aureolum* plus couramment utilisée dans la littérature. Par ailleurs, faute de disponibilité d'isolats du taxon américain originel, il n'est pas possible d'affirmer que celui-ci appartient à une espèce complètement distincte des taxons européen et japonais. Une redescription de l'espèce américaine à l'aide de techniques d'analyse modernes s'avère indispensable pour élucider le problème posé par ce complexe d'espèces. Notons enfin que *G. nagasakiense* a peut-être lui-même deux synonymes antérieurs également japonais : d'une part le *G. mikimotoi* anciennement décrit et mal connu (cf. MATSUOKA *et al.*, 1989), d'autre part le "*Gymnodinium* type 65" (cf. TAKAYAMA, 1981) ; sur le statut taxinomique de ces deux organismes, voir SOURNIA (1973).

Il convient de noter que toutes les espèces que nous venons d'évoquer se situent à la limite théorique des genres *Gyrodinium* et *Gymnodinium*. Conventionnellement, le principal critère distinctif entre ces genres repose sur le rapport du déplacement cingulaire (mesuré du bord antérieur gauche au bord antérieur droit) à la longueur totale de la cellule, qui est supérieur à 1/5^e chez le premier taxon et inférieur chez le second (KOFOID & SWEZY, 1921). Ce rapport, qui varie chez *G. cf. nagasakiense* entre 17 et 27 % de la longueur totale, apparaît un critère totalement arbitraire du point de vue taxinomique, ce qui suggère que ces deux genres devraient être fusionnés (PARTENSKY *et al.*, 1988).

A l'instar de *Gymnodinium breve* Davis, *G. cf. nagasakiense* possède de nombreuses vacuoles, visualisées sur les microphotographies par de larges plages claires (Fig. 42). Ces vacuoles confinent le cytoplasme et les éléments cellulaires (dictyosomes, mitochondries, etc.) à l'intérieur de "poches" (Fig. 43) qui, selon KITE & DODGE (1988), seraient reliées les unes aux autres par de fins ponts cytoplasmiques. Les autres caractéristiques cytologiques de *G. cf. nagasakiense* sont similaires à celles rencontrées chez la plupart des dinoflagellés (Fig. 43 B-E). Aucun détail ultrastructural ne suggère la présence d'un endosymbionte chez cette espèce.

BIOCHIMIE ET PHYSIOLOGIE

La culture de ce dinoflagellé est aujourd'hui maîtrisée bien que délicate (TANGEN & BJØRNLAND, 1981 ; PARTENSKY *et al.*, 1988 ; PARTENSKY, 1989 ; P. GENTIEN, non publié). Un certain nombre de caractéristiques ont donc été mises en évidence par des études de laboratoire.

La composition pigmentaire de *G. cf. nagasakiense* a été étudiée par TANGEN & BJØRNLAND (1981) qui reportent la présence, comme caroténoïde majoritaire, de la 19'-hexanoyloxyfucoxanthine, pigment présent chez un petit nombre seulement d'espèces phytoplanctoniques. Des études plus récentes en C.L.H.P. (V. DENANT et N. HOEPPFNER, comm. pers.) révèlent que c'est, en fait, la fucoxanthine qui est le caroténoïde majoritaire chez cette espèce (Fig. 44). La 19'-hexanoyloxyfucoxanthine est bel et bien présente, ainsi que 5 autres dérivés non identifiés de la fucoxanthine, mais à concentrations faibles. Les concentrations des différents pigments, rapportées à une unité de volume cellulaire, sont très comparables entre les espèces européenne et japonaise (tabl. 19), confirmant la proximité phylogénétique de ces deux taxons.

Des analyses par cytométrie en flux ont, par contre, montré que le contenu en ADN de *G. cf. nagasakiense* est plus faible d'environ 40 % que celui de l'espèce japonaise, ceci malgré un nombre moyen de chromosomes statistiquement identique chez les deux espèces (117 ± 3 ; PARTENSKY *et al.*, 1988). La différence des contenus en ADN pourrait donc être due à la présence d'une plus grande quantité, chez l'espèce japonaise, d'ADN structural, c'est-à-dire intervenant dans la cohésion des doubles hélices d'ADN nucléaire (SOYER & HAAPALA, 1974). Le contenu absolu en ADN de *G. cf. nagasakiense* et *G. nagasakiense* a été estimé par cytométrie en flux à 44 et 62 pg par cellule respectivement (PARTENSKY *et al.*, 1988). En fait, BOUCHER (1989) a montré, en utilisant une méthode fluorimétrique de quantification de l'ADN, que ces valeurs ont été sous-estimées environ de moitié (71 et 123 pg par cellule respectivement).

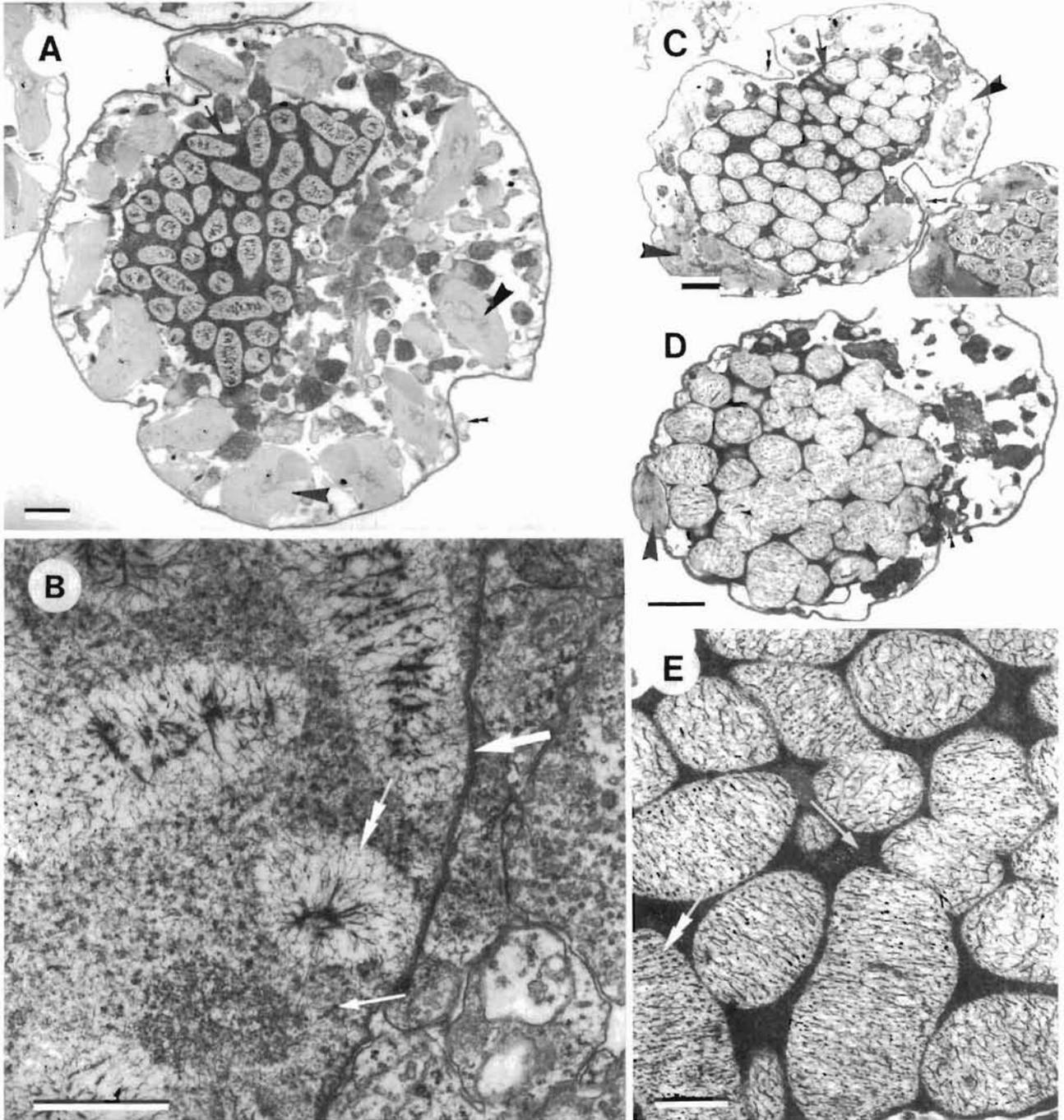


Figure 42 — Vues générales et détails des noyaux de cellules de *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* en MET.

A. "Grosse" cellule; noter le décentrement du noyau (flèche noire), les chloroplastes périphériques (têtes de flèche noire), le flagelle transversal (têtes de flèche double) et les plages claires correspondant à des vacuoles, dont la paroi a disparu lors de la fixation: échelle = 2 μ m.

B. Détail du noyau d'une "grosse" cellule; noter la faible densité du nucléoplasme (petite flèche blanche), l'agglomération des filaments dans la partie centrale des chromosomes (flèche blanche à double tête), et la présence d'une membrane nucléaire (grosse flèche blanche): échelle = 1 μ m.

C-D. Deux exemples de "petites" cellules: le volume important occupé par le noyau l'oblige à se positionner au centre de la cellule; échelle = 2 μ m.

E. Détail du noyau d'une "petite" cellule; noter la densité remarquable du nucléoplasme (petite flèche blanche) et l'homogénéité des filaments chromosomiques (flèche blanche à double tête): échelle = 1 μ m (in PARTENSKY, 1989).

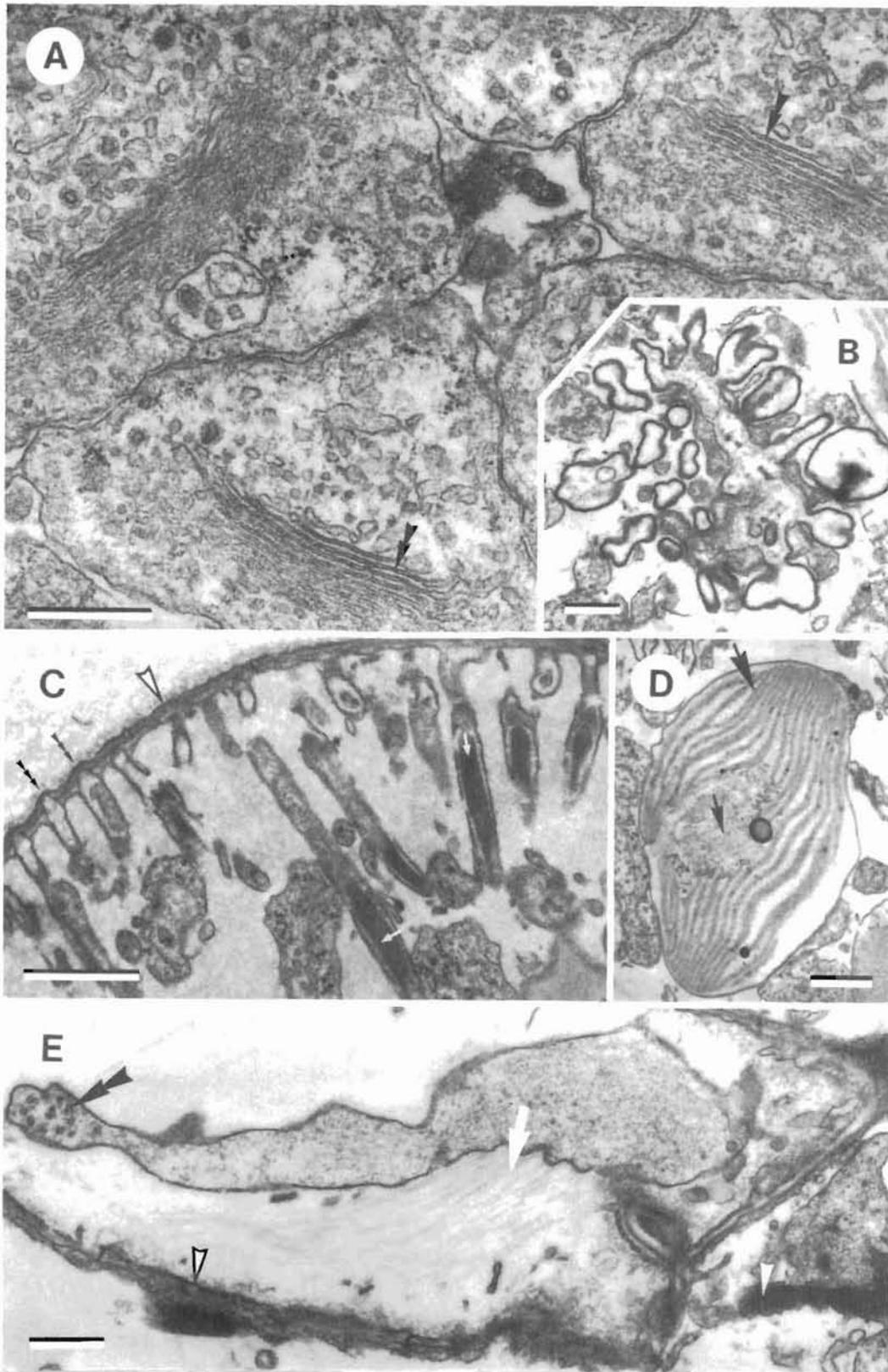


Figure 43 — Détails de l'ultrastructure de *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* en MET.

A. Le cytoplasme, très vacuolisé, est divisé en "poches"; noter la présence de corps de Golgi très développés (doubles têtes de flèche noire); échelle = 0,5 μm .

B. Le système pusulaire est constitué d'une chambre centrale entourée de vésicules périphériques; échelle : 0,5 μm .

C. La cellule apparaît limitée par une simple couche (tête de flèche évidée), mais les vésicules théciales ont pu être détruites lors de la fixation; la thèque est percée de nombreux pores (tête de flèche noire triple) permettant l'extrusion des trichocystes (flèches blanches); échelle : 1 μm .

D. Les chloroplastes (grosse flèche noire) sont composés de lamelles parallèles à trois thylakoïdes et possèdent un ou plusieurs pyrénoides (petite flèche noire); échelle = 1 μm .

E. Le flagelle transversal est constitué d'une lame, couverte sur une face de fins filaments (flèche blanche) et terminée par une partie renflée, contenant un axonème (double tête de flèche noire); échelle = 0,5 μm (in PARTENSKY, 1989).

Tableau 19 — Quantification de la composition pigmentaire moyenne de l'espèce japonaise *Gymnodinium nagasakiense* et de l'espèce européenne *Gymnodinium cf. nagasakiense* (moyenne sur 3 souches pour chaque espèce).

Les résultats sont exprimés en pg de pigment par unité de volume cellulaire (1 000 μm^3) pour pallier la variabilité due aux différences de volume moyen entre les populations analysées ; moyenne \pm écart-type. (D'après PARTENSKY, 1989, modifié selon N. HOEPFFNER, *comm. pers.*).

Pigments	Numéro du pic	<i>Gymnodinium nagasakiense</i>	<i>Gymnodinium cf. nagasakiense</i>
<i>Chlorophylles</i>			
Chlorophylle <i>a</i>	16	3,070 \pm 0,186	2,952 \pm 0,078
Chlorophylle <i>c</i>	2	0,180 \pm 0,038	0,201 \pm 0,026
Chlorophyllide <i>a</i>	1	0,013 \pm 0,003	0,013 \pm 0,001
<i>Caroténoïdes</i>			
fucoxanthine	6	0,456 \pm 0,02	0,572 \pm 0,092
Dérivés non identifiés de la fucoxanthine	3	0,071 \pm 0,022	0,039 \pm 0,009
	4	0,087 \pm 0,025	0,052 \pm 0,003
	5	0,154 \pm 0,059	0,065 \pm 0,013
	7	0,078 \pm 0,011	0,138 \pm 0,019
	8	0,074 \pm 0,008	0,139 \pm 0,008
19'-hexanoyloxy- fucoxanthine	9	0,060 \pm 0,028	0,142 \pm 0,036
Diadinoxanthine	11	0,194 \pm 0,043	0,240 \pm 0,017
Diatoxanthine (?)	15	0,197 \pm 0,007	0,183 \pm 0,013
α - carotène	17	0,010 \pm 0,003	0,007 \pm 0,002
β - carotène	18	0,029 \pm 0,008	0,030 \pm 0,010
Pigments non identifiés	10	0,014 \pm 0,007	0,014 \pm 0,005
	13	0,039 \pm 0,027	0,023 \pm 0,014
	14	0,024 \pm 0,002	0,033 \pm 0,010

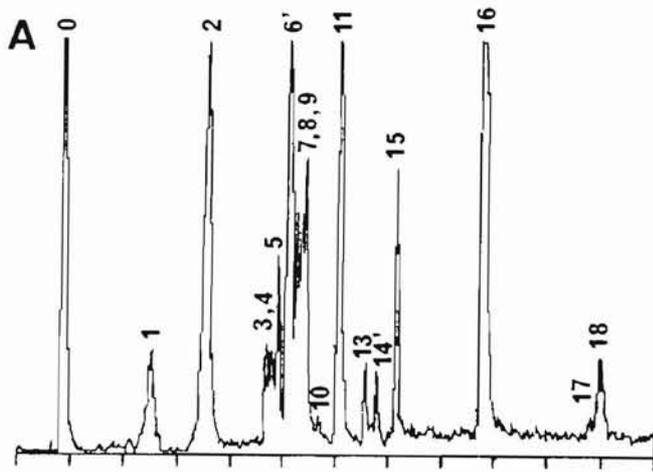
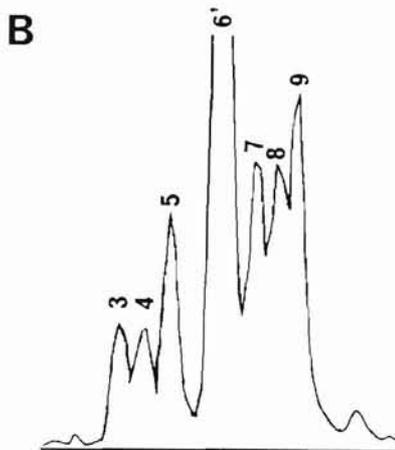


Figure 44 — Analyse par HPLC de la composition pigmentaire de *Gymnodinium cf. nagasakiense* (souche PLY-497A) par la méthode de MANTOURA & LLEWELYN (1983).

La figure B représente un agrandissement d'une portion de profil identifiée par les numéros des pics correspondants sur la figure A. (D'après PARTENSKY, 1989, modifié selon N. Hoepffner, comm. pers.).



- 0 : Pic de début de gradient
- 1 : Phycobillines a
- 2 : Chlorophylle c
- 3, 4, 5 : Dérivés non identifiés de la fucoxanthine
- 6 : Fucoxanthine
- 6' : 19' - hexanoyloxyfucoxanthine (coélue avec la fucoxanthine)
- 7, 8, 9 : Dérivés non identifiés de la fucoxanthine
- 10 : Pigment non identifié
- 11 : Diadinoxanthine
- 12 : Alloxanthine
- 13 : Pigment non identifié
- 14 : Zéaxanthine
- 14' : Pigment non identifié, coéluant avec la zéaxanthine
- 15 : Diatoxanthine ?
- 16 : Chlorophylle a
- 17 : α - carotène
- 18 : β - carotène

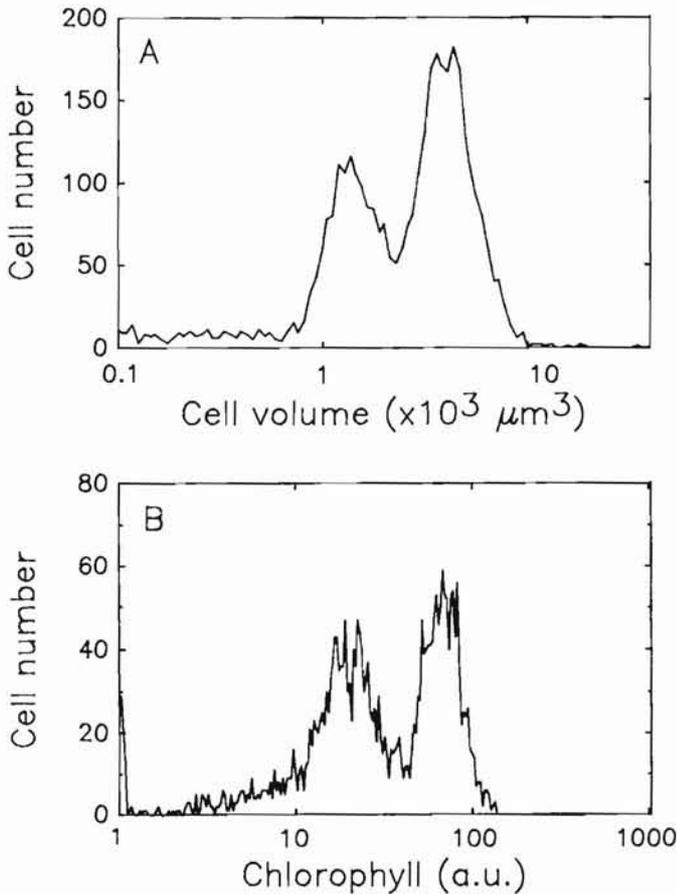


Figure 45 — Analyse d'une population de *Gymnodinium cf. nagasakiense* composée d'un mélange de "petites" et de "grosses" cellules (souche PLY-497A). (A) distribution du volume cellulaire (Coulter) et (B) mesure cytofluorimétrique de la chlorophylle (in PARTENSKY & VAULOT, 1989).

Une autre particularité intéressante de *G. cf. nagasakiense*, que ne semble pas partager son cousin japonais, est de former une sous-population de cellules de taille réduite (longueur = 16-26,5 µm), qui peut coexister avec les cellules typiques de l'espèce (L = 25,5-37 µm), aussi bien en culture qu'*in situ*. Les deux sous-populations de *G. cf. nagasakiense* peuvent être distinguées par analyse du volume Coulter (Fig. 45 A), ainsi que sur leur contenu différent en chlorophylle (Fig. 45 B) et en protéines (Fig. 46), tels que mesurés par cytométrie en flux (PARTENSKY & VAULOT, 1989). En culture, les "petites" cellules sont généralement plus longues que larges, tandis que les "grosses" cellules peuvent être soit fusiformes, soit grossièrement arrondies. Dans les échantillons naturels, les cellules des deux types sont souvent plus allongées qu'en culture (PARTENSKY *et al.*, 1988).

Des analyses cytofluorimétriques réalisées sur des populations en croissance exponentielle révèlent que les sous-populations de "grosses" et de "petites" ont toutes deux des cellules en G₁, S et G₂+ M du cycle cellulaire et qu'elles effectuent leur cycle indépendamment l'une de l'autre (Fig. 46). La découverte de "petites" cellules de *G. cf. nagasakiense* en phase de synthèse de l'ADN démontre qu'elles sont dans un état végétatif et non pas sexuel (PARTENSKY & VAULOT, 1989).

Malgré leur taille différente, "petites" et "grosses" cellules possèdent les mêmes caractères taxinomiques (Fig. 40), y compris leur contenu en ADN, qui est identique (Fig. 46). Néanmoins, elles se distinguent par la forme et le degré de compaction de leur noyau, qui est allongé et possède des chromosomes en faisceaux lâches parallèles chez les "grosses" cellules, alors qu'il est rond ou subovale et très condensé chez les "petites" formes. Ceci se retrouve au niveau ultrastructural : les chromosomes des "grosses" cellules sont bien séparés les uns des autres et le nucléoplasme est peu condensé (Fig. 42 A-B); au contraire, le noyau des "petites" cellules a un nucléoplasme très condensé et les chromosomes sont regroupés en amas denses (Fig. 42 C-E).

Des expériences de tri cellulaire et de clonage par cytométrie en flux ont permis de montrer que les "petites" et les "grosses" cellules appartenaient bien à une même population génétiquement homogène ; les modes de passage d'une forme à l'autre ont également pu être définis (PARTENSKY & VAULOT, 1989). Les "petites" cellules peuvent régénérer des "grosses" formes par simple élargissement de leur corps cellulaire (Fig. 47) ; ce phénomène se produit couramment en culture dès que les "petites" cellules atteignent la phase stationnaire de croissance. Par contre, la régénération de "petites" cellules à partir de "grosses" peut prendre de 1 à plus de 50 générations, ce qui semble signifier que la formation de "petites" cellules apparaît sporadiquement durant le cycle de vie de *G. cf. nagasakiense*. Les "petites" cellules semblent résulter d'un bourgeonnement de l'épicône gauche d'une "grosse" cellule (Fig. 10). Au niveau nucléaire, le processus de bourgeonnement semble débiter par une constriction du noyau, séparant deux lots subégaux de chromosomes. Après séparation des deux noyaux-fils, l'un d'eux migre vers le bourgeon néoformé tandis que l'autre reste dans le corps cellulaire. Il est à noter que les "petites" cellules peuvent parfois se diviser selon un processus similaire (division longitudinale du noyau après extension de la cellule dans le sens de la longueur), mais que dans ce cas, les deux cellules obtenues sont de tailles équivalentes (Fig. 47).

Les processus physico-chimiques responsables de la différenciation de la taille cellulaire restent obscurs. Ce n'est apparemment pas le résultat d'une carence du milieu en N et P (PARTENSKY & VAULOT, 1989). Ce phénomène de différenciation se produit également *in situ*. Des chercheurs ont noté que les dimensions moyennes des cellules peuvent décroître au cours de "blooms", du fait de la diminution significative du nombre de gros spécimens vers la fin de la prolifération (BALLANTINE & SMITH, 1973 ; PYBUS, 1980). Ces auteurs n'ont pas mentionné clairement la présence de deux sous-populations, mais ces observations suggèrent que, au cours de ces "eaux colorées", les "grosses cellules" étaient apparues en premier, puis avaient engendré des "petites" cellules, qui étaient devenues dominantes au terme du phénomène. Les "petites" cellules de *G. cf. nagasakiense* ont potentiellement un haut pouvoir prolifératif ; une réduction de la taille cellulaire permet une optimisation de la capture des photons et de l'assimilation des nutrilites nécessaires pour la croissance (RAVEN, 1986), de sorte que les "petites" cellules peuvent profiter au mieux des conditions qui prévalent généralement pendant les "blooms" (disponibilité des nutrilites, stabilité de la colonne d'eau, etc.). Par contre, la "grosse" forme apparaît mieux adaptée à la survie en conditions moins favorables, de par sa moindre fragilité et ses importantes réserves. Selon le modèle classique des stratégies de croissance de MacArthur et Wilson (ODUM, 1969 ; PIANKA, 1970), les petits et les gros *Gymnodinium* représenteraient respectivement les types *r* et *K*. Quelle que soit la signification réelle du phénomène de différenciation de la taille cellulaire —sexuel ou végétatif— ce mécanisme biologique pourrait contribuer pour une bonne part au succès de *G. cf. nagasakiense* dans le milieu naturel.

Les temps de génération mesurés *in situ* par la méthode de la chlorophylle marquée (VIDEAU, 1988 ; VIDEAU & PARTENSKY, 1990) apparaissent assez longs (4,6-10 j), contrairement à ce que l'on pourrait attendre d'une espèce d' "eaux rouges". En culture, on peut cependant observer des temps de 1,7 j pour la population totale ou de 1 j pour la sous-population de "petites" cellules (PARTENSKY, 1989) ; ceci suggère que *Gymnodinium* aurait la capacité d'augmenter très significativement son taux de croissance par formation de "petites" cellules à forte prolifération, lorsque les

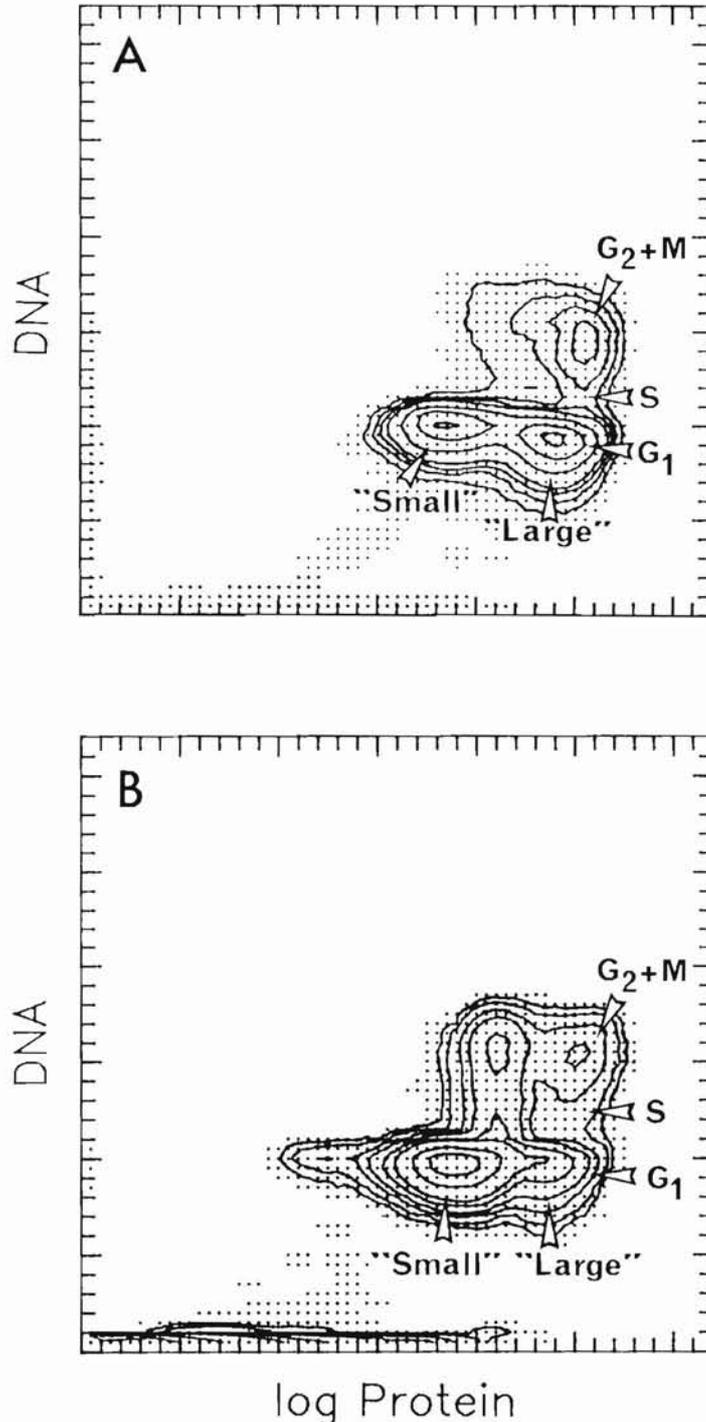


Figure 46 — Analyse par cytométrie en flux du contenu en ADN et protéines (en unités relatives), après double marquage au iodure de propidium et au FITC, d'échantillons de *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* à deux sous-populations.

Dans l'exemple A (souche Tinduff), seules les "grosses" cellules se divisent, puisqu'une très faible proportion des "petites" cellules sont en phases S et G₂ + M du cycle cellulaire. Dans l'exemple B (souche Iroise), au contraire, les "petites" cellules se multiplient très activement et dominent largement en nombre les "grosses" cellules. Noter la présence d'une population de très petite taille dont les cellules sont exclusivement en G₁ (in PARTENSKY & VAULOT, 1989).

conditions propices au développement d'une "efflorescence" sont rassemblées (PARTENSKY & VAULOT, 1989). Parallèlement, l'espèce japonaise est susceptible de croître assez rapidement en culture (1 div./j) mais sa multiplication *in situ* semble très lente (YAMAGUCHI & HONJO, 1990).

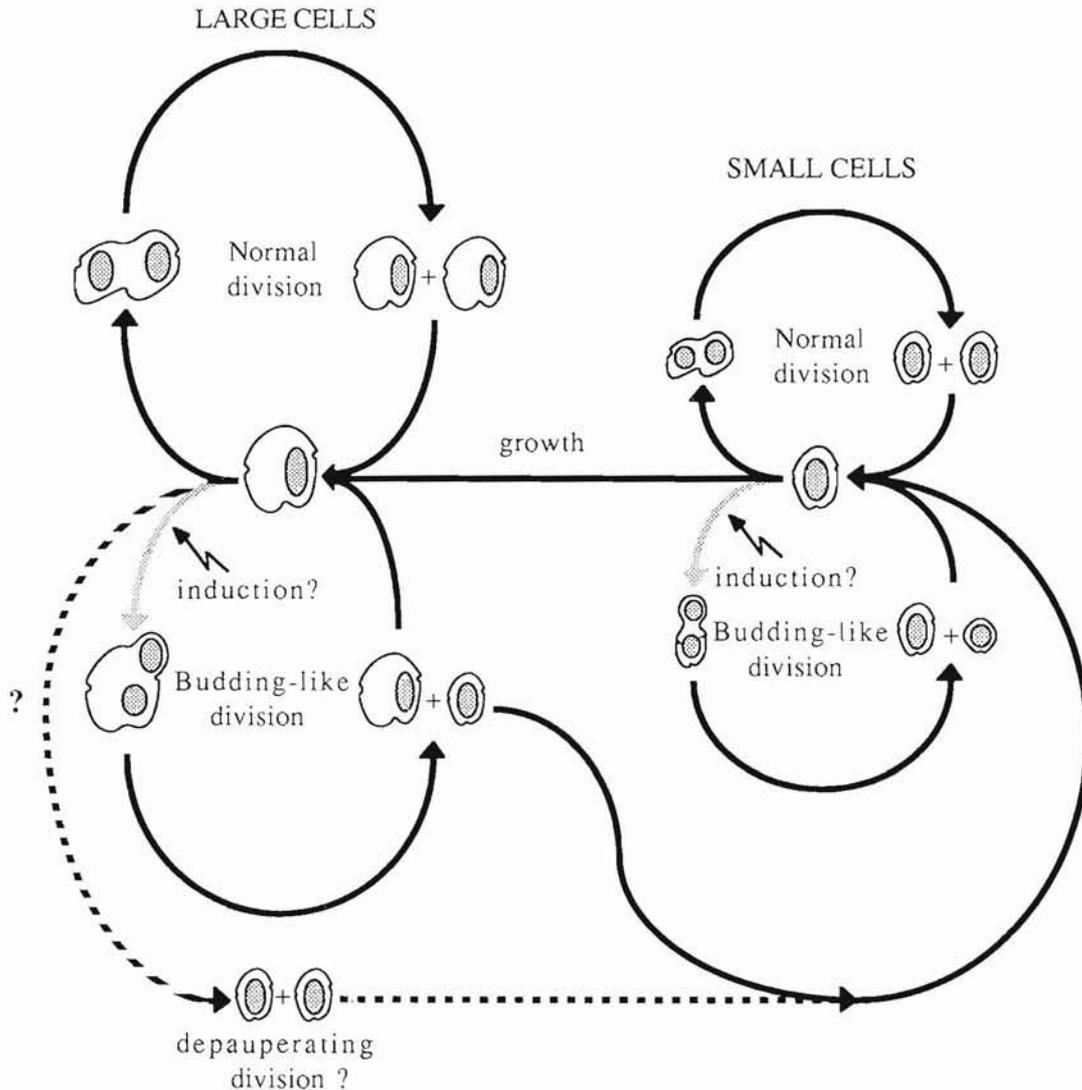


Figure 47 — Cycle de reproduction asexuée de *Gymnodinium cf. nagasakiense*.

La flèche en pointillé représente un mode possible, mais non observé, de formation des "petites" cellules à partir des cellules typiques. Les flèches grises correspondent à des processus qui sont probablement sous le contrôle d'un phénomène d'induction (in PARTENSKY & VAULOT, 1989).

Le seuil de saturation photosynthétique de *G. cf. nagasakiense* en culture est très élevé (200 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, selon RICHARDSON & KULLENBERG, 1987 ; 350 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ selon DIXON & HOLLIGAN, 1989) et supérieur à ceux estimés chez la plupart des autres dinoflagellés. De plus, cette espèce ne présenterait pas de photoinhibition aux hautes énergies lumineuses (500 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$). Enfin, des cellules adaptées à une faible luminosité (10 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) seraient capables d'abaisser leur point de compensation par rapport à des cellules cultivées en forte luminosité (150 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) ; elles augmenteraient ainsi leur activité photosynthétique à bas régimes lumineux, tout en continuant à utiliser au mieux les hautes luminosités (RICHARDSON & KULLENBERG, 1987). L'ensemble de ces résultats montrent que *G. cf. nagasakiense* est une algue parfaitement "euryphotique" et particulièrement bien adaptée aux zones frontales.

Les travaux de PAASCHE *et al.* (1984) ont démontré que *G. cf. nagasakiense* était capable d'assimiler les nitrates à l'obscurité, lorsque les cellules étaient carencées en cet élément. Chez les cellules non carencées, l'assimilation de l'azote minéral, qui se fait à un taux compris entre 70 et 100 nmol/10⁶ cell./h (DIXON & HOLLIGAN, 1989 ; voir aussi PAASCHE *et al.*, 1984), est couplée, comme habituellement, avec une réduction simultanée du gaz carbonique pendant la photosynthèse ; une faible intensité lumineuse serait néanmoins suffisante pour l'incorporation d'azote dans les cellules (PAASCHE *et al.*, 1984). *G. cf. nagasakiense* serait également capable d'incorporer l'azote ammoniacal et les phosphates à l'obscurité (K. Tangen, comm. pers.). Il n'existe pour l'instant aucune preuve d'une éventuelle capacité de ce dinoflagellé à assimiler l'azote ou le phosphore sous forme organique, qui pourrait expliquer qu'il puisse survivre en milieux carencés.

Toutefois, DIXON & HOLLIGAN (1989) ont montré que *G. cf. nagasakiense* était capable de réguler son métabolisme carboné et son taux de croissance *in situ* pour l'adapter à la disponibilité des nutrilites. Les dosages effectués sur cultures par MOAL *et al.* (1987) confirment la relative constance du rapport C/N chez *Gyrodinium cf. aureolum*, donc la capacité de cet organisme à supporter des conditions environnementales fluctuantes ou contrastées, comme celles qui prévalent dans les régions frontales. Les mêmes auteurs donnent pour certains paramètres biochimiques les valeurs suivantes en 10⁻¹⁵ g /µm³ : protéines 80-268, carbohydrates 37-45, chlorophylle *a* 0,7.

Concernant l'effet des oligo-éléments, on signalera une stimulation de la croissance par le selenium (ISHIMARU *et al.*, 1989).

Un phototactisme positif a été observé chez *G. cf. aureolum* par BRAARUD & HEIMDAL (1970) et BALLANTINE & SMITH (1973). Parallèlement, une migration verticale des cellules de *G. cf. aureolum* a été étudiée par DAHL *et al.* (1982), pendant le "bloom" survenu en septembre 1981 en Norvège : effectuant des comptages réguliers sur une période de 20 heures, ils ont noté que le maximum de densité cellulaire était en surface le soir, se trouvait à 5-8 m pendant la nuit, et remontait à 0,5 m le lendemain matin ; ces résultats confirment les observations réalisées précédemment par HICKEL *et al.* (1971). Plus récemment, DAHL & BROCKMANN (1985) et BROCKMANN *et al.* (1985) ont essayé, sans y parvenir, de reproduire expérimentalement cette migration, en cultivant des populations de *G. cf. aureolum* dans des sacs plastique de grande taille : ils ont effectivement pu observer une migration verticale, mais elle n'était pas corrélée avec le rythme nyctéméral. Au vu des travaux récents (CHANG & CARPENTER, 1985 ; DAHL & BROCKMANN, 1989 ; DAHL & TANGEN, 1990), on peut conclure que, sans effectuer de migrations nyctémérales dûment caractérisées et endogènes, *Gymnodinium cf. nagasakiense* présente des variations nyctémérales indéniables de sa répartition verticale, variations liées à un phototactisme positif. Il semble bien, d'ailleurs, en être de même pour l'espèce japonaise (HONJO *et al.*, 1990).

Aucune bioluminescence n'a été mentionnée chez *G. cf. aureolum* ; ce phénomène, très rare chez les dinoflagellés "nus", a cependant été signalé chez deux autres espèces de *Gymnodinium*.

ÉCOLOGIE

Répartition de l'espèce

La distribution de *G. cf. nagasakiense* sur les côtes européennes est assez bien connue (Fig. 48), du fait que cette espèce est régulièrement impliquée dans des phénomènes "d'eaux colorées" et qu'elle a été étudiée lors de plusieurs campagnes océanographiques (PINGREE *et al.*, 1975 ; GRALL, 1976 ; JENKINSON & CONNORS, 1980 ; HOLLIGAN *et al.*, 1980). *G. cf. nagasakiense* a été signalé dans des zones climatiquement aussi distinctes que l'île de Senja (70° N), en Norvège (TANGEN, 1982a), et la côte nord-ouest d'Espagne (BLANCO, 1984). Près des côtes françaises, *G. cf. nagasakiense* a été décrit pour la première fois en août 1976 entre Roscoff et Plymouth (GRALL, 1976), puis en septembre 1978 dans la baie de Douarnenez (LASSUS, 1983). Durant l'été 1983, cette espèce a, de nouveau, proliféré dans cette baie (BIRRIEN *et al.*, 1987 ; MORIN *et al.*, 1989), ainsi que dans la rade de Brest où elle a provoqué des mortalités de larves de Pectinidés (BUESTEL *et al.*, 1984 ; ERARD-LE DENN *et al.*, 1990). En juillet 1987, son aire de répartition s'est étendue à la côte sud de Bretagne, notamment à la baie de Vilaine, où des "eaux colorées" ainsi que des mortalités d'arénicoles ont été remarquées (M. BARDOUIL, *comm. pers.*). Plus au large, le dinoflagellé est fréquent au voisinage des fronts hydrologiques (PINGREE *et al.*, 1975 ; GRALL, 1976 ; HOLLIGAN, 1979 ; VIDEAU, 1988) où il forme souvent des "eaux colorées" (voir plus loin). Notons enfin que, quelque 30 ans après sa première description dans le Massachusetts, l'organisme est à nouveau signalé sur la côte nord-est des Etats-Unis (CHANG & CARPENTER, 1985 ; MAHONEY *et al.*, 1990).

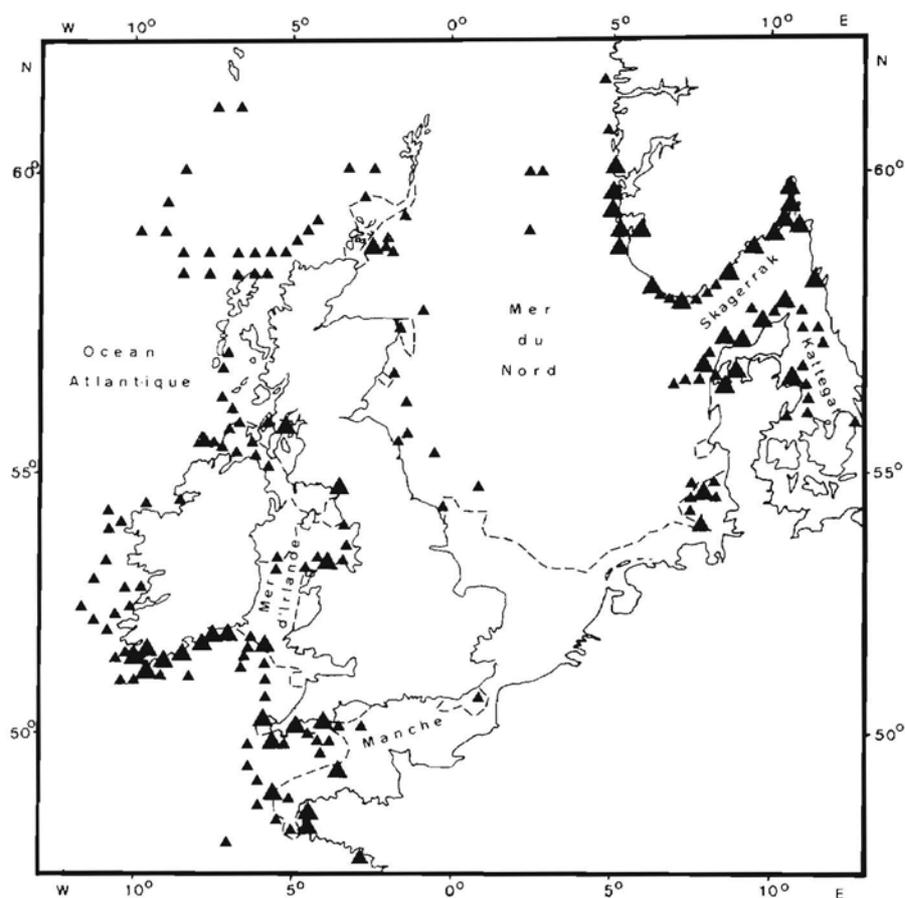


Figure 48 — Répartition de *Gymnodinium cf. nagasakiense* dans les mers d'Europe du Nord (in PARTENSKY & SOURNIA, 1986).

Petits triangles : conc. < 10⁶ cell./l ; gros triangles : conc. > 10⁶ cell./l. ("eaux colorées") : tireté : position moyenne des fronts de marée selon PINGREE & GRIFFITHS (1978).

Gymnodinium cf. nagasakiense est essentiellement néritique, comme le montre sa large distribution dans les mers épicontinentales nord-européennes. Il a parfois été décrit dans des environnements à faible salinité, comme des estuaires, mais sa présence y est généralement accidentelle; à titre d'exemple, l'apparition d'une "eau brune" dans le Firth of Clyde (Ecosse) en septembre 1980

(JONES *et al.*, 1982) a été attribuée par ces auteurs au transport d'une population de *G. cf. nagasakiense* depuis l'entrée de l'estuaire jusqu'à la région du "bloom", et non à la floraison massive d'une population présente à cet endroit. Si l'on compare la carte de distribution de *G. cf. nagasakiense* à la répartition des zones de front de marée dans les mers d'Europe du Nord (Fig. 48), on remarque que ce dinoflagellé semble éviter les zones d'eau mélangée, en particulier la Manche et la mer d'Irlande, mais est souvent présent au niveau des zones frontales ou à proximité, du côté stratifié du front. Notons que des cellules de *Gymnodinium* peuvent être cependant observées dans les zones mélangées situées à proximité de fronts, mais toujours à des concentrations très faibles (BIRRIEN, 1987 et observations personnelles). Dans la partie occidentale de son aire de répartition, *G. cf. nagasakiense* se rencontre en général dans des eaux de salinité égale à 30-36 ‰ pour les zones côtières (BALLANTINE & SMITH, 1973), et de l'ordre de 34-36 ‰ dans les zones situées plus au large. A noter que dans la zone scandinave de l'aire de distribution de *Gymnodinium*, la salinité varie graduellement de 33 ‰, pour les eaux de la mer du Nord, à 25 ‰ pour les eaux du Nord-Kattegat (SVANSSON, 1975 ; RICHARDSON & KULLENBERG, 1987). *G. cf. nagasakiense* a également été signalé en octobre 1981 au sud du Kattegat, dans des eaux de salinité inférieure à 15 ‰, mais ne s'y est pas maintenu les années suivantes (EDLER *et al.*, 1982 ; AERTEBJERG & BORUM, 1984).

La température de l'eau, dans les zones où *G. cf. nagasakiense* a été échantillonné, varie de 9 à 20°C en surface (selon la période de l'année), et peut descendre à 6°C au niveau de la thermocline (HOLLIGAN 1985); de plus, BIRRIEN (1987) a remarqué que des cellules de *G. cf. nagasakiense* étaient détectables dans les eaux côtières de la mer d'Iroise jusqu'en décembre ($t^{\circ} = 12^{\circ}\text{C}$) et à partir du mois d'avril ($t^{\circ} = 9,5^{\circ}\text{C}$). Néanmoins, lors du "bloom" observé par RODEN *et al.* (1981), les populations de *G. cf. nagasakiense* se concentraient dans les eaux de température élevée ($> 13^{\circ}\text{C}$) et semblaient éviter les eaux plus froides ($< 11^{\circ}\text{C}$).

Répartition et génèse des "eaux colorées"

Les zones où *G. cf. nagasakiense* a été à l'origine d' "eaux colorées" sont signalées sur la figure 48. Ce phénomène n'est en général visible que pour une concentration algale supérieure ou égale à environ 10^6 cellules par litre (HANSEN & SARMA, 1969) ; la couleur de l'eau varie du brun-rouge au "brun chocolat" ou "brun café" selon le nombre de cellules présentes (TANGEN, 1977), d'où le terme "eaux brunes" parfois attribué à ce phénomène. Notons que *G. cf. nagasakiense* n'atteint des proportions "d'eaux colorées" que sur une partie de son aire de répartition. La zone ouest est caractérisée par la présence de structures frontales très marquées en été : d'une part, les fronts de marée séparant les eaux du large stratifiées des eaux de la Manche et de la mer d'Irlande mélangées (front d'Ouessant, fronts de la mer Celtique et de la mer d'Irlande, front d'Islay) ; d'autre part, les fronts côtiers marquant la limite entre des eaux côtières souvent dessalées et les eaux océaniques ; dans la seconde catégorie, citons le front du sud de l'Irlande (non représenté sur la Fig. 48), le front interne de l'Iroise, en face de la baie de Douarnenez, bien étudié par BIRRIEN (1987), BIRRIEN *et al.* (1987) et MORIN *et al.* (1989), et les fronts marquant l'entrée des "firths", "sounds" et "sealochs" d'Ecosse (GOWEN, 1987). Notons que des concentrations importantes de *Gymnodinium* ont également été signalées près du front de talus qui se forme à la bordure du plateau continental européen (HOLLIGAN, 1981). Toutes ces zones-limites présentent un enrichissement plus ou moins marqué en nutrilités par rapport aux zones voisines et leur stabilité est, en général, suffisante pour permettre une croissance importante du phytoplancton, et en particulier des dinoflagellés (HOLLIGAN, 1979). La proximité de telles structures frontales joue un rôle essentiel sur le développement "d'eaux brunes" non seulement au large mais également en zone côtière (LINDAHL, 1983, 1985).

Les causes des proliférations de *G. cf. nagasakiense* restent assez obscures car elles mettent en jeu, non seulement les facteurs physiques du milieu, mais également des facteurs biologiques, dont la combinaison est complexe. Il est cependant possible de relever quelques caractères communs à l'ensemble des descriptions "d'eaux colorées" à *G. cf. nagasakiense*.

1) Le déclenchement des "eaux brunes" est sans doute le résultat de l'interaction, de la concordance ou du décalage de certains phénomènes (climatologiques, hydrologiques, nutritifs, etc.), expliquant qu'elles ne se produisent que certaines années (BIRRIEN, 1987 ; MORIN *et al.*, 1989). En particulier, les "eaux colorées" à *Gymnodinium*, comme d'ailleurs l'ensemble des blooms de dinoflagellés (RYTHER, 1955), apparaissent le plus souvent après une période plus ou moins longue de temps calme et chaud entraînant la présence d'une thermocline bien marquée; dans cer-

tains cas, cette situation intervient elle-même après une période de vent et (ou) de pluie, ayant provoqué un mélange vertical de la colonne d'eau et enrichi les eaux de surface (DOERFERR & AMANN, 1984). Une faible turbulence semble donc un facteur déterminant dans l'apparition des "blooms"; cependant, il semble que les couches denses de *G. cf. nagasakiense*, une fois constituées, soient parfois capables de subsister un certain temps dans un environnement turbulent (RODEN *et al.*, 1981). Des apports azotés continentaux ou pluviaux peuvent aussi intervenir mais, dans le cas étudié par DAHL *et al.* (1987) sur la côte sud de Norvège, cette fertilisation n'a pu contribuer que mineurement aux besoins de l'algue.

2) Le développement des populations de *G. cf. nagasakiense* (ou d'autres dinoflagellés) survient généralement après la floraison printanière de diverses espèces de Diatomées (HOLLIGAN & HARBOUR, 1977), donc dans un environnement appauvri en éléments minéraux. Le rôle des sources potentielles de nutrilites telles que les zones frontales est donc essentiel. De plus, il est possible que les métabolites excrétés par les Diatomées puissent préconditionner le développement de ce dinoflagellé (IWASAKI, 1979).

3) L'accroissement de la population algale par simple multiplication végétative est, en général, insuffisant pour expliquer l'augmentation souvent très rapide de la concentration cellulaire dans les zones de bloom ; des facteurs de concentration dans les sens vertical (migration des cellules) et horizontal (courants, vents) doivent donc être envisagés (HICKEL *et al.*, 1971 ; DOERFERR & AMANN, 1984).

4) L'apparition d'eaux brunes en zone côtière semble généralement due à un transport de populations algales qui se développent au large, au voisinage d'un front ou d'une autre discontinuité hydrologique, puis se concentrent dans un front côtier de salinité ; les vents et les courants sont également un facteur d'accumulation (LINDAHL, 1986).

5) La phase de déclin puis la disparition des "eaux brunes" peuvent, dans la majorité des cas, être reliées à des changements hydrologiques et (ou) climatiques : apparition de vent, baisse de la température de l'eau, disparition de la thermocline. BIRRIEN (1987) et MORIN *et al.* (1989) ont montré que l'épuisement de l'azote minéral (nitrates) pouvait également être un facteur déterminant dans la disparition d'une "eau brune".

En dehors de ce déterminisme physico-chimique (dont les principes ne sont pas, *a priori*, spécifiques des "blooms" de *G. cf. nagasakiense*), il convient de rappeler les deux caractéristiques physiologiques propres à cette espèce et décrites plus haut, qui pourraient expliquer que ce soit elle, plutôt qu'une autre algue planctonique, qui prolifère dans ces conditions favorables : d'une part, adaptation (doublée de phototactisme) à une très large gamme d'intensités lumineuses, d'autre part, adaptation à des conditions de nutrition azotée appauvries ou diversifiées qui ne satisferaient pas les besoins d'autres espèces. Il faut également tenir compte de la variabilité du taux de croissance maximal, et ceci sous deux aspects.

- Des variations du cycle cellulaire induites par les conditions du milieu pourraient avoir, dans certains cas, un effet significatif sur la dynamique de la population (KARENTZ, 1983) ; cette hypothèse, fondée sur des observations de laboratoire, n'est toutefois pas étayée par des études *in situ*.

- Des variations importantes du taux de croissance maximal au sein d'une même population ont été mises en évidence sur des cultures clonales (COSTAS, 1986). Cette étude a montré la très grande flexibilité génotypique chez les espèces de dinoflagellés qui ne forment pas de kystes de résistance (comme c'est le cas chez *Gymnodinium cf. nagasakiense*) par rapport aux espèces qui en présentent et par rapport aux Diatomées (dont les génomes semblent homéostatiques). Ces variations pourraient induire par sélection clonales des "blooms" d'espèces *a priori* non adaptées à une compétition efficace avec les autres algues présentes.

Enfin, dans cet ensemble de stratégies, un mécanisme additionnel pourrait permettre à *Gymnodinium cf. nagasakiense* d'assurer sa dominance sur les autres phytoplanctons : l'eau de mer prélevée dans une efflorescence s'est révélée limiter la croissance de Diatomées (GENTIEN & ARZUL, 1990b). Par adsorptions sélectives, il a été possible de montrer que le dinoflagellé produit des substances exotoxiques néfastes à la croissance d'autres algues. Des tests d'inhibition de croissance sur divers unicellulaires (*Chaetoceros gracile*, *Dunaliella tertiolecta*, *Isochrysis galbana*, *Skeletonema costatum* et *Tetraselmis suecica*) se sont révélés positifs et ont montré que cette action est à large spectre (sur la nature et l'activité de ces toxines, voir plus loin).

Une approche théorique de la compétition entre une algue productrice d'exotoxines et un autre phytoplancton (GENTIEN & ARZUL, 1990a) a montré que l'établissement d'un bloom monospécifique, à taux de production d'effet toxique constant, dépend très fortement d'un seuil d'inoculation ; celui-ci est fonction des conditions locales (confinement géographique ou hydrodynamique, flux de nutrilites) ; cette approche doit cependant être validée par des études *in situ*.

Ces hypothèses permettent, certes, de dépasser la causalité apparente qui relie les périodes de stabilité des eaux aux développements de blooms toxiques ; cependant, par manque d'évaluation des importances respectives de chacun des processus identifiés à ce jour, on ne peut encore entrevoir de réponse simple au déterminisme d'apparition d'une espèce toxique donnée.

NUISANCES ET TOXICITÉ

Domages associés aux proliférations

Les conséquences écologiques et économiques des "eaux colorées" à *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* sont souvent très importantes (TANGEN, 1977 ; OTTWAY *et al.*, 1979 ; LEAHY, 1980 ; DAHL *et al.*, 1982). Les effets nuisibles provoqués par ce dinoflagellé sont cependant limités à une action directe sur les consommateurs primaires, poissons herbivores et mollusques, ou sur les espèces présentes dans les sites où les blooms se produisent.

La variété des espèces concernées est considérable. Parmi les invertébrés, les vers Polychètes (*Arenicola marina* [L.]) seraient particulièrement sensibles (HANSEN & SARMA, 1969 ; BALLANTINE & SMITH, 1973 ; HELM *et al.*, 1974 ; TANGEN, 1977 ; OTTWAY *et al.*, 1979), mais d'autres groupes zoologiques sont fréquemment victimes des "eaux brunes" ; notons en particulier certaines espèces d'oursins : *Echinocardium cordatum* Pennant, *Echinus esculentus* L., *Paracentrotus lividus* (Lamarck), etc., plus rarement d'étoiles de mer : *Marthasterias glacialis* (L.), de cnidaires (*Actinia equina* (L.), *Hydractinea echinata* Fleming), de crustacés : *Pagurus bernhardus* (L.), *Carcinus maenas* (L.), d'ascidies, de bryozoaires ou d'éponges, et surtout un large spectre d'espèces de mollusques bivalves : *Pecten maximus* (L.), *Mytilus edulis* L., *Ensis* spp., *Cardium* spp., *Lutraria* spp., etc. ou gastéropodes : *Gibbula* spp., *Littorina* spp., *Patella* spp., *Nucella* spp., etc. ; la sensibilité de ces organismes semble cependant varier selon les observations (O'SULLIVAN, 1978 ; FORSTER, 1979 ; GRIFFITHS *et al.*, 1979 ; CROSS & SOUTHGATE, 1980 ; LEAHY, 1980 ; BLAKE & WALKER, 1981 ; WILSON, 1982). L'incidence des "eaux brunes" sur la production de mollusques en élevage est donc importante ; des mortalités de jeunes stades de Pectinidés ou des déformations irréversibles chez des stades plus âgés ont été remarquées sur des élevages et des stocks naturels de la rade de Brest (BUESTEL *et al.*, 1984 ; ERARD-LE DENN *et al.*, 1990). Diverses espèces de poissons marins sont également sensibles ; les animaux élevés en cage ou en bassin (truites, saumons, etc.) sont évidemment les premières victimes de ces phénomènes, car ils ne peuvent pas éviter ou fuir la zone dangereuse. Des mortalités parfois massives, représentant des pertes considérables pour les aquaculteurs, ont été rapportées les années passées, notamment en Norvège en 1966 et 1976 (TANGEN, 1977), 1981 (DAHL *et al.*, 1982, 1987) et 1982 (TANGEN, 1983b), sur la côte sud-ouest d'Irlande en 1978, 1979 et 1981 (AYRES *et al.*, 1982 ; PARKER *et al.*, 1982 ; DOYLE *et al.*, 1984), ainsi qu'en Ecosse, dans le "Firth of Clyde", en 1980 (JONES *et al.*, 1982). Divers auteurs rapportent également la mort de poissons sauvages (morues, anguilles, etc.), survenant en général lorsque ceux-ci se trouvent emprisonnés dans des baies ou des fjords par une "eau brune" (JENKINSON & CONNORS, 1980 ; DAHL *et al.*, 1982). Plus récemment, POTTS & EDWARDS (1987) ont remarqué que le nombre de stades larvaires, post-larvaires et juvéniles de poissons avait considérablement diminué à la suite d'un "bloom" de *G. cf. nagasakiense*. La concentration cellulaire critique conduisant aux cas de mortalité de poissons varie selon les observations de 6 à 21.10⁶ cellules par litre. Notons que ROBERTS *et al.* (1983) ont observé la mort de truites (*Salmo gairdneri* Richardson) en laboratoire à partir d'une concentration de 11.10⁶ cellules par litre ; aux concentrations inférieures, les poissons présentaient une hyperactivité mais ne mouraient pas. Ces résultats semblent contredire ceux précédemment obtenus par G. Berge (cité par TANGEN, 1977), qui n'a pas observé de mortalité de ses poissons-tests (morues, gobies et colins), même pour des concentrations de *G. cf. nagasakiense* de 3.10⁷ cell/l. Ces variations de concentration cellulaire critique semblent fortement liées à la variabilité de la toxicité algale ; en effet, des souches de *G. cf. aureolum* isolées du milieu perdent leur toxi-

cité envers des larves de *Pecten maximus* au bout de neuf mois de culture (ERARD-LE DENN *et al.*, 1990). Une variabilité intraspécifique de la toxicité algale, telle que celle reportée pour le dinoflagellé *Gymnodinium breve* Davis en culture (SPIKES *et al.*, 1968), est également à prendre en compte.

Par ailleurs, *Gymnodinium cf. nagasakiense* figure parmi les espèces du phytoplancton marin potentiellement productrices de sulfure de diméthyle (TURNER *et al.*, 1988).

Causes possibles des mortalités

Les raisons invoquées pour expliquer la mortalité d'organismes en liaison avec l'apparition d'une "eau brune" sont multiples. Dans certains cas, une baisse importante de la teneur de l'eau en oxygène dissous semble suffire pour expliquer ce phénomène (HELM *et al.*, 1974 ; TANGEN, 1977, 1979) ; dans d'autres cas, la teneur en oxygène n'est visiblement pas descendue suffisamment bas pour qu'un phénomène d'hypoxie puisse être la seule cause de la mort des organismes (JONES *et al.*, 1982 ; DAHL *et al.*, 1982).

Plusieurs auteurs ont donc essayé de mettre en évidence une éventuelle toxicité de *G. cf. nagasakiense*. Les expériences de HELM *et al.* (1974) puis de THAIN & WATTS (1984) ont montré que la survie d'embryons de *Crassostrea gigas* était très diminuée en présence de *G. cf. nagasakiense* ; d'autres organismes, tels que des stades nauplii d'*Artemia salina* L. ou des *Crangon vulgaris* L. adultes semblaient, par contre, insensibles. WIDDOWS *et al.* (1979) ont également montré que le taux de clairance de moules (*Mytilus edulis* L.) était affecté, mais de façon réversible, par la présence de *G. cf. nagasakiense* en concentration modérée ($6 \cdot 10^5$ cell./l). Ce dinoflagellé serait également toxique sur des larves et des embryons de plies (K. Tangen, *comm. pers.*) ; ERARD-LE DENN *et al.* (1990) ont aussi montré que des concentrations cellulaires de $5 \cdot 10^5$ cell./l affectent le taux de filtration de juvéniles de *Pecten maximus* et induisent des mortalités aux stades postlarvaires. De plus, JONES *et al.* (1982), puis ROBERTS *et al.* (1983) ont observé que les cellules de *G. cf. nagasakiense* provoquaient une nécrose des branchies de truites, qui n'était pas due à l'occlusion de ces organes par les algues ; la paroi de l'intestin des poissons présentant les mêmes lésions, ces auteurs ont conclu à la présence d'une toxine nécrosante. La production de cette substance toxique par *G. cf. nagasakiense* est indépendante de l'âge de la culture, mais augmente avec la concentration de biotine ajoutée au milieu (TURNER *et al.*, 1987) ; cette relation ouvre peut-être une voie biochimique intéressante mais son implication écologique reste douteuse car les teneurs en biotine employés par ces auteurs étaient de 20 à 10^5 fois supérieures aux teneurs naturelles de l'eau de mer. JONES *et al.* (1982) ont pu obtenir des extraits toxiques (tests réalisés sur souris) à partir de contenus stomacaux de poissons : la toxine était cependant présente à une concentration très faible. Les extraits obtenus à partir de moules ne présentaient, par contre, aucune toxicité ; ce résultat confirme ceux précédemment obtenus par d'autres auteurs (BRAARUD & HEIMDAL, 1970 ; HELM *et al.*, 1974 ; BOALCH, 1979 ; OTTWAY *et al.*, 1979 ; BLANCO, 1984). La présence dans les cellules de *Gymnodinium* d'une ou plusieurs biotoxines a pu récemment être confirmée par PARTENSKY *et al.* (1989), qui ont montré que ce composé est présent à l'état intracellulaire sous une forme peu active. La très faible concentration de ce composé dans l'algue n'a pas encore permis son identification (PARTENSKY *et al.*, 1989).

La phase d'identification des toxines vient d'être inaugurée par YASUMOTO *et al.* (1989). Ceux-ci ont défini les deux toxines principales du *G. cf. aureolum* collecté dans les eaux norvégiennes : l'acide octadécapentaénoïque et le 1-eicosapentaénoïque-3-digalactosylglycerol ; ces deux composés sont des hémolysines fortes et non spécifiques qui créent des pores temporaires sur les membranes cellulaires. Les quatre groupes d'exotoxines isolés dans l'eau de culture (et non dans les cellules) par GENTIEN & ARZUL (1990b) présentent des propriétés chromatographiques voisines de celles isolées par les auteurs japonais. L'étude cytofluorimétrique d'algues soumises à ces extraits toxiques (GENTIEN & ARZUL, 1990b) laisse suspecter que ces toxines affectent aussi les membranes algales, expliquant ainsi les effets d'inhibition de croissance (voir plus haut).

La toxicité spécifique de *Gymnodinium cf. nagasakiense* envers les algues et les hématies diminue en culture (GENTIEN & ARZUL, 1990b). C'est ainsi qu'au bout de neuf mois de repiquages successifs, l'effet inhibiteur n'est plus observable sans concentration préalable du milieu de culture. Cette décroissance —et non disparition— en dessous du seuil minimal d'action toxique peut être due, soit à une sélection de souches, soit à un manque de stimulus de production ; les facteurs pouvant influencer cette production sont inconnus.

L'importante variabilité des seuils de concentration cellulaire toxique explique probablement qu'aucune relation directe entre les substances toxiques et la mortalité d'animaux marins n'ait, pour l'instant, été mise en évidence. Quoi qu'il en soit, d'autres facteurs, biologiques et (ou) physiques, doivent donc être envisagés. Ainsi, le mucus sécrété par *G. cf. nagasakiense* à la fin des "eaux colorées" pourrait jouer un rôle dans les mortalités en accroissant la viscosité de l'eau de mer (POTTS & EDWARDS, 1987). Les conséquences en sont une diffusion réduite de l'oxygène (JENKINSON, 1989), pouvant causer une anoxie locale autour des branchies des animaux.

En l'état actuel de l'avancement des études toxicologiques, il n'est pas possible de distinguer les responsabilités respectives des toxines et des altérations physico-chimiques du milieu. Cependant, par analogie avec d'autres algues produisant des toxines hémolytiques semblables (*Prymnesium parvum*), il semble difficile de ne pas attribuer aux hémolysines de *Gymnodinium cf. nagasakiense* un rôle majeur dans les mortalités de la faune marine.

Indépendamment de ces effets néfastes sur les macro-organismes benthiques et (ou) côtiers, l'impact des "eaux brunes" sur l'écosystème pélagique est difficile à évaluer. Les "blooms" à *G. cf. nagasakiense* sont généralement quasi monospécifiques, la proportion de toutes les autres espèces algales réunies demeurant minoritaire ou négligeable (HOLLIGAN & HARBOUR, 1977 ; HOLLIGAN *et al.*, 1980 ; BIRRIEN *et al.*, 1987). Récemment, GILL & HARRIS (1987) ont également mis en évidence une interaction entre *Gymnodinium* et ses prédateurs potentiels ; plusieurs espèces de copépodes présentent en effet un comportement de rejet vis-à-vis de ce dinoflagellé. L'absence ou la diminution du broutage de *G. cf. nagasakiense* par les copépodes, ainsi que la diminution de la compétition interspécifique évoquée précédemment, pourraient aussi expliquer son succès dans le milieu naturel.

PROBLÈMES ET PRIORITÉS

Par les propriétés et les caractéristiques qui viennent d'être exposées, *Gymnodinium cf. nagasakiense*, alias *Gyrodinium cf. aureolum*, diffère totalement du cas précédent (*Dinophysis*) : il est strictement ou essentiellement photo-autotrophe ; il n'exerce de nuisances qu'au stade de prolifération ; il produit une cytotoxine faiblement active et un complexe exotoxinique de plus grande activité ; il peut affecter sévèrement ses consommateurs primaires parmi la faune marine avoisinante, mais demeure (à une exception près ?) sans effet sur l'homme. De ce "profil" découlent, en l'état actuel des connaissances, deux voies de recherche.

Causes des proliférations

Gymnodinium cf. nagasakiense est largement répandu dans les mers épicontinentales de l'Atlantique nord-est mais ne prolifère, et ne devient indésirable, que pendant une partie de l'année (de la fin du printemps au début de l'automne) dans des zones dûment caractérisées. Il s'agit donc de préciser les conditions de l'environnement qui président aux explosions démographiques de cette algue unicellulaire, ceci afin de mieux les prévoir dans le temps et dans l'espace. Les hypothèses actuelles sont les suivantes :

- Concentration passive du dinoflagellé par des mécanismes physiques (vent, courants, convergence, circulation frontale). Le rôle des migrations verticales autonomes (dont l'existence même est controversée) en tant que mécanismes de concentration active reste à démontrer. Soulignons, au vu des caractéristiques éco-physiologiques ici rappelées, l'excellente adaptabilité de l'organisme aux situations frontales, c'est-à-dire à des gradients spatio-temporels rapides de l'énergie lumineuse et des concentrations en nutrilites.
- Stimulation de la croissance (généralement lente, comme on l'a vu) par certains types de substances d'origine soit continentale (acides humiques), soit marine (ectocrines de Diatomées) ;
- Variabilité intraspécifique du taux de croissance.
- Stratégie de croissance originale par formation de petites cellules de type "r" plutôt que "K" : quel est le facteur déterminant l'apparition de ces petites populations ?
- Inhibition de la prédation par le zooplancton et inhibition des compétiteurs phytoplanctoniques sous l'effet de métabolites particuliers à *Gymnodinium*.
- Mise à profit par le dinoflagellé de réserves azotées du milieu qui seraient qualitativement ou quantitativement impropres au développement d'autres espèces phytoplanctoniques.

Causes des mortalités

Les hémolysines détectées dans le milieu peuvent être sans ambiguïté considérées comme la cause des effets néfastes observés dans le milieu ; en effet, ces molécules ont des structures très proches de celles des toxines de *Prymnesium parvum* et de *Chrysochromulina polylepsis*. Une concentration de 10 ppm d'hémolysine-1 suffit à tuer un fundule (Poissons Cyprinidés) (WATANABE, 1986). La faible toxicité mise en évidence par PARTENSKY *et al.* (1989) ne semble pas être responsable des effets importants observés occasionnellement et impliquerait, en tout état de cause, une action directe par contact des branchies de poissons.

La forte variabilité de la production spécifique d'hémolysine par *G. cf. aureolum* en fonction des conditions du milieu explique la longue controverse sur la toxicité effective de ce dinoflagellé. Les travaux menés de manière indépendante par YASUMOTO *et al.* (1990) et GENTIEN & ARZUL (1990) permettent de clore ce débat. Cependant, les mécanismes biologiques et biochimiques de la toxicogénèse qui pourraient expliquer ces variations de toxicité sont encore inconnus. Ces mécanismes doivent être recherchés afin de permettre d'identifier les facteurs du milieu responsables, ce qui permettra, éventuellement, de définir des moyens de lutte ou de réduction d'effet.

CHAPITRE 3

ALEXANDRIUM MINUTUM (DINOPHYCÉES)

Nous traitons plus rapidement de cette espèce car elle demeure relativement peu connue. Elle n'est apparue en France que récemment et n'y a pas, ou pas encore, causé de dommages, mais n'en fait pas moins partie d'un genre redoutable et recèle elle-même des toxines paralysantes.

MORPHOLOGIE, IDENTIFICATION ET BIOLOGIE

Ce petit flagellé a été observé pour la première fois par HALIM (1960) lors d'une "eau rouge" signalée dans le port d'Alexandrie (Egypte) en 1958. La description fournie à l'époque par cet auteur laissait divers doutes sur la morphologie et la position taxinomique de l'organisme, doutes qui se sont faits plus pressants à mesure que progressaient les connaissances sur des dinoflagellés voisins. Dans la décennie suivante (à partir de 1970), tout un groupe d'espèces naguère attribuées au genre *Gonyaulax*, et toutes toxiques, a été reconnu comme distinct de ce genre, sans que les spécialistes puissent s'accorder sur le nom idoine : *Alexandrium*, *Gessnerium*, *Protogonyaulax* ou *Pyrodinium* ? (TAYLOR, 1976, 1979 ; LOEBLICH & LOEBLICH, 1979 ; SOURNIA, 1986 ; BALECH, 1985, 1989). Etant donné qu'*Alexandrium minutum* faisait partie du groupe litigieux et qu'il représentait l'espèce-type du genre *Alexandrium*, une nouvelle description détaillée s'imposait. Elle a été réalisée tout récemment par BALECH (1989, 1990) sur des échantillons provenant d'Alexandrie et identifiés par Y. Halim lui-même (Fig. 49) ; cette étude a confirmé l'individualité et la légalité taxinomique du genre *Alexandrium*, qui doit prévaloir sur son synonyme *Protogonyaulax*, comme celles de son type ; il convient de désigner ce dernier comme "*A. minutum* Halim emend. Balech" (SOURNIA, 1990). La réhabilitation du genre *Alexandrium* est aujourd'hui entérinée par le consensus atteint lors du dernier congrès international sur le phytoplancton toxique (MOESTRUP & LARSEN, 1990 ; STEIDINGER, 1990 ; STEIDINGER & MOESTRUP, 1990).

Il s'agit d'une petite cellule arrondie (Fig. 49-53), sans corne ni épines, quelquefois irrégulièrement ovale, légèrement plus longue que large et, sauf avis contraire, à nombreux chloroplastes. La face ventrale est de forme ovale à elliptique. La partie apicale est de forme conique et l'apex est arrondi ou quelquefois plat ; il n'y a pas de concavité antapicale. Le cingulum est profondément accentué et "descendant" d'une fois sa largeur. Le sulcus est peu profond. La tabulation est la suivante : Po, 4', 6'', 6c, 10s, 5''', 2'''' . La plaque Po est plutôt étroite, ovale convexe sur la gauche. La plaque 1' est de forme rhomboïdale : le côté droit a un pore clairement visible dans la moitié supérieure et la partie postérieure est tronquée. La plaque 6'' est étroite. Dans la plupart des spécimens observés, les plaques montrent une simple ou double suture. Le protoplasme est très sombre, et l'abondance de réserve rend difficile l'observation du noyau transversal. La thèque mesure 17 à 29 μm , le plus souvent 21-26 μm . La dimension minimale observée est de 15,5 μm et la maximale de 36 μm . Le diamètre transversal est toujours plus petit que la longueur d'environ 4-6 μm . La compression dorsoventrale est très peu prononcée.

En général, les variations de forme sont rares mais les variations de taille considérables. L'hypothèque varie peu en forme, tandis que l'épithèque montre une grande variation (conique, convexe, pointue...). La plus grande variabilité observée concerne la plaque 1' et la connexion existant ou non entre Po et 1' qui distinguait précédemment *Protogonyaulax* et *Alexandrium* (TAYLOR, 1985).

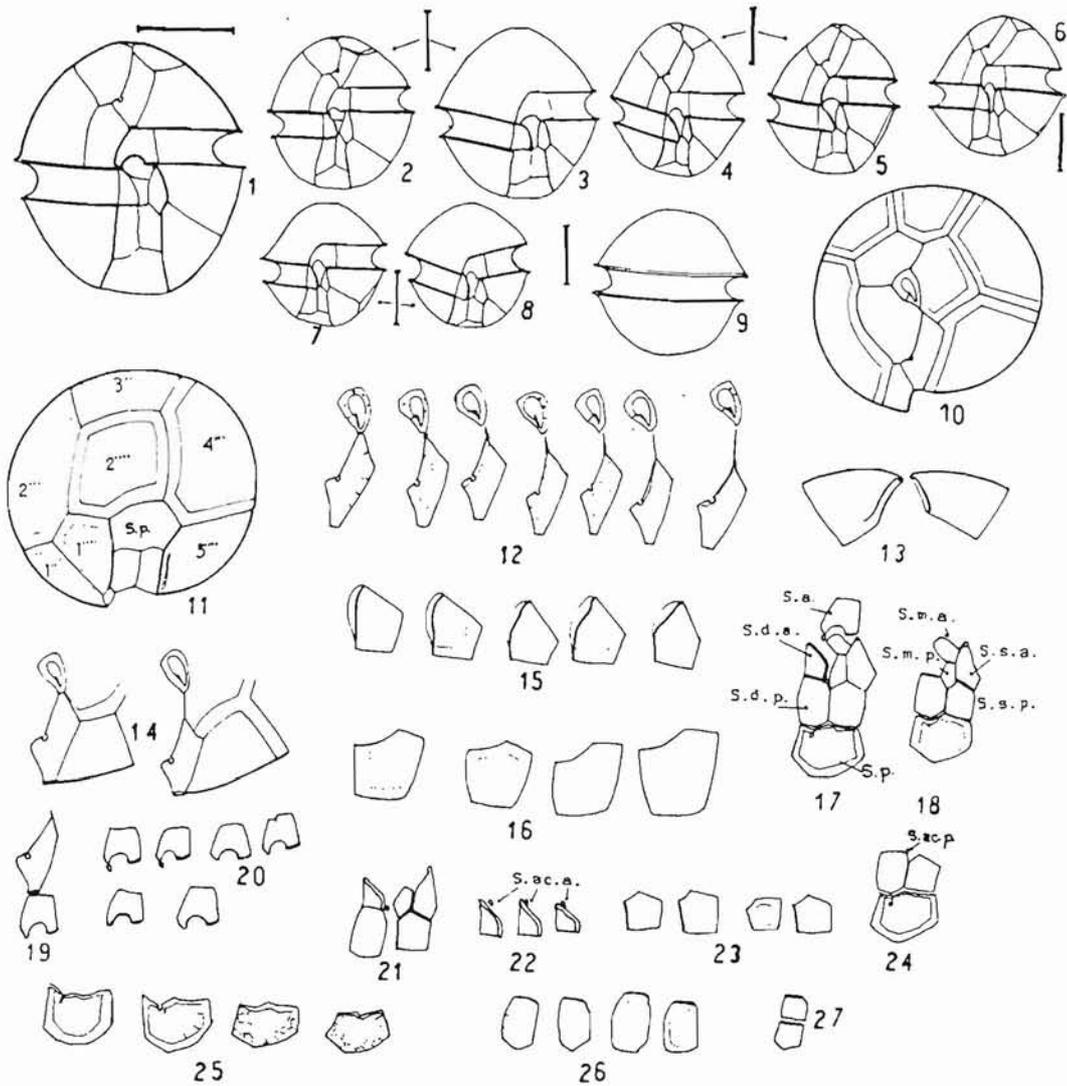


Figure 49 — *Alexandrium minutum* Halim (in BALECH, 1989).

Abréviations : Sa : plaque sulcale antérieure. S : plaque sulcale postérieure. Ssa : plaque sulcale antérieure gauche. Ssp : plaque sulcale postérieure gauche. Sdp : plaque sulcale postérieure droite. Sda : plaque sulcale antérieure droite. Sma : plaque sulcale médiane antérieure. Smp : plaque sulcale médiane postérieure. Saca : plaque accessoire antérieure. Saccp : plaque accessoire postérieure. (Echelle : 10 µm pour toutes les figures.)

1-8 : Vues ventrales. 9 : Vue dorsale. 10 : Vue apicale. 11 : Vue antapicale. 12 : Différentes connexions entre Po et 1'. 13 : Plaques 5''' et 1'''. 14 : Deux cas de sutures, Po et 1' directement connectées ou non. 15 : Variations de la plaque 1'''. 16 : Variations de la plaque 2'''. 17 : Plaques sulcales. 18 : Plaques sulcales d'une autre thèque sans Sa et Sda. 19 : Connection entre Sa et 1'. 20 : Variations de Sa. 21 : Plaques sulcales latérales, plus Smp et Saccp. 22 : Variations de Sda avec Saca. 23 : Variations de Ssp. 24 : Petites plaques Sp, Sdp, Ssp et Saccp. 25 : Variations de Sp. 26 : Variations de Sdp. 27 : Sdp divisée.

Les dernières descriptions de BALECH (1989, 1990) démontrent qu'*Alexandrium ibericum* Balech (1985) est un synonyme postérieur d'*A. minutum*, ces deux espèces ayant des dimensions et des caractéristiques de plaques thécales identiques. En revanche, la synonymie avec le *Gonyaulax balechii* de STEIDINGER (1971), envisagée par SOURNIA (1986), doit être écartée maintenant que les caractéristiques d'*A. minutum* ont été dûment établies. Néanmoins, quelques doutes et quelques difficultés subsistent quant à l'identification d'*A. minutum* : présence et importance du pore ventral,

connexion entre les plaques Po et 1' et ornementation de la thèque (Fig. 50-53). L'âge, les conditions d'environnement et la phylogénie des spécimens observés semblent être des facteurs importants. Les principales caractéristiques de la variabilité sont présentées dans le tableau 20.

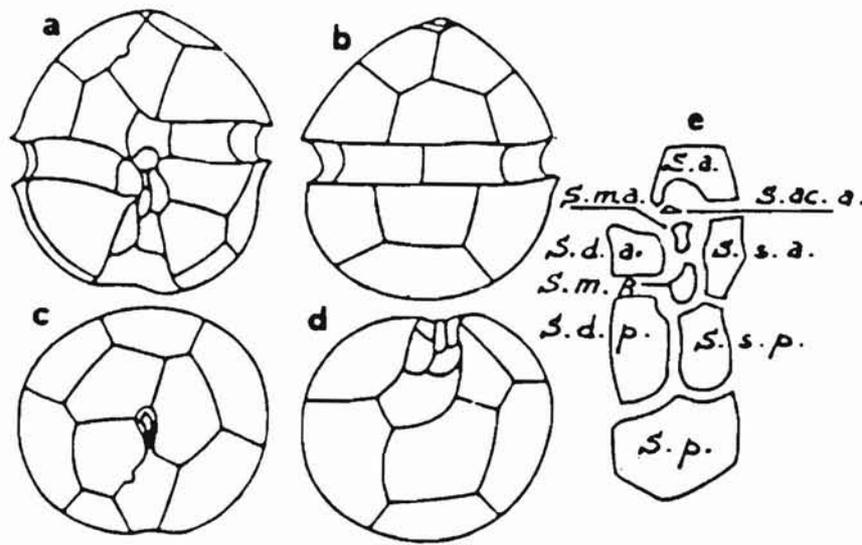


Figure 50 — *Alexandrium minutum* (représentation schématique).
a) vue ventrale ; b) vue dorsale ; c) vue apicale ; d) vue antapicale ; e) plaques sulcales.
(in MONTRESOR *et al.*, 1990).

Tableau 20 — Distribution mondiale et caractéristiques morphologiques d'*Alexandrium minutum*.

	EGYPTE ¹	ESPAGNE ²	TURQUIE ³	ITALIE ⁴	AUSTRALIE ⁵	IRLANDE ⁶	FRANCE ⁷
Date	1958	1985-1987	1983	1985-86, 1988	1986-87	1987	1988-1989
Localisation	Port	-	Baie	Golfe	Port	Port	Abers, baies, rivières
Longueur µm	16-23,2	22-29	-	21,3-30	20-24	-	24,5-28
Largeur µm	13-20,3	15-22	-	18,8-23,8	20-24	-	-
Po - 1'	Disjoint	Variable	-	Variable	Variable	-	Joint
Ornementation	Lisse	Légères aréoles	-	Lisse à accentuée, hypothèque reticulée	Lisse	-	Lisse
Toxicité	-	-	-	-	Toxines présentes	-	Toxines présentes

1 : In HALIM (1960) ; 2 : in FRAGA (1988) ; 3 : in KORAY & BUYUKISIK (1988) ; 4 : in MONTRESOR *et al.* (1990) ; 5 : in HALLEGRAEFF *et al.* (1988 b) ; 6 : in GROSS (1988) ; 7 : E. ERARD-LE DENN & E. DESBRUYERES (données inédites) ; — : pas d'observations.

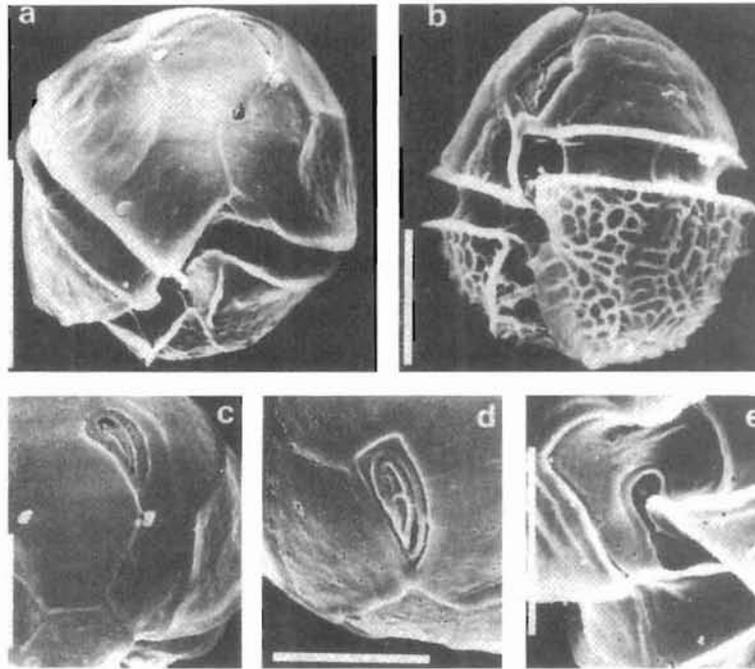


Figure 51 — *Alexandrium minutum* (photographies en microscopie électronique à balayage).
 a-b) vue ventrale, échelle : 10 μ m ; c et d) pore de la plaque apicale ; e) détail du sulcus.
 Echelle : 5 μ m. (in MONTRESOR *et al.*, 1990).

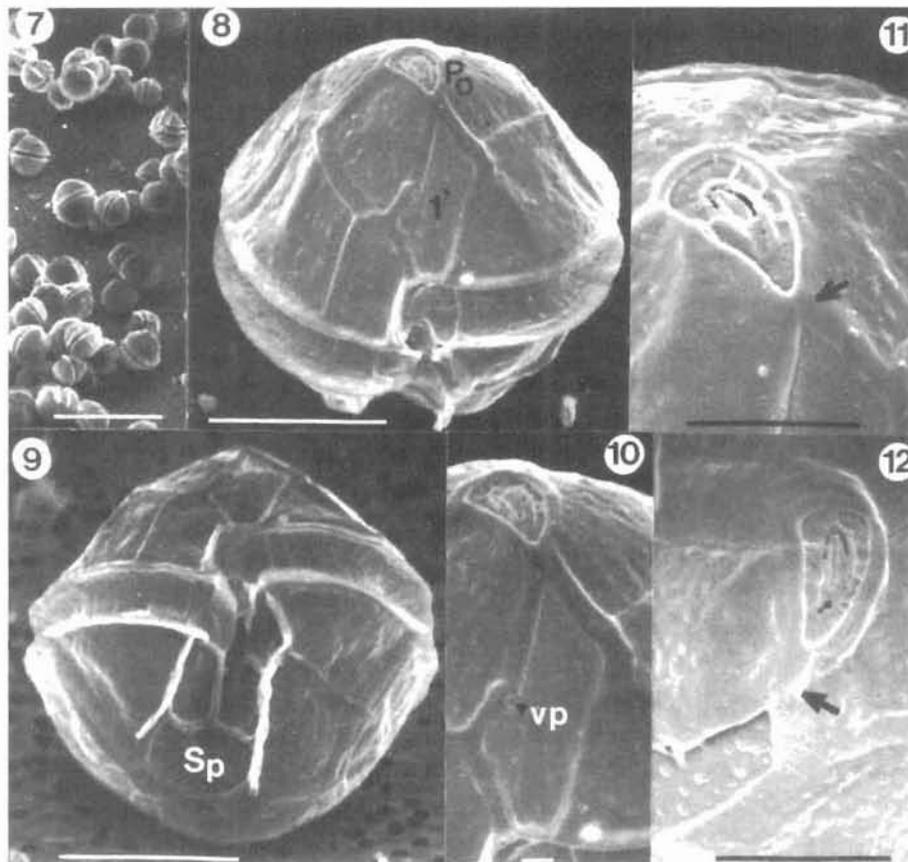
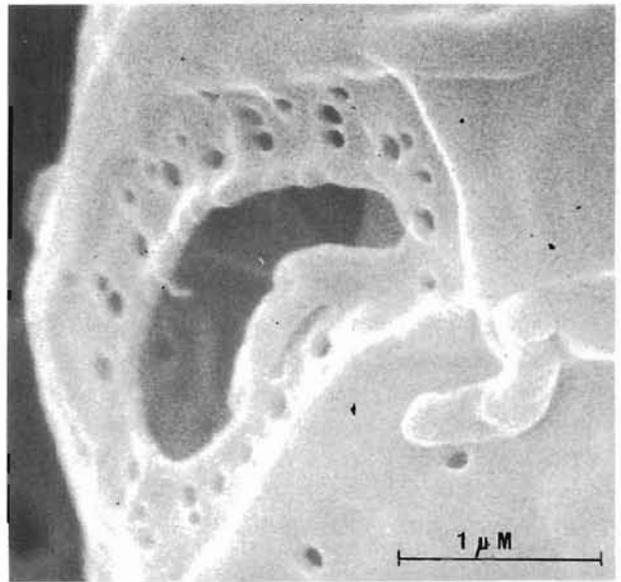
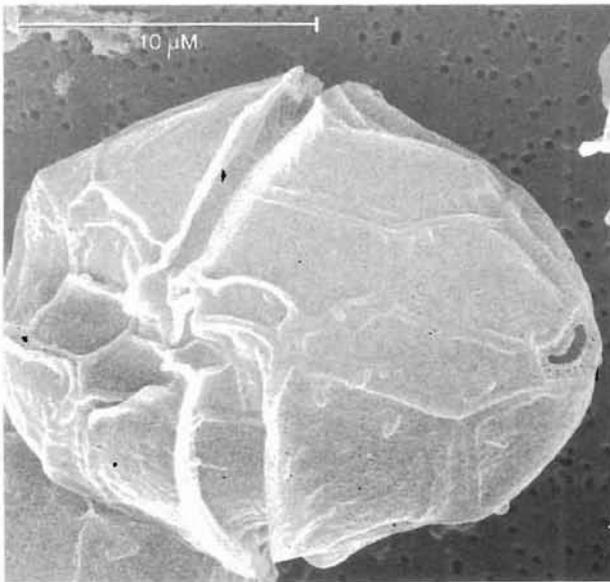
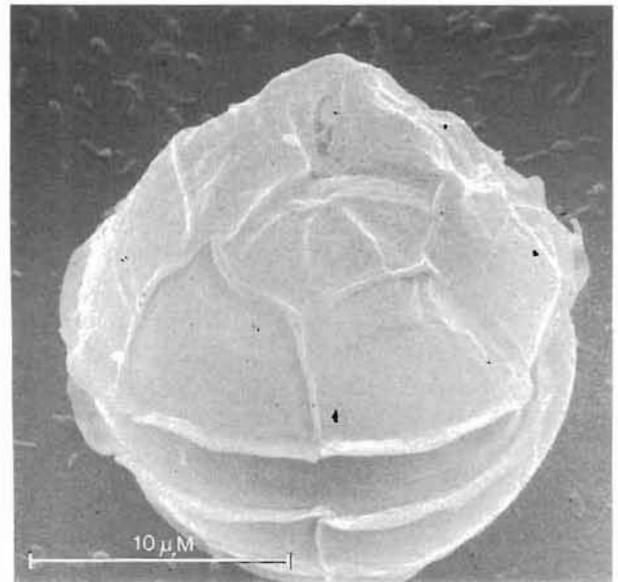
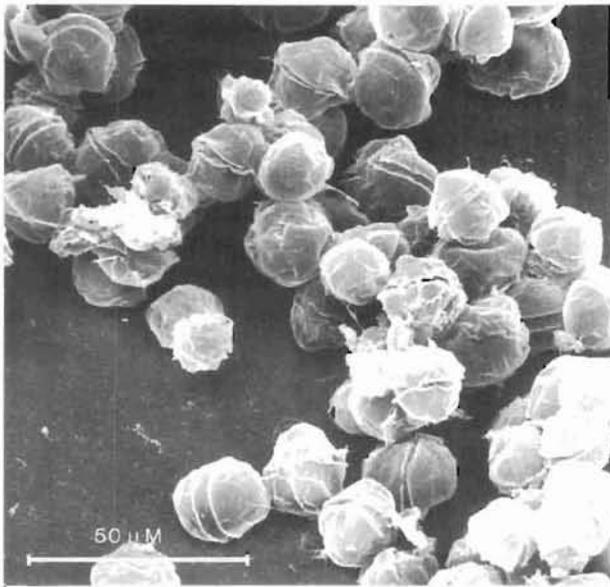


Figure 52 — *Alexandrium minutum* (Port d'Adelaïde, Australie).
 Photographies en microscopie électronique à balayage. (7) vue générale d'un échantillon naturel de bloom, (échelle : 100 μ m). (8) vue ventrale, cellule de forme arrondie. (9) vue ventrale montrant la plaque sulcale postérieure rectangulaire (Sp), échelle : 10 μ m (10) détail de la plaque l' avec le pore ventral (vp), échelle : 1 μ m. (11) et (12) détails de la connection entre Po et l' qui peut être directe (11) ou avec une suture (12), échelle : 5 μ m. (In HALLEGRAEFF *et al.*, 1988b).

La littérature ne contient aucune donnée sur la cytologie et le cycle biologique d'*A. minutum*. Cependant, la présence dans les sédiments de kystes de résistance est suspectée par HALLEGRAEFF *et al.* (1988a) et CANNON (1990) et elle vient d'être établie par E. ERARD-LE DENN & E. DESBRUYERES (données non publiées). D'après ces dernières observations, effectuées dans les abers bretons, les kystes sont de forme arrondie à ovoïde de diamètre 20-25 μm , de surface lisse ; on note la présence d'une membrane décollée du contenu cellulaire, celui-ci granuleux et dense.



Photos E. DESBRUYERES

Figure 53 — *Alexandrium minutum* (rivière de Morlaix, France).
Photographies en microscopie électronique à balayage.
(a) vue générale. (b) vue dorsale. (c) vue ventrale montrant la connection de la plaque 1' avec Po. (d) détail de Po. (Photo IFREMER/Brest).

BIOCHIMIE ET PHYSIOLOGIE

Ce dinoflagellé a été mis en culture depuis peu par HALLEGRAEFF *et al.* (1988b), MONTRESOR *et al.* (1990) et E. ERARD-LE DENN & E. DESBRUYERES (données inédites). Aucune étude physiologique ou biochimique ne semble avoir été encore publiée.

ÉCOLOGIE

A notre connaissance, l'espèce est exclusivement marine avec un léger préférendum pour les eaux tempérées ou chaudes, puisqu'elle a été signalée dans le port d'Alexandrie en Egypte (HALIM, 1960), le long des côtes ouest d'Espagne (FRAGA, 1988) et du Portugal (BALECH, 1985), dans le bassin d'Izmir en Turquie (KORAY & BUYUKISIK, 1988), dans les golfes de Naples et de Salerne en Italie (MONTRESOR *et al.*, 1990) et dans le port d'Adélaïde en Australie (CANNON, 1988, 1990 ; HALLEGRAEFF *et al.*, 1988a-b). Néanmoins, *A. minutum* a été également observé dans des zones plus tempérées comme dans le port de Cork en Irlande (GROSS, 1988) et le long des côtes de Bretagne (LASSUS, 1988 ; BELIN *et al.*, 1989a-b ; NEZAN, 1989 a-b ; NEZAN & PICLET, 1989).

En France, les observations d'*A. minutum* sont très récentes. La première prolifération a eu lieu dans les abers bretons (Aber-Wrach et Aber-Benoit) en août 1988 en provoquant une "eau rouge" à 2,5 millions de cellules par litre. En juillet 1989, *A. minutum* est réapparu dans l'estuaire ("rivière") de Morlaix à raison de 3 millions de cell/l. Ces proliférations tendent à s'étendre au vu des observations du réseau de surveillance de l'IFREMER (C. BELIN et J.P. BERTHOMÉ, *comm. pers.*), qui relève la présence d'*Alexandrium* sp. et d'*A. minutum* de la baie de Saint-Brieuc au Croisic durant l'été 1989.

Cependant, avant ces événements, plusieurs espèces ou genres voisins avaient été détectés sur nos côtes : *Gonyaulax orientalis* dans l'Aber-Wrach en juillet 1969, *A. minutum* en baie de Vilaine (600 000 cell./l) en juillet 1985 et *Goniodoma pseudogonyaulax* (1,2 millions cell./l) dans le bassin d'Arcachon la même année.

Les données écologiques relatives aux proliférations sont succinctes. HALLEGRAEFF *et al.* (1988b) relèvent une température de 19°C et une salinité de 37 dans une zone eutrophique soumise aux apports d'eaux estuariennes. Une seule étude de suivi de "bloom" a été réalisée (KORAY & BUYUKISIK, 1988) dans la baie d'Izmir (Turquie) ; le développement de l'efflorescence était directement lié aux hautes températures et aux basses salinités.

Ainsi, au vu de la littérature, la distribution d'*A. minutum* semble liée à l'enrichissement des eaux en éléments nutritifs dans des zones côtières "sensibles" comme les estuaires, les golfes, les baies et les ports (tabl. 20).

NUISANCES ET TOXICITÉ

Les dinoflagellés du genre *Alexandrium* (pour certains auteurs encore : "*Protogonyaulax*" ou "groupe *catenella*" ou "groupe *tamarensis*") produisent des toxines paralysantes et, de ce fait, sont responsables chez l'homme du syndrome "PSP" (Paralytic Shellfish Poisoning). Les mollusques bivalves filtreurs sont les principaux vecteurs de contamination de la chaîne alimentaire. Ces toxines paralysantes, par leur action sur la pompe à sodium, bloquent le transfert des influx nerveux et musculaire (FREMY & LE DOUX, 1986). ANDERSON (1990) vient de fournir une première évaluation de la variabilité de cette toxicité en fonction des conditions du milieu, d'une part à l'intérieur d'une même espèce, d'autre part chez un clone donné.

L'espèce qui nous intéresse possède un potentiel toxigène. Des résultats positifs de tests biologiques (tests souris) et de dosage HPLC, conduits sur la chair des coquillages prélevés dans des zones touchées, ont été confirmés en Australie (HALLEGRAEFF *et al.*, 1988b) et en France (LE DOUX & FREMY, 1988 ; FREMY *et al.*, 1989 ; NEZAN & LE DOUX, 1989 ; LE DOUX *et al.*, 1990). Les résultats d'analyse montrent que la composition toxinique d'*A. minutum* est assez simple. Elle comprend essentiellement quatre toxines, les gonyautoxines 1-4 (GTX 1-4) parmi les 18 toxines PSP. L'ensemble de ces toxines est constitué par un noyau purine substituée.

Les toxines identifiées en France sont essentiellement les toxines GTX 2 et GTX 3, présentes aussi bien dans les bivalves que dans le plancton (comme dans la culture) (Fig. 54). La toxine GTX 3, connue pour son pouvoir létal élevé, a contribué à raison de 40 % à la toxicité des coquillages bretons. En Australie, par contre, les toxines sont plus nombreuses (GTX 1-4) avec prédominance de GTX 1 et GTX 4. Dans les deux contrées touchées, les dosages effectués sur les coquillages montrent des valeurs toxiques supérieures aux limites sanitaires, qui sont de 80 µg équivalent STX/100 g de chair (STX est l'équivalent standard de PSP). En Australie, la toxicité atteinte dans les moules est très élevée : 2 700 µg STX/100 g chair ; en France, elle se situe à 405 µg STX/100 g pour les moules et à 255 µg STX pour les huîtres.

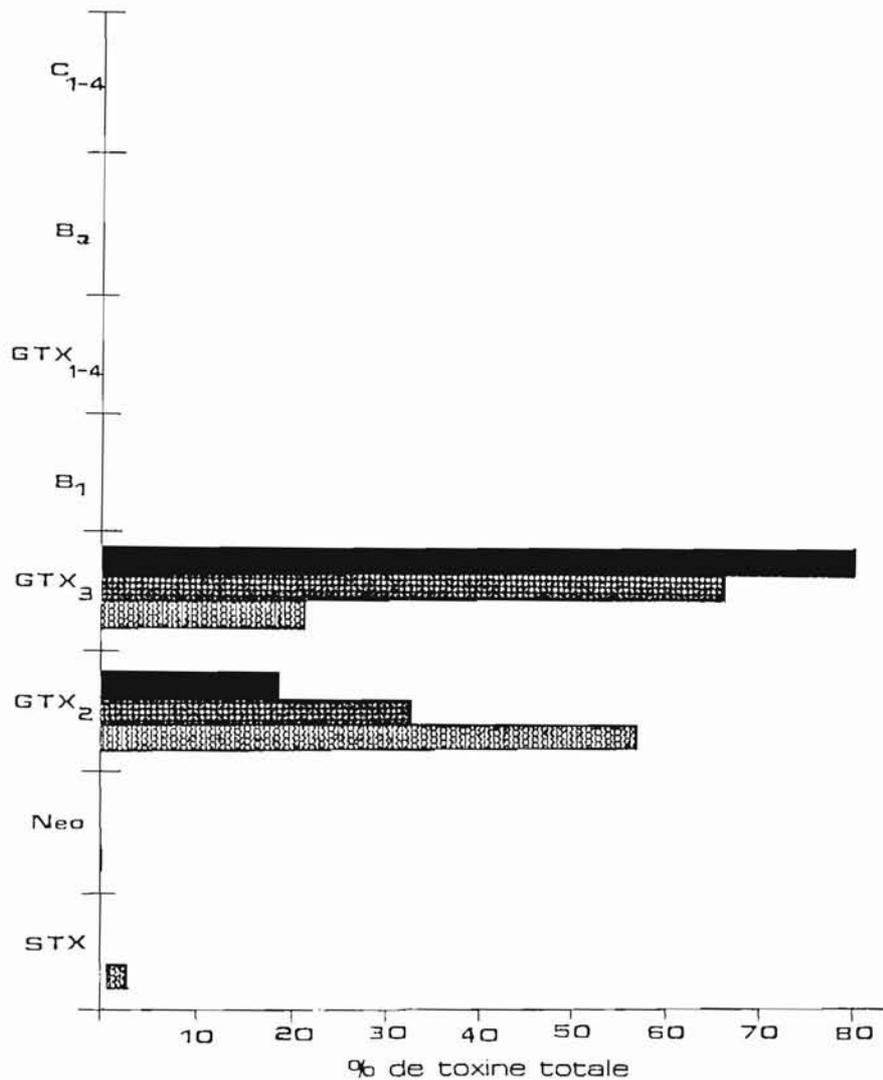


Figure 54 — Compositions toxiques d'*Alexandrium minutum* (rivière de Morlaix) dans les coquillages (trame pointillée), dans le plancton (trame pleine) et dans la souche cultivée (trame quadrillée). (in LE DOUX *et al.*, 1990).

Soulignons que, malgré la présence avérée de ces toxines, aucune intoxication humaine —et, à plus forte raison, aucun décès— n'ont encore été signalés ni en France, ni dans le reste du monde. Dans les deux cas signalés pour les côtes françaises, l'interdiction de la mise sur le marché des coquillages, dès l'apparition du dinoflagellé, a permis d'éviter tout danger.

PROBLÈMES ET PRIORITÉS

La diagnose confirmée par BALECH (1989, 1990) pour *Alexandrium minutum* donne à présent une description complète de cet organisme. Le caractère distinctif d'*A. minutum* en ce qui concerne la jonction du pore P₀ et de la plaque 1' reste néanmoins sujet à controverse, ainsi que la présence ou non du pore de la plaque 1' (HALLEGRAEFF *et al.*, 1988b ; NEZAN, 1989 a ; MONTRESOR *et al.*, 1990 ; E. ERARD-LE DENN & E. DESBRUYERES, données non publiées).

La prolifération d'*A. minutum* est assez récente et tend à se manifester de plus en plus fréquemment aussi bien en Australie qu'en Italie et en France (extension à l'ensemble de la Bretagne). L'étude du déterminisme de l'apparition d'*A. minutum*, de ses exigences nutritives (*in vivo* comme *in vitro*) et de son cycle biologique (kystes) n'en est qu'à ses débuts. Les recherches poursuivies en France ont actuellement pour objectifs :

- la mise en culture de différentes souches locales,
- la détermination du taux de croissance et de ses variations selon la température et la lumière,
- l'estimation des constantes d'assimilation de l'azote et du phosphore, c'est-à-dire des exigences de l'espèce vis-à-vis des nutrilites,
- la recherche et la cartographie des kystes dans les sédiments de la frange côtière de Bretagne dans le but de contrôler une éventuelle extension du phénomène.

CHAPITRE 4

PHAEOCYSTIS (PRYMNÉSIOPHYCÉES)

Cette algue diffère des précédentes sous tous les aspects qui sont examinés dans cette synthèse : position taxinomique, type morphologique, métabolisme, cycle de reproduction, répartition, nuisances... Les recherches la concernant sont déjà coordonnées par un programme de la C.E.E. (LANCELOT & BILLEN, 1990) et sa bibliographie est assez abondante. Quelques "reviews" sont disponibles (BOUGARD, 1979 ; LANCELOT *et al.*, 1987 ; VELDHUIS, 1987 ; SOURNIA, 1988 ; LANCELOT & BILLEN, 1990), et nous mettons ici l'accent sur les données et les idées les plus récentes.

MORPHOLOGIE, IDENTIFICATION ET BIOLOGIE

Phaeocystis appartient à la classe des Prymnesiophyceae (= Haptophyceae) et, au sein de ce groupe, à l'ordre des Prymnesiales (*Chrysochromulina*, *Prymnesium*...) et à la famille des Phaeocystaceae dont *Phaeocystis* est le genre unique (CHRÉTIENNOT-DINET, 1990). L'introduction de cette algue dans la littérature scientifique remonte à la publication par POUCHET (1892) du nom *Tetraspora pouchetii* Hariot ; cette courte note est également la première mention formelle d'une prolifération de cet organisme, en l'occurrence dans l'Arctique. L'algue avait déjà été observée dans cette région (POUCHET, 1892 ; GRAN, 1902) mais sans être nommée. L'attribution à *Tetraspora* ne convenant manifestement pas, un nouveau nom de genre a rapidement été proposé : *Phaeocystis* Lagerheim, 1893 ; la désignation de son espèce-type est légèrement postérieure : *P. pouchetii* (Hariot in Pouchet) Lagerheim 1896.

Phaeocystis se caractérise par un cycle biologique à deux phases principales bien distinctes (KORNMAN, 1955 ; VELDHUIS, 1987 ; VERITY *et al.*, 1988a-b ; LANCELOT & BILLEN, 1990 ; etc) :

- stade unicellulaire flagellé (Fig. 55A) : petites cellules de 3-10 µm à deux longs flagelles, un appendice particulier (haptonème), deux (1 à 4) 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" (Fig. 55B, 56) : 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. Une palmella comprend jusqu'à plusieurs dizaines de milliers de cellules réparties en une couche externe sous une membrane commune.

On consultera pour plus d'informations : sur le genre dans son ensemble, SOURNIA (1988) et CHRÉTIENNOT-DINET (1990) ; sur la morphologie et l'ultrastructure des stades mobiles, PARKE *et al.* (1971), MOESTRUP (1979), HALLEGRAEFF (1983) et ESTEP *et al.* (1984) ; sur l'organisation des palmellas, CHANG (1984) et VERITY *et al.* (1988a).

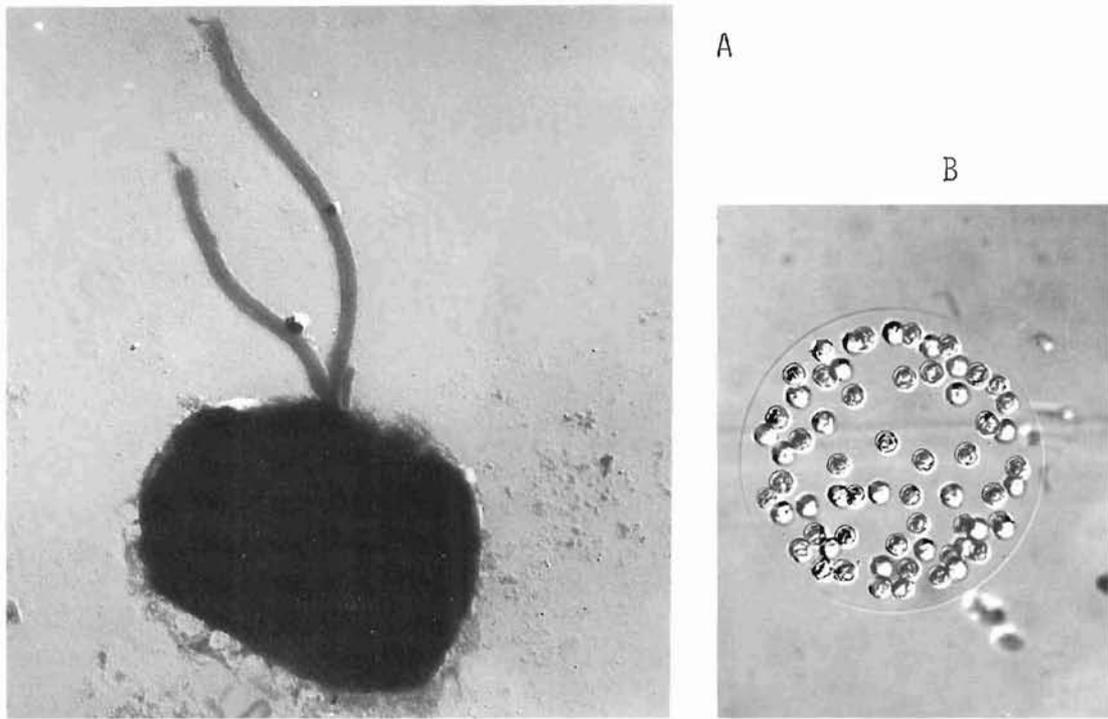


Figure 55 — *Phaeocystis* : A, stade mobile flagellé en microscopie électronique à transmission ; B, jeune colonie. (Photogr. orig. Ch. Billard et J. Fresnel).

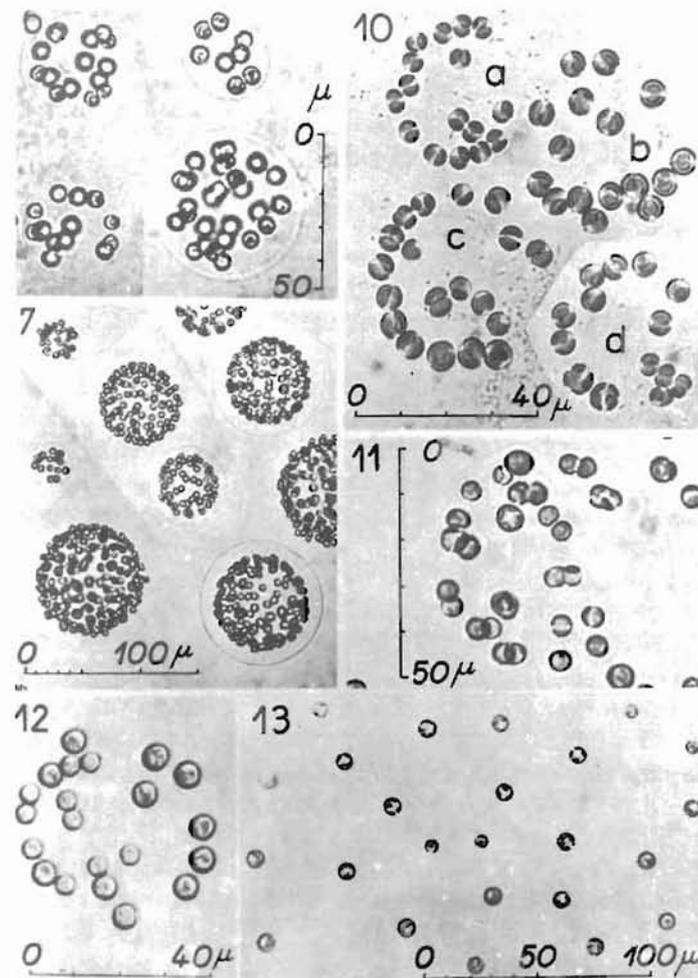


Figure 56 — (6-7, 12) : Jeunes colonies de 8 à 256 cellules). (10-11) : Stades de division dans les colonies. (13) : Détail d'une colonie mature. (In KORNMAN, 1955).

Ce cycle (Fig. 57) reste imparfaitement connu en ce sens que, non seulement certains stades demeurent manifestement ignorés, mais la plupart des transitions entre stades le sont également. Ainsi plusieurs questions demeurent-elles en suspens. Les "microspores", de morphologie semblable à celle des unicellulaires décrits ci-dessus mais de diamètre inférieur (3-5 μm), sont-elles issues du type unicellulaire courant ou bien des colonies ou bien des deux ? Les "macrospores", plus énigmatiques encore, se forment-elles à partir de colonies vieillissantes et déformées, et quel est leur devenir ? Y a-t-il une reproduction sexuée et où intervient-elle dans le cycle ? L'algue est-elle haploïde ou diploïde ? Enfin, l'existence de stades benthiques, envisagée par KORNMANN (1955), JONES & HAQ (1961), KAYSER (1970), etc., demeure hypothétique, comme l'est, à plus forte raison, l'éventualité d'un maintien hivernal de stades de résistance. Il est, en revanche, confirmé depuis peu que les colonies peuvent se reproduire par bourgeonnement et fragmentation (VERITY *et al.*, 1988a ; LANCELOT & BILLEN, 1990).

Life-cycle of *Phaeocystis pouchetii* (Kornmann, '55)

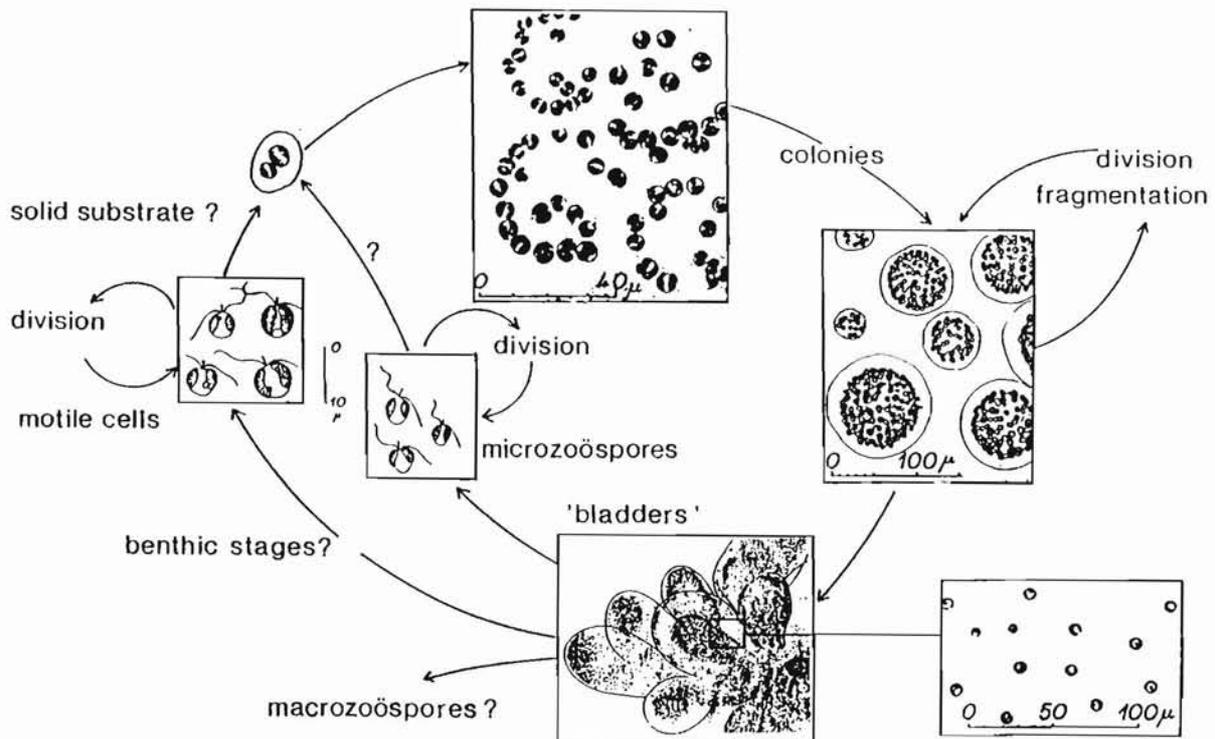


Figure 57 — Cycle biologique de *Phaeocystis* d'après Kornmann, réinterprété et complété par VELDHUIS (1987).

Sur les neuf espèces "légalés" (publiées conformément aux règles de la nomenclature botanique), SOURNIA (1988) en écarte deux qui ne possèdent pas les caractères du genre ou de la classe, puis quatre autres décrites de manière trop sommaire et guère (sinon jamais) signalées depuis leur découverte (tabl. 21). Restent, en pratique, les deux espèces traditionnelles *P. pouchetii* et *P. globosa* auxquelles MOESTRUP (1979) a ajouté plus récemment un *P. scrobiculata* originaire de Nouvelle-Zélande. Ce dernier organisme a été retrouvé en plusieurs stations de l'Atlantique subtropical (ESTEP *et al.*, 1984) mais son stade colonial demeure inconnu et sa présence dans les mers européennes est à rechercher. Pour cette région donc, le problème de l'identification des *Phaeocystis* se réduit à l'alternative *pouchetii/globosa*. Rappelons les critères supposés distinctifs (JAHNKE & BAUMANN, 1987 ; JAHNKE, 1989 ; etc.).

- *P. pouchetii* : colonies vésiculaires, lobulées ou "nuageuses", de taille inférieure à 2 mm ; mucus diffus ; cellules disposées régulièrement (souvent par groupes de 4) dans ces colonies. Sténotherme froid (-2 à 14°C).

- *P. globosa* : colonies sphériques (pouvant devenir piriformes), jusqu'à 20 mm de diamètre ; mucus assez résistant. Relativement eurytherme (2-22 °C).

Tableau 21 — Les neuf “espèces” du genre *Phaeocystis* (in SOURNIA, 1988). Pour les références, voir le travail cité.

Species	Stage(s) described M : motile P : palmella	Further records or descriptions since the original publication
<i>P. fuscescens</i> (Braun) De-Toni, 1895	M ?	Mangin (1922) : mention. Not a record
<i>P. pouchetii</i> (Hariot in Pouchet) Lagerheim, 1896 = the type species	M P	Most mentions and studies of <i>Phaeocystis</i> refer to this species. References of particular interest include : Kornmann (1955), Parke et al. (1971) and Chang (1984)
<i>P. globosa</i> Scherffel, 1899	M P	Several mentions during the first decades of this century ; nearly abandoned to-day
<i>P. antarctica</i> Karsten,	P	Richardson & Whitaker (1979)
<i>P. amoeboidea</i> Büttner, 1911	M P	Apparently none
<i>P. sphaeroidea</i> Büttner, 1911	M P	Apparently none
<i>P. brucei</i> Mangin, 1922	P	Hart (1934, 1942)
<i>P. giraudyi</i> (Derbès & Solier) Hamel, 1930	P M P	Hart (1934, 1942) Nasr (1941)
<i>P. scrobiculata</i> Moestrup, 1979	M	Hallegraeff (1983), Estep et al. (1984)

Tableau 22 — Facteurs de conversion pour l'évaluation du carbone organique chez *Phaeocystis* (traduit de LANCELOT & BILLEN, 1990)

Forme	Facteur de conversion	Unités	Stade de croissance	Référence
<u>Solitaire</u>				
Mobile	10,8 ± 3,5	pg C / cell	croissant et stationnaire	ROUSSEAU et al. (s. presse)
Non mobile	15,9 ± 4,8	“	“	“
Mobile et non mobile	9,8 ± 5	“	croissant	WEISSE & SCHEFFEL-MÖSER (1990)
<u>Colonial</u>				
Cellules	14,2 ± 5,3	“	croissant et stationnaire	ROUSSEAU et al. (s. presse)
Matrice muqueuse	335 ± 42	ng C /mm ³ biovolume	“	“

Ces distinctions ayant été mises en doute (PARKE *et al.*, 1971 ; KORNMAN, 1955 ; KASHKIN, 1963), la tendance aujourd'hui est à simplifier et ne considérer qu'une seule espèce, *P. pouchetii*. Pourtant, SOURNIA (1988) a souligné les risques de perte d'information, certains travaux récents d'écologie ou de physiologie maintiennent la distinction ou restent prudents (BÄTJE & MICHAELIS, 1986 ; WEISSE & SCHEFFEL-MÖSER, 1990) et, surtout, les exigences respectives des deux présumées espèces vis-à-vis de la lumière et de la température ont été évaluées comparativement en laboratoire (JAHNKE & BAUMANN, 1987 ; JAHNKE, 1989). De plus, quelle que soit la valeur des critères morphologiques rappelés ci-dessus, il semble bien que seul le type *globosa* soit représenté dans la Manche et dans la moitié méridionale de la mer du Nord (HAMEL, 1930 ; DANGEARD, 1934 ; JAHNKE & BAUMANN, 1987 ; JAHNKE, 1989 ; LANCELOT & BILLEN, 1990 ; WEISSE & SCHEFFEL-MÖSER, 1990 ; ROUSSEAU *et al.*, s. presse). ; les deux types pourraient coexister plus au nord.

On ne peut donc que suggérer à nouveau de maintenir, au moins à titre d'hypothèse, la distinction entre *P. pouchetii* et *P. globosa* et, en même temps, rappeler que la morphologie et l'ultrastructure comparées des spores continuent de constituer la lacune prioritaire de nos connaissances sur cette question.

Espèces distinctes ou non, l'hypothèse de souches ou de races ou de clones distincts est largement ouverte au vu de plusieurs indices. Ainsi, tous les *Phaeocystis* ne contiennent pas les mêmes caroténoïdes ; notamment, la présence ou la prédominance de la 19'hexanoyloxyfucoxanthine reste litigieuse si l'on compare les analyses HPLC de WRIGHT & JEFFREY (1987), BJØRNLAND *et al.* (1988) et CLAUSTRE *et al.* (1990). La variabilité infraspécifique pourrait rendre compte des différences observées dans les caractéristiques écologiques ou physiologiques d'une région à une autre (CADÉE & HEGEMAN, 1986 ; A. Buma *et coll.*, inédit).

L'existence de types morphologiques si différents —unicellulaires de quelques micromètres, colonies jusqu'à 2 cm— a longtemps entravé les estimations de biomasse et leur comparabilité. Les facteurs de conversion entre dimensions linéaires, nombre de cellules par colonies et contenu en carbone étaient restés problématiques jusqu'aux deux travaux récents résumés dans le tableau 22 (WEISSE & SCHEFFEL-MÖSER, 1990 ; ROUSSEAU *et al.*, s. presse).

BIOCHIMIE ET PHYSIOLOGIE

Phaeocystis pouvant se cultiver en laboratoire sous ses stades unicellulaires et coloniaux, de nombreux travaux physiologiques ont été réalisés concernant sa nutrition, jusqu'à des études "pointues" sur le métabolisme du phosphore et sa régulation enzymatique (ADMIRAAL & VELDHUIS, 1987 ; VELDHUIS & ADMIRAAL, 1987 ; BOEKEL & VELDHUIS, 1990). L'excrétion de carbone organique dissous a reçu une attention particulière (GUILLARD & HELLEBUST, 1971 ; LANCELOT, 1983 ; VELDHUIS *et al.*, 1986b ; VERITY *et al.*, 1988a) ; de fait, le milieu se trouve très enrichi à cet égard (EBERLEIN *et al.*, 1985 ; etc.) mais le devenir de cet apport dans le réseau trophique reste à préciser.

En général, les cultures en laboratoire ont établi 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 (VELDHUIS & ADMIRAAL, 1987 ; VELDHUIS *et al.*, 1990). Les colonies sont des "entités biologiques" (VERITY *et al.*, 1988b), leur mucus constituant un pool commun de molécules organiques à poids moléculaire élevé (VELDHUIS & ADMIRAAL, 1985 ; VELDHUIS, 1987) ; les implications des pH et Eh élevés de ce mucus commencent seulement d'être envisagées (LUBBERS *et al.*, 1990).

Deux autres aspects du métabolisme de *Phaeocystis* sont à mentionner ici, mais nous y reviendrons dans la chapitre suivant : d'une part, la production de composés volatils soufrés (ARMSTRONG & BOALCH, 1960 ; SIEBURTH, 1960), d'autre part la bio-accumulation de métaux, tel le manganèse (MORRIS, 1971 ; DAVIDSON & MARCHANT, 1987 ; LUBBERS *et al.*, 1990).

ÉCOLOGIE

Répartition mondiale

Dans son ensemble, (toutes espèces ou présumées espèces ou espèces douteuses considérées), le genre *Phaeocystis* est cosmopolite et eurytherme ; en effet, pour qui penserait encore principalement à l'Arctique et à l'Antarctique, rappelons les localisations plus récentes dans l'Atlantique tempéré ou subtropical et autour de la Floride, de la Guyane, de la Nouvelle-Zélande, de l'Australie, de l'Argentine et du Japon et, bien sûr, en Manche et mer du Nord. Quantitativement, la répartition est 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, telles que perceptibles par l'œil humain (de 1 à 100 millions de cellules par litre) se produisent sous la forme coloniale ; elles surviennent ou sont plus communément remarquées dans les eaux côtières, mais également au large. Les côtes du Pas-de-Calais et du Pays de Caux constituent la limite méridionale de la zone des "efflorescences" en Europe (BRETON *et al.*, 1979 ; LAS-SUS *et al.*, 1980 ; GROSSEL, 1985 ; GROSSEL & DELESMONT, 1986); *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 sur les côtes méditerranéennes mais KASHKIN (1963) fait état d'une station en mer d'Alboran.

Les proliférations

Nous ne traitons ici que de l'Atlantique nord-est et de ses mers adjacentes et nous laissons de côté le cas des eaux du grand large pour lequel les données sont trop clairsemées.

Les proliférations de *Phaeocystis* près des côtes de la mer du Nord sont bien "documentées" dans la littérature, en particulier depuis les dernières décennies (JONES & HAQ, 1963 ; GIESKES & KRAAY, 1975 ; HICKEL, 1984 ; BÄTJE & MICHAELIS, 1986 ; CADÉE & HEGEMAN, 1986 ; VELDHUIS *et al.*, 1986a ; WEISSE *et al.*, 1986 ; etc.). Les mentions plus anciennes (entre la fin du XIX^{ème} siècle et la seconde guerre mondiale) semblent moins nombreuses et concerner plutôt les eaux du large ; quelques points de repère pour cette période : GRAN (1902), OSTENFELD (1913), SAVAGE (1930, 1932), WULFF (1934) et LUCAS (1942).

Les blooms surviennent habituellement en avril et mai et suivent la poussée printanière de diatomées. Plus précisément, l'épisode à *Phaeocystis* prendrait place entre deux blooms diatomiques de composition taxinomique et de caractéristiques écologiques distinctes, le second semblant causé par une régénération de silicates (LANCELOT & BILLEN, 1990). *Phaeocystis* commence ses poussées près des côtes, puis le gradient se déplace vers le large à mesure que progresse la saison. Quantitativement, les biomasses peuvent atteindre $100 \cdot 10^6$ cell/l ou $40 \mu\text{g chl. } a \text{ /l}$, la production primaire $4 \text{ g C m}^2 \text{ /j}$ (VELDHUIS *et al.*, 1986a) et le taux de croissance 3 div/j (GRIMM & WEISSE, 1985). Par leur ampleur et leur récurrence, ces phénomènes prennent une place quantitative probablement majoritaire parmi les producteurs primaires du domaine néritique (JOIRIS *et al.*; 1982) et doivent être pris en compte dans la modélisation de ce dernier (Fig. 58).

Il ne semble pas possible d'établir une relation directe entre l'apparition de *Phaeocystis* et le seul facteur température (CADÉE & HEGEMAN, 1986) bien que le seuil thermique soit contenu dans l'intervalle assez étroit de 7-11 °C (JONES & HAQ, 1963 ; WEISSE *et al.*, 1986 ; C. Lancelot, inédit). Plus déterminante apparaît la conjonction, de date variable selon les années, du facteur thermique et des teneurs en nutrilites, ces dernières étant à leur tour déterminées par la pluviométrie et les débits fluviaux (LANCELOT & BILLEN, 1990).

Pour l'ensemble de la mer du Nord (nord de la Manche inclus), la fréquence, l'étendue et l'intensité des proliférations de *Phaeocystis* sont apparemment corrélées aux teneurs en nutrilites. Pour les deux séries de variables, en effet, les gradients temporels (d'année en année) et les gradients spatiaux sont superposables. Pour ce qui est des nutrilites, rappelons certaines données.

- Les teneurs croissent du SW au NE, du fait des apports fluviaux et du courant résiduel. La décharge annuelle des principaux fleuves (du sud au nord : Seine, Somme, Tamise, Yser, Escaut,

Rhin, Ems, Weser et Elbe) varie de 4 (Yser) à 400 (Rhin) 10^3 t d'azote minéral, le total des neuf fleuves approchant 10^6 t/an (LANCELOT *et al.*, 1987).

• Ces apports continentaux vont croissant depuis 30-40 ans (GIESKES & KRAAY, 1977 ; VELDHUIS *et al.*, 1986a ; LANCELOT *et al.*, 1987 ; LANCELOT & BILLEN, 1990 ; LOZAN *et al.*, 1990). Cette tendance porte surtout sur l'azote, moins sur le phosphore et probablement pas sur les silicates (dont les apports anthropiques semblent négligeables ou constants), d'où une augmentation générale des rapports N/Si et, dans une moindre mesure, P/Si, selon une tendance mondiale assez générale (SMAYDA, 1990). Ce parallélisme pose la question de l'évolution à long terme, qui est des plus préoccupantes.

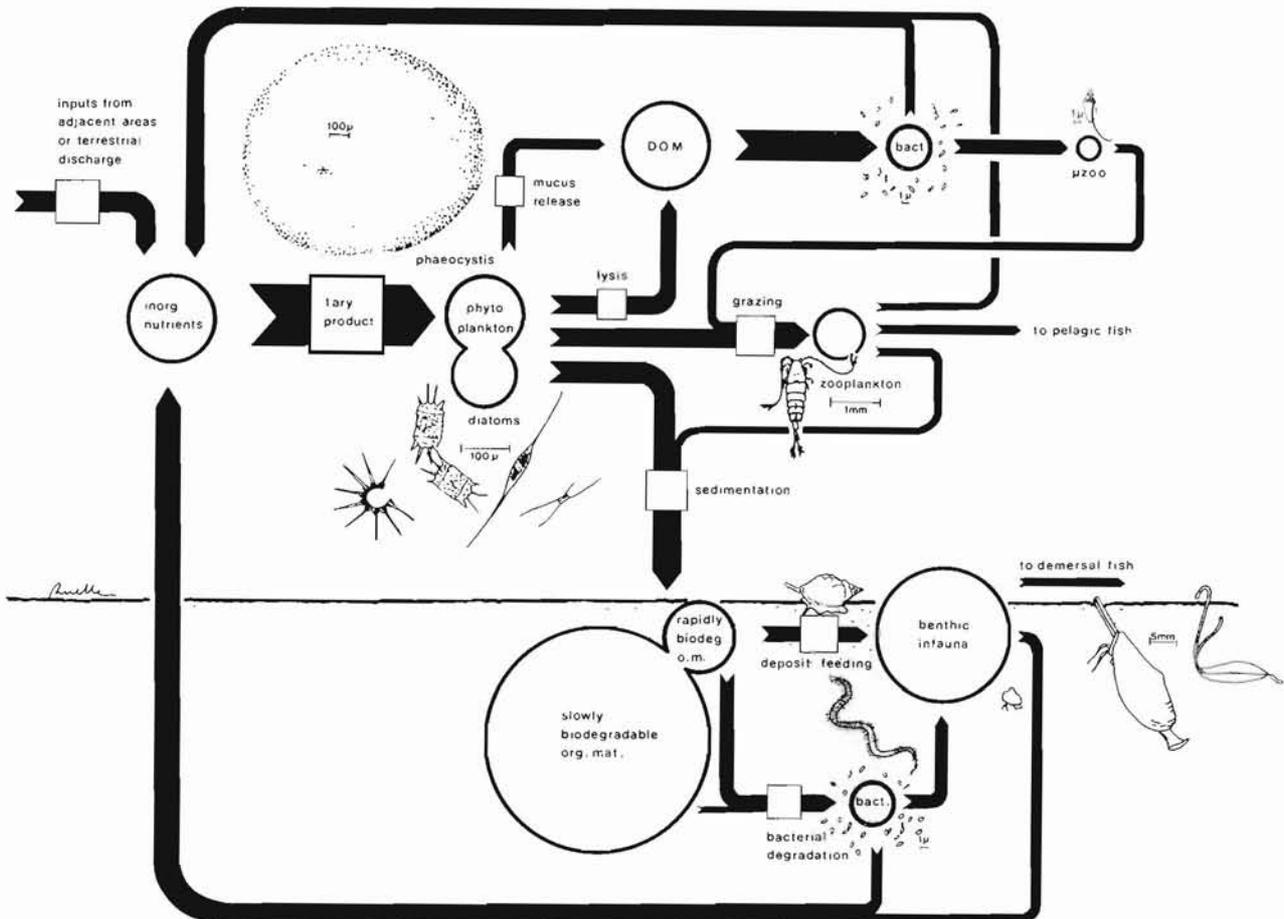


Figure 58 — Schéma du fonctionnement et des principaux flux de l'écosystème côtier, montrant l'insertion de *Phaeocystis* (In LANCELOT *et al.*, 1987).

L'évolution à long terme

On vient de le voir, les premières proliférations de *Phaeocystis* ont été observées en pleine mer (POUCHET, 1892 ; M. Sars in GRAN, 1902 ; OSTENFELD, 1913) et il semble que la bibliographie, au fil du siècle écoulé, se soit portée de plus en plus vers les eaux néritiques ; mais cette tendance peut, bien sûr, tenir à une évolution scientifique plutôt que planctonique ("Etudiez la nature, pas les livres, disait L. AGASSIZ..."). Il existe cependant un indice plus objectif, qui est fourni par les données du "Continuous Plankton Recorder" ou CPR (GIESKES & KRAAY, 1977 ; OWENS *et al.*, 1989). On sait que cet engin est mal approprié à l'étude des organismes tels que *Phaeocystis*, que les parcours des navires marchands utilisés se sont modifiés depuis la mise en service du système et que les eaux côtières ne sont pas échantillonnées ; néanmoins, le CPR fournit, même pour *Phaeocystis*, des informations uniques sur l'évolution à long terme. Or ces données révèlent une décroissance générale des occurrences de *Phaeocystis* depuis les années 40, nonobstant une légère reprise depuis 1980 (Fig. 59B) ; la plus récente des deux analyses (OWENS *et al.*, 1989) indique, de plus, une curieuse périodicité de 3 ans (Fig. 59A) qui serait liée au régime des vents. Les auteurs en concluent que les variations pluri-annuelles des populations de *Phaeocystis* dépendent plus des conditions météorologiques et océanographiques que des apports anthropiques.

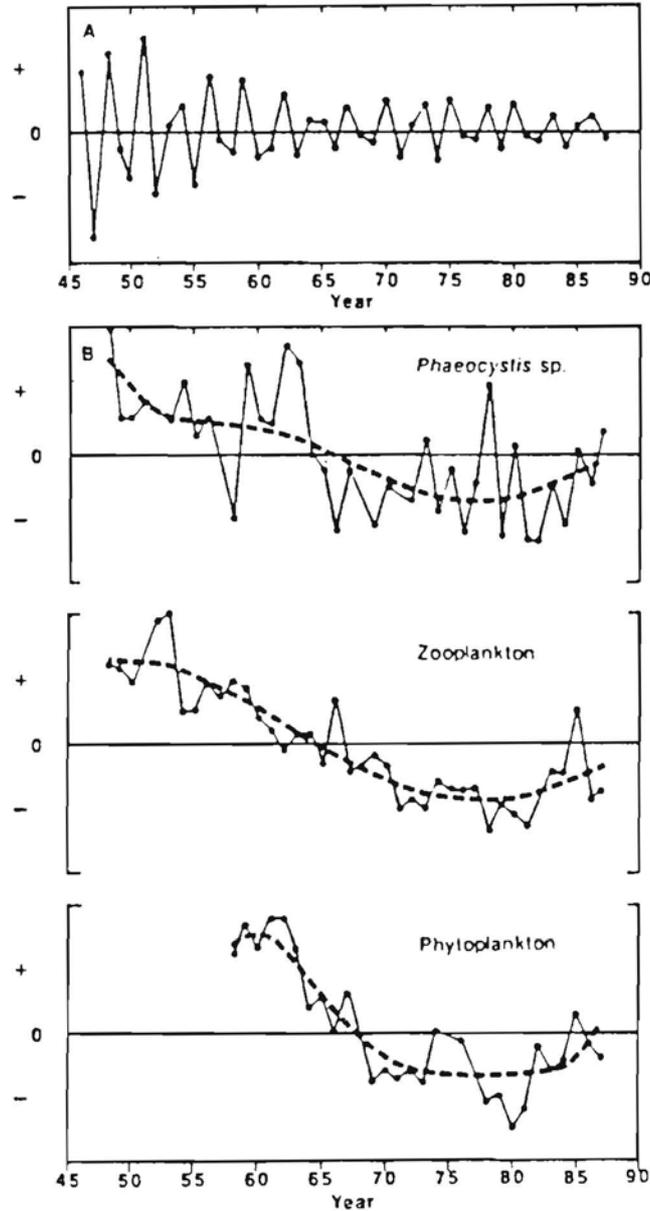


Figure 59 — Analyse en composantes principales de la série chronologique du Continuous Plankton Recorder.

A : Première composante de *Phaeocystis*, montrant la périodicité d'environ 3 ans. B : Première composante pour 23 espèces du zooplancton et 23 espèces du phytoplancton et abondance moyenne de *Phaeocystis*. Les tiretés montrent l'évolution à long terme selon une régression polynomiale d'ordre 5 (in OWENS *et al.*, 1989).

On notera aussi que *Phaeocystis* présentait jadis des blooms mineurs en automne (SAVAGE, 1930) qui ne sont plus observés de nos jours (OWENS *et al.*, 1989). Par opposition, le domaine néritique montre, au consensus des auteurs, une recrudescence des proliférations depuis environ 20 ans (GROSSEL, 1985, 1990 ; CADÉE & HEGEMAN, 1986 ; LANCELOT *et al.*, 1987 ; CADÉE 1990a-b et s. presse) ; les données néerlandaises recueillies depuis 1975 constituent sans doute la série la plus significative (travaux de G. Cadée cités ci-dessus). Si le parallélisme est certain avec l'augmentation des apports fluviaux en sels minéraux, la causalité elle-même reste à établir : y a-t-il un lien direct ? De quel nutriment *Phaeocystis* bénéficierait-il exactement ? Les travaux de laboratoire (voir plus haut : Biochimie et physiologie) montrent que cette algue, sous sa forme coloniale, est bien adaptée à l'exploitation de milieux relativement pauvres en nutriments. La relation entre le bloom printanier de diatomées qui précède celui de *Phaeocystis* et les besoins nutritifs de celui-ci sont donc à approfondir.

Insertion dans l'écosystème pélagique

On pense de plus en plus que la formation des palmellas à partir des cellules isolées, donc le développement des blooms, requiert la présence d'un support, et que celui-ci serait fourni par des chaînes de *Chaetoceros* (BOALCH, 1987 ; LANCELOT *et al.*, 1990). C'est certainement là, si elle se confirme, une découverte majeure ; d'autres supports planctoniques peuvent-ils jouer ce rôle ?

Contrairement aux premières idées —inspirées peut-être par l'aspect dissuasif des "weedy" ou "juicy waters" et l'aversion des harengs pour ces eaux— il est maintenant établi que *Phaeocystis* est bien consommable et dûment consommé par les maillons secondaires, ainsi qu'exploité par le maillon bactérien ; tout dépend des tailles relatives des organismes en présence et du stade d'évolution de l'écosystème. *Phaeocystis* est, en effet, consommé par divers types d'herbivores et probablement, au fil de son développement, dans l'ordre suivant :

- (stades mobiles et jeunes colonies) les ciliés et les plus gros protistes du microzooplancton (ADMIRAAL & VENEKAMP, 1986 ; WEISSE & SCHEFFER-MÖSEL, 1990 ; P. WEISSE, inédit) ; un véritable bloom du dinoflagellé hétérotrophe *Noctiluca* peut même s'ensuivre (W. HICKEL, C. LANCELOT, T. WEISSE ; données inédites).

- (colonies) les copépodes et, éventuellement, certains organismes macrozooplanctoniques (WEISSE, 1983 ; HUNTLEY *et al.*, 1987 ; TANDE & BÅMSTEDT, 1987 ; VERITY & SMAYDA, 1987 ; F. Hansen, inédit) ; la valeur nutritive de l'algue pour les copépodes serait néanmoins faible (CLAUSTRE *et al.*, 1990)

- (colonies en voie de dégradation) les nanno-flagellés et les bactéries (BILLEN & FONTIGNY, 1987 ; LANCELOT & MATHOT, 1987 ; LANCELOT & BILLEN, 1990 ; les colonies dégradées constitueraient des micro-environnements que reviennent coloniser des autotrophes tels que les diatomées (BILLEN & LANCELOT, 1990).

Phaeocystis apparaît ainsi comme inséré dans un réseau alimentaire complexe, évolutif et à plusieurs "boucles", qui s'étend jusqu'au méiobenthos (ARMONIES, 1989).

NUISANCES

Non toxique à proprement parler, *Phaeocystis* exerce cependant diverses actions économiquement nuisibles. Soulignons, avant de les détailler, que ces effets ne sont nullement localisés à quelques secteurs côtiers, comme c'est le cas des algues examinées précédemment : pouvant se produire à la côte comme au large, et sur de vastes étendues, les proliférations de *Phaeocystis* ont une dimension indéniablement océanographique.

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. Les travaux de SAVAGE (1930, 1932, etc.) ont montré que le phénomène *Phaeocystis* influe sur le trajet des migrations saisonnières du hareng en mer du Nord ; ceci ne semble toutefois plus préoccuper la pêche hauturière actuelle. Près de la côte, ROGERS & LOCKWOOD (1990) ont récemment signalé que les stades juvéniles des poissons benthiques évitent les fonds anoxiques résultant des développements de *Phaeocystis*. Par ailleurs, la mytiliculture peut pâtir des proliférations de *Phaeocystis*, les colonies muqueuses contrariant la nutrition des bivalves (PIETERS *et al.*, 1980).

Par leur intensité et leur étendue, ces efflorescences interagissent quantitativement avec les écosystèmes marins (JOIRIS *et al.*, 1982 ; LANCELOT *et al.*, 1987). *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 est consommée par le zooplancton mais peut-être assez peu efficacement, comme on l'a vu plus haut ; elle semble surtout s'incorporer 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".

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 ; des photographies très démonstratives ont présentées par BÄTJE & MICHAELIS

(1986), LANCELOT *et al.*, (1987) et SOURNIA *et al.* (1990). En France, la principale préoccupation se porte sur les centrales thermonucléaires côtières de Gravelines et de Paluel.

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. Ce type de nuisances n'est cependant pas attesté dans la littérature scientifique, mis à part une allusion dans une note non publiée de GROSSEL (1990).

A l'instar de quelques autres algues planctoniques, *Phaeocystis* produit divers composés soufrés. Le premier d'entre eux à attirer l'attention fut l'acide acrylique (SIEBURTH, 1959, 1960), d'où est né le paradigme écologique 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. On ne connaît pas à l'acide acrylique de *Phaeocystis* d'effet toxique avéré sur d'autres maillons de l'écosystème, mais HICKEL (1984) envisage la possibilité d'un effet inhibiteur sur les activités bactériennes. Un second composé soufré notoire est le sulfure de diméthyle (DMS) qui, volatil et libéré dans l'atmosphère, doit être pris en compte dans les flux globaux du soufre et joue probablement un rôle significatif dans la formation des pluies acides (BARNARD *et al.*, 1984 ; HOLLIGAN *et al.*, 1987 ; GIBSON *et al.*, 1990).

La bio-accumulation de certains métaux dans le mucus de *Phaeocystis* est connue depuis MORRIS (1971) pour le cuivre, le manganèse et le zinc ; le cas du manganèse a été réétudié par DAVIDSON & MARCHANT (1987) puis LUBBERS *et al.* (1990). Là aussi se fait jour la dimension océanographique de *Phaeocystis* et la nécessité de prendre en compte ses pullulations dans l'établissement des flux et des bilans. En effet, les facteurs d'accumulation et les biomasses mis en jeu sont tels qu'ils influent nécessairement sur le recyclage et le transfert du manganèse (LUBBERS *et al.*, 1990) et, peut-être, d'autres métaux.

En contrepartie, LANCELOT *et al.* (1987) signalent les éventuelles utilisations de l'écume, qu'il serait assez facile de récolter sur la côte pendant une période connue de l'année, à des fins alimentaires, cosmétiques ou pharmacologiques. Aucune application industrielle ne semble avoir encore vu le jour, à notre connaissance.

PROBLÈMES ET PRIORITÉS

Phaeocystis éveille l'intérêt pour diverses raisons : son originalité proprement phycologique (alternance de deux générations très différentes, stades de transition inconnus, métabolisme pseudo-pluricellulaire), son importance quantitative dans les écosystèmes néritiques aussi bien qu'océaniques, la diversité de ses nuisances (même sans toxicité au sens strict), enfin les variations à long terme de ses proliférations (variations apparemment corrélées, sur les côtes de la mer du Nord et du nord de la Manche, à l'accroissement des rejets fluviaux). C'était là suffisamment de motivations pour que se constitue, en 1987, un groupe de recherches européen financé par la C.E.E. (LANCELOT & BILLEN, 1990). La contribution française à ce groupe porte 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. La complémentarité des disciplines réunies (biochimie, planctologie, bactériologie, modélisation...) est un atout mais les problèmes demeurent nombreux : variabilité inter- ou intraspécifique, déterminisme cellulaire du déclenchement des poussées, maturation et sédimentation des colonies, utilisation des sels minéraux, efficacité de la consommation par les hétérotrophes, évaluation des nuisances sur les faunes benthique et pélagique et, bien sûr, ce troublant parallélisme avec l'anthropisation croissante de la mer du Nord.

L'intensité des recherches déployées au cours des dernières années (75 publications pour les 7 années de l'intervalle 1984-1990, selon une bibliographie inédite d'A. Sournia) rend proche le stade de la modélisation (LANCELOT *et al.*, 1986, 1990 ; VELDHUIS *et al.*, 1988 ; D. LE ROY et B.M. JAMART, non publié). Cette étape, une fois franchie, va faire de *Phaeocystis* un cas d'école dans les recherches mondiales sur les efflorescences algales.

CHAPITRE 5

ESPÈCES SUSPECTES OU D'APPARITION TRÈS RÉCENTE EN FRANCE

PROROCENTRUM MINIMUM (DINOPHYCÉES)

Le genre *Prorocentrum* compte, dans les mers et océans, de 20 à 70 espèces selon les spécialistes et une douzaine de ces espèces sont connues pour être responsables dans le monde entier de phénomènes d'eaux colorées. Pour PÉRÈS *et al.* (1986), *Prorocentrum* aurait un rôle majeur dans la genèse et l'évolution d'eaux colorées à dinoflagellés appartenant à d'autres genres (*Noctiluca* et *Gonyaulax* notamment).

L'espèce *P. minimum* forme des eaux colorées nombreuses, en particulier dans les eaux desalées au voisinage des grands estuaires. Certaines souches produisent des intoxications de type VSP (Venerupin Shellfish Poison). De ce fait, cette espèce nécessite une vigilance particulière étant donné les fréquentes eaux colorées formées chaque année en de très nombreuses zones côtières européennes : mer du Nord, Atlantique, côtes méditerranéennes. Avant de traiter de cet organisme, nous ferons brièvement le point sur quelques autres espèces de *Prorocentrum* non concernées ici, soit qu'elles ne sont pas nuisibles, soit qu'elles n'affectent pas les côtes métropolitaines de la France.

P. micans, espèce-type du genre, est certainement l'organisme le plus répandu parmi les dinoflagellés des côtes françaises atlantiques (BERTHOMÉ, 1977 ; LASSUS, 1983 ; BERTHOMÉ & LASSUS, 1986) ou méditerranéennes (BLANC & LEVEAU, 1973). Son maximum saisonnier coïncide souvent avec celui d'autres dinoflagellés dont la toxicité a été prouvée tardivement, en particulier *Dinophysis acuminata* (KAT *et al.*, 1982 ; LASSUS *et al.*, 1985), ce qui lui a valu d'être considérée à tort comme toxique. En fait, seule la présence d'un colorant (complexe péridinine-chlorophylle *a*-protéine, ou PCP, commun chez de nombreux dinoflagellés) responsable de la coloration rouge brique de la glande digestive de l'huître peut rendre ce coquillage impropre à la consommation, mais en aucun cas toxique (HATA *et al.*, 1982).

Prorocentrum triestinum (= *P. redfieldii*), espèce voisine et plus petite qui se développe souvent de façon concomitante de *P. micans*, a provoqué des blooms le long des côtes hollandaises (KAT, 1979). En France, les eaux colorées de cette espèce ont été signalées dans les bassins portuaires du Havre (LASSUS *et al.*, 1980) et parfois en abondance dans le golfe de Fos mais jamais dans l'étang de Berre plus dessalé (BEKER, 1986). Le développement de cette espèce n'a jamais été accompagné de phénomènes toxiques, pas plus que celui de deux autres petites espèces voisines de *P. minimum* : *P. balticum* et *P. cordatum*. La première a provoqué des eaux rouges en mer Baltique et sur les côtes norvégiennes (TANGEN, 1979), la seconde en mer Noire le long des côtes roumaines et bulgares (MINHEA, 1979 ; BODEANU & USURELU, 1979).

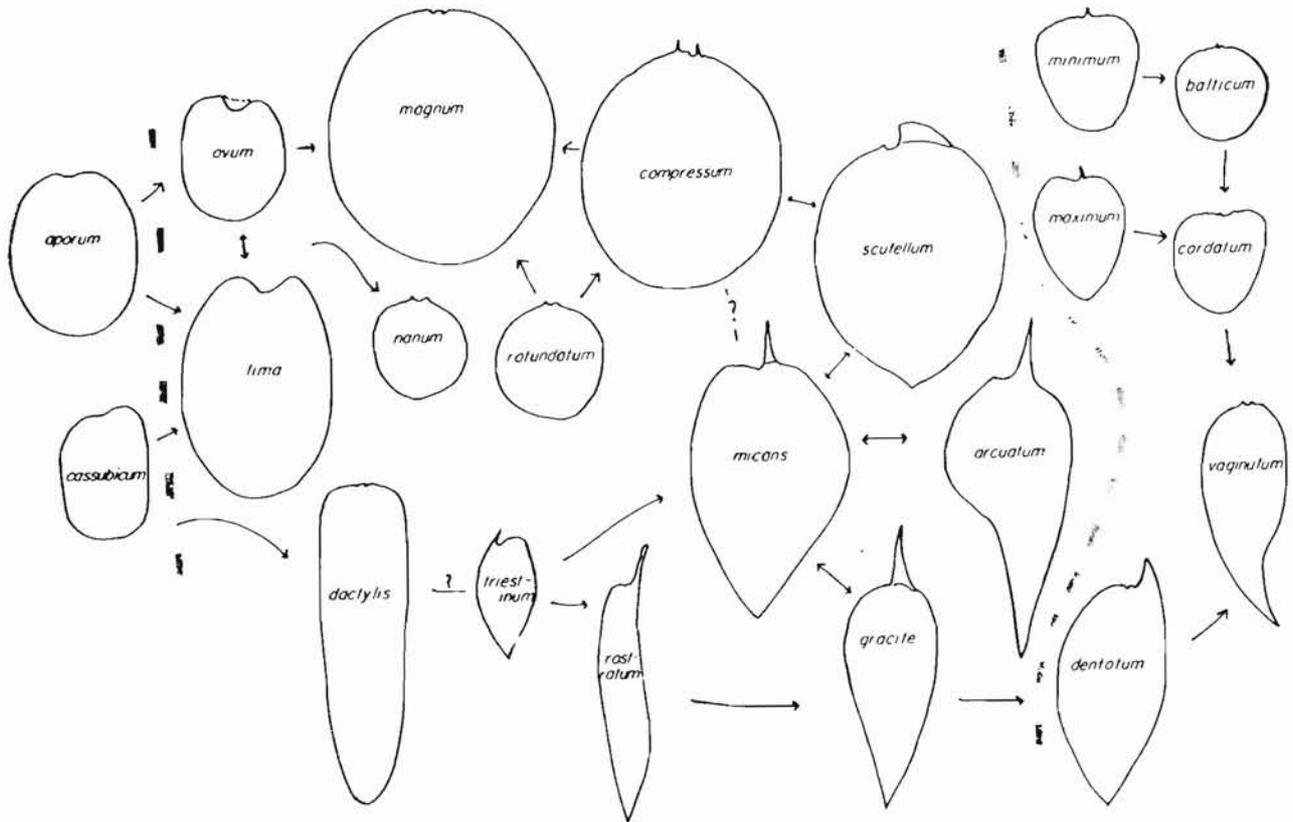


Figure 60 — Relations phylogénétiques possibles entre les 21 espèces de *Prorocentrum* décrites par Dodge (in DODGE, 1975), montrant quelques-uns des caractères les plus évidents pour la diagnose des espèces.

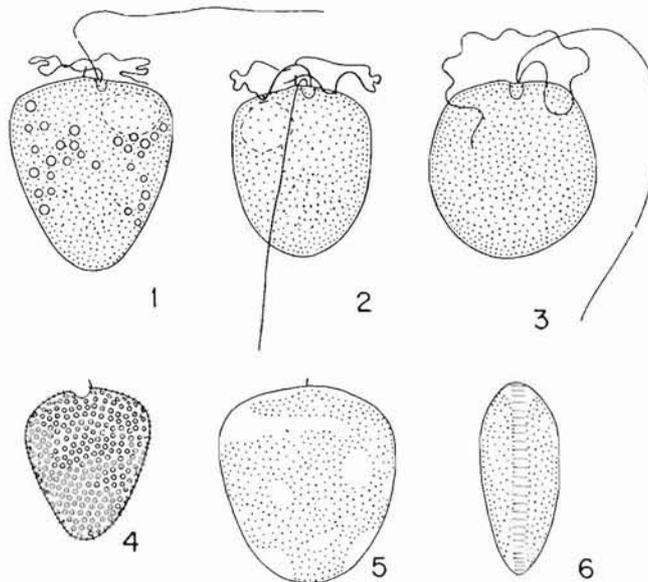


Figure 61 — Morphologie des trois variétés de *P. minimum*.

(2, 5) var. *minimum* ; (3) var. *mariae-lebouriae* ; (1,4) var. *triangulatum*. En 4, on montre les pores (en fait, les pores se sont révélés être surtout des épines à l'observation au microscope à balayage). En 6 sont représentés la marge striée (ou bande intercalaire de croissance) et les chloroplastes (sous les valves). En 1-3, on peut distinguer le noyau dans la moitié postérieure de la cellule (in HULBURT, 1965).

Une autre espèce, par contre, *P. lima*, reste douteuse du point de vue de sa toxicité : certains clones cultivés en Espagne et au Japon se sont révélés produire de l'acide okadaïque et de la dinophysistoxine (LEE *et al.*, 1989). *P. lima* est une espèce benthique trouvée généralement dans les biotopes coralliens associés à la ciguatera (BAGNIS *et al.*, 1985 ; BOMBER *et al.*, 1985 ; CARLSON & TINDALL, 1985), qui peut former des efflorescences. Elle est morphologiquement très voisine de *P. marinum* qui est relativement plus répandue sur les côtes européennes comme dans les ports de Marseille (PATRITI, 1976) ou, plus récemment, aux environs d'Ouessant (LASSUS, 1988). Ces deux espèces ont été regroupées sous le nom de *P. lima* par DODGE (1975), mais la question demeure de savoir si *P. lima* et *P. marinum* sont bien synonymes car, dans les échantillons naturels, toutes deux apparaissent morphologiquement différentes (STEIDINGER & TANGEN, 1985).

Il faut signaler que d'autres espèces de *Prorocentrum* benthiques associées aux récifs coralliens se sont révélées toxiques : *P. mexicanum* et *P. concavum* (CARLSON & TINDALL, 1985).

Morphologie, identification et biologie

Parmi les dinoflagellés, l'ordre des Prorocentrales, incluant le genre *Prorocentrum*, se caractérise par une insertion antérieure des flagelles et une enveloppe thécale constituée de deux plaques principales ou "valves" soudées entre elles.

A l'intérieur du genre *Prorocentrum* (d'après DODGE, 1975), les formes varient considérablement : cellules arrondies, elliptiques, cordiformes ou lancéolées en vue valvaire. Il en est résulté pendant longtemps l'existence de deux genres, *Prorocentrum* et *Exuviaella*, et la création d'un grand nombre d'espèces, variétés et formes. Le caractère principal de séparation taxinomique entre ces deux genres était la présence ou l'absence d'une épine apicale au pôle antérieur mais, à plusieurs reprises, ce caractère s'est avéré très difficile à discerner. En particulier, après l'observation de plusieurs souches en culture, HULBURT (1965) recommande de considérer *Exuviaella minima*, *E. mariae-lebouriae* et *Prorocentrum triangulatum* comme des variétés de *Prorocentrum minimum*. S'appuyant sur la faiblesse des caractéristiques des deux genres, ABÉ (1967) a proposé leur unification à l'intérieur de *Prorocentrum*, proposition acceptée par DODGE & BIBBY (1973). Enfin, considérant les variations morphologiques importantes observées en culture (BRAARUD & ROSSAVIK, 1951 ; BURSA, 1962), DODGE (1975) a proposé de limiter à 21 le nombre des espèces (Fig. 60) en opérant des regroupements et des éliminations.

Au pôle antérieur (Fig. 62), situé parfois, selon les espèces, dans une dépression des deux valves, l'enveloppe thécale est complétée par le complexe des pores flagellaires : il s'agit d'une plaque ovoïde percée par deux pores, l'un circulaire et l'autre oblong, par lequel émergent les flagelles (LOEBLICH III *et al.*, 1979). Cette plaque porte éventuellement (selon les espèces) l'épine apicale et parfois une délicate expansion ailée ; la longueur de ces expansions serait un caractère très variable. La plaque ovoïde est, en fait, constituée de plusieurs microplaques soudées entre elles ; le nombre et l'arrangement de ces éléments seraient variables selon les espèces mais cela n'a pas été formellement établi et ces caractères difficiles à observer ne sont pas employés pour les diagnostics.

Des trichocystes sont parfois présents avec, pour leur émission, des pores associés à travers les plaques valvaires. Le noyau est postérieur et caractéristique des dinoflagellés. La cellule contient deux chloroplastes multilobés, un sous chaque valve. Des pyrénoides sont parfois présents. La puse unique, en forme de saccule, se trouve dans la partie antérieure et déboucherait dans le pore circulaire (LOEBLICH III *et al.*, 1979).

La taille des cellules, entre toutes les espèces, se situe entre 6 et 100 μm .

Les critères de base les plus sûrs pour établir la diagnose des espèces sont procurés par la taille des cellules ainsi que par la forme et la structure des valves : allongement antéro-postérieur, profil du pôle postérieur, dépression antérieure, épine apicale antérieure, ornementation des valves (épines), pores, trichocystes. La figure 60, empruntée à DODGE (1975), illustre l'évolution de la morphologie valvaire des 21 espèces retenues dans le genre et fournit une bonne récapitulation graphique des principaux indices taxinomiques retenus.

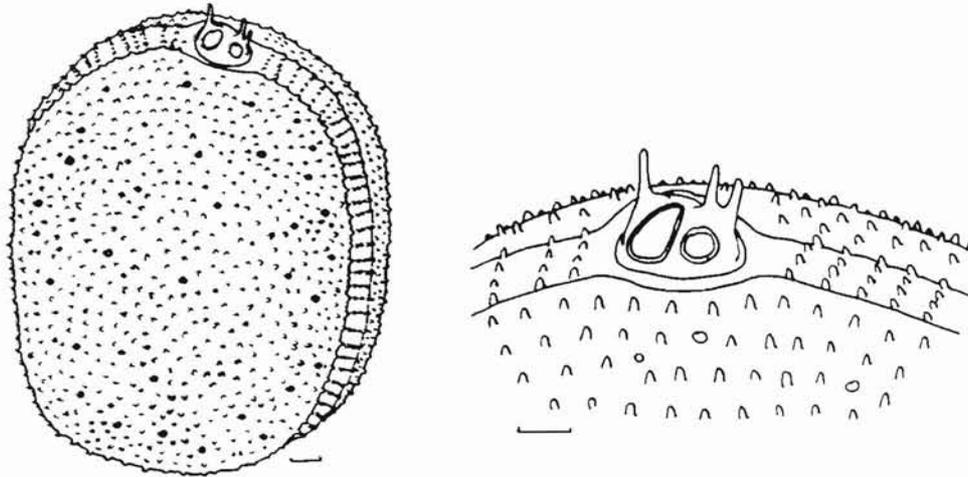


Figure 62 — Schéma de *P. minimum* (à gauche) et détail du pôle antérieur (à droite).
Les échelles représentent 1 μ m.

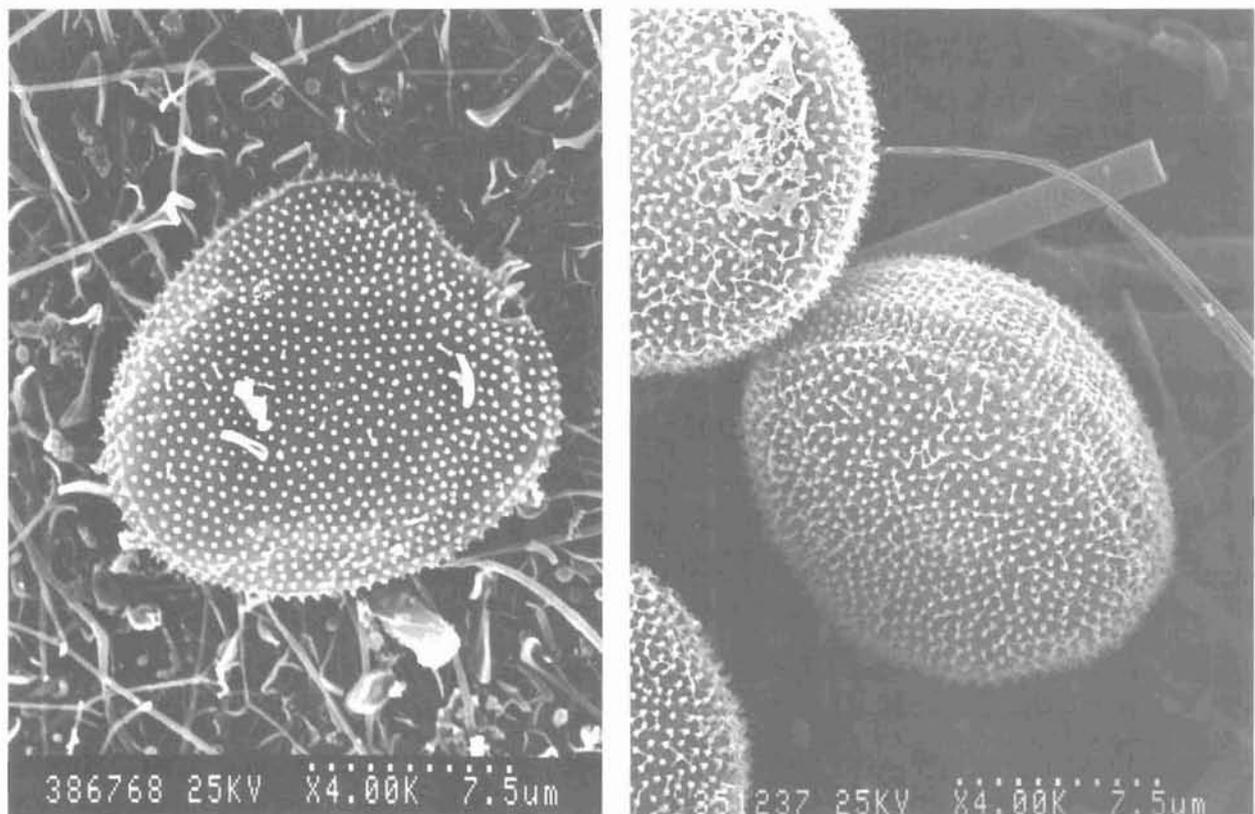


Figure 63 — *P. minimum* var. *mariae-lebouriae* en microscopie à balayage.
À gauche : vue latérale droite : à droite : vue postéro-latérale montrant la zone de croissance entre les deux valves.

La description et la diagnose de *P. minimum* (Pavillard) Schiller (Fig. 61) ont été données par PARKE & BALLANTINE (1957), la structure fine de la thèque établie par DODGE (1965), DODGE & CRAWFORD (1970), FAUST (1974) et LOEBLICH III *et al.* (1979), l'ultrastructure par DODGE & BIBBY (1973) et FAUST (1974). Ses principaux synonymes sont *Exuviaella minima* Pavillard, *Exuviaella mariae-lebouriae* Parke & Ballantine et *Prorocentrum triangulatum* Martin.

Trois variétés ont été maintenues à l'intérieur de cette espèce sur la base de leur morphologie valvaire (Fig. 61) : var. *minimum* (cordiforme), var. *mariae-lebouriae* (ovoïde) et var. *triangulatum* (triangulaire).

P. minimum est une des plus petites espèces du genre (longueur : 14 à 22 μm , largeur : 10 à 15 μm , parfois jusqu'à 21 μm). L'épaisseur de la cellule augmente au cours de la croissance par l'élargissement de la bande intercalaire tout le long de la soudure valvaire (Fig. 62 et 63). L'épaisseur (5-10 μm) est maximale au moment de la division cellulaire. *P. minimum* présente une forme massive et peu allongée. Les pôles antérieur et postérieur sont plus ou moins arrondis mais, en aucun cas, n'ont une forme pointue (Fig. 61-63). Les valves sont couvertes de petites épines régulièrement dispersées, au nombre de 600-700 par valve. Ces épines sont de 100-120 nm de diamètre à la base et 200-300 nm de long (DODGE, 1965 ; FAUST, 1974) ; sur la bande intercalaire marquant la soudure des valves, ces épines se placent en rangs perpendiculaires à l'axe antéro-postérieur. Les valves sont percées de pores par lesquels sont émis les trichocystes. La plaque ovoïde complétant l'enveloppe est constituée de 8 microplaques épaisses soudées entre elles (FAUST, 1974). Les deux flagelles émergent par le pore oblong. Le rôle de l'autre pore serait lié à la pusule (LOEBLICH III *et al.*, 1979). Cette plaque du pore flagellaire porte chez *P. minimum* une courte épine (1 μm) à proximité du pore flagellaire, ainsi qu'une petite expansion ailée (0,85 μm) à proximité de l'autre pore (FAUST, 1974).

La cellule renferme deux chloroplastes multilobés logés sous les valves avec, en leur milieu, un large pyrénioïde. Les grains d'amidon sont répartis autour des pyrénioïdes ou dispersés dans le cytoplasme.

ANTIA *et al.* (1990) ont étudié la synthèse de l'ADN au cours du cycle cellulaire de *P. minimum* en régime photopériodique dans différentes conditions de milieu (riche en P_0_4 ou en glycérophosphate, déficient en phosphore ou en azote). Ils ont montré que la mitose s'effectue surtout entre 0 et 2 heures après l'établissement de la lumière, quelles que soient les conditions du milieu, mais que celles-ci modifient la durée des phases du cycle cellulaire et donc le taux de croissance.

Aucune forme de sexualité n'a été observée en culture. La reproduction asexuée a été décrite par PARKE & BALLANTINE (1957) ; elle s'effectue par fission en deux cellules-filles. On ne connaît pas de formes de résistance chez l'espèce *P. minimum* ; des incubations extensives de sédiments de la baie de Chesapeake (E.U.), avec ou sans apports d'éléments nutritifs et à des températures de 5 à 25°C (TYLER & SELIGER, 1981) se sont révélées négatives. Notons que, pour l'ensemble du genre *Prorocentrum*, la formation et la germination de kystes ne sont connues que chez très peu d'espèces et de manière très fragmentaire (FAUST, 1990).

Biochimie et physiologie

Nous allons voir que *Prorocentrum minimum*, par rapport à bien d'autres dinoflagellés, a donné lieu à des recherches biochimiques ou physiologiques nombreuses et assez "pointues", ceci à partir soit de cultures réalisées au laboratoire, soit d'efflorescences naturelles. Ces travaux méritent d'être détaillés ici car ils mettent en évidence des exemples de stratégies et d'adaptations pouvant rendre compte du succès des espèces d'"eaux rouges".

Production de métabolites

La production de métabolites primaires n'a pas été étudiée *in vitro* mais, pendant un bloom de *P. minimum* au Japon, SAKUGAWA *et al.* (1985) ont déterminé les sucres de faible poids moléculaire dissous dans l'eau de mer. A 1 mètre de profondeur, la concentration totale de ces sucres atteint 82,7 $\mu\text{g/l}$, avec essentiellement du laminaribiose, du laminaritriose et des glycosylglycérols (sucres simples liés à un glycérol) ; à 6 mètres, les sucres ne représentent plus que 31 $\mu\text{g/l}$, constitués pour plus de la moitié par du saccharose (17,8 μg) et par des glycosylglycérols (8,9 μg) ; on

signale également la présence de raffinose (1,6 μg). Selon ces auteurs, ces sucres dérivent directement de ceux du phytoplancton et proviennent d'excrétion extracellulaire ou de la lyse de cellules. Les concentrations en laminaribiose et en laminaritriose, sucres surtout présents en surface, seraient reliées à l'activité photosynthétique des cellules. Les glycosylglycérols dans l'eau proviendraient de glycosylglycérols ou de glycolipides intra-cellulaires ; il pourrait s'agir d'une excrétion intervenant dans le processus d'osmorégulation de la cellule, comme cela a été montré pour des Cyanobactéries et pour la Chrysophycée *Ochromonas* sp. (KAUSS, 1967).

La production de métabolites secondaires excrétés est un phénomène courant dans le phytoplancton (SIEBURTH, 1959 ; FOGG *et al.*, 1965 ; TABACHEK & YURKOWSKI, 1976). Le rôle de ces substances excrétées n'est pas sans intervenir sur les différents composants d'un écosystème, en particulier lors de blooms où les relations de type ectocrine-télémediateurs doivent être exacerbées. D'après LOEBLICH III *et al.* (1979), *P. minimum* en culture produit des quantités importantes de mucilages dont l'excrétion serait liée à la pusule.

Un groupe d'auteurs s'est intéressé à deux formes d'excrétion particulières (TRICK *et al.*, 1981, 1983a-b, 1984). Leurs travaux, réalisés sur plusieurs espèces de *Prorocentrum* dont trois souches de *P. minimum*, ont mis en évidence la production, d'une part, d'un métabolite secondaire appelé β -dicétone à propriété antibactérienne par deux des trois souches et, d'autre part, d'un composé sidérophore appelé prorocentrine. Une des trois souches de *P. minimum* est capable de produire ces deux molécules.

• La β -dicétone (Fig. 64) caractérisée par ANDERSEN *et al.* (1980) comme étant un norcaroténoïde, est excrétée massivement (en 1-2 j) vers le troisième jour de la phase stationnaire, puis sa concentration dans le milieu de culture ne varie plus (TRICK *et al.*, 1981, 1984). Sa production est maximale lorsque le milieu est limitant en phosphates (N:P = 27 à 35), atteignant 40 $\mu\text{g/l}$ avec une densité cellulaire de $33 \cdot 10^6$ cell./l ; elle est également assez importante lorsque le milieu est limitant en nitrates (N:P = 5 à 22), avec une production de 20 $\mu\text{g/l}$, ou limitant en fer (10 $\mu\text{g/l}$). La production se ferait à partir de l'accumulation d'un précurseur intracellulaire car la β -dicétone n'a pas été décelée à l'intérieur des cellules. Cette production est fortement contrôlée par les conditions d'éclairement : elle est nulle lorsque la lumière est limitante pour la croissance ($I < 60 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) et augmente avec l'intensité lumineuse (jusqu'à 120-160 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) mais est inhibée à 270 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$.

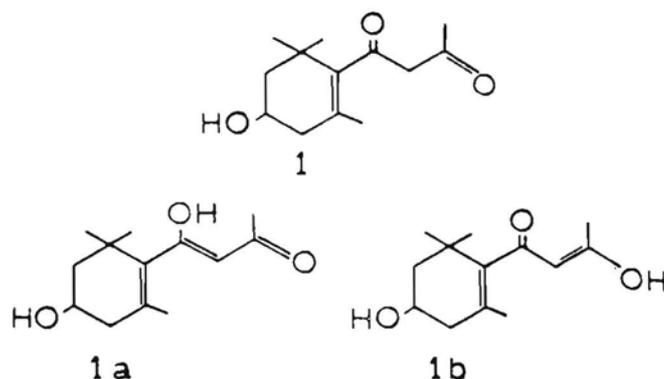


Figure 64 — Structure de la β -dicétone, 1(2,6,6-triméthyl-4-hydroxycyclohexenyl)-1,3-butanedio-
ne, métabolite extracellulaire produit par *P. minimum*.

Les résultats montrent que la β -dicétone existe exclusivement sous la forme de l'un des deux tautomères éno1 1a ou b (ANDERSEN *et al.*, 1980).

La production n'est effective que pendant la phase diurne d'un cycle circadien tandis que la phase nocturne serait employée à la synthèse de précurseurs ; le changement obscurité-lumière est rapidement suivi par la reprise de la production. Ces conditions d'apparition de la β -dicétone dans le milieu de culture pendant la phase stationnaire peuvent faire penser à un processus purement photo-oxydatif qui interviendrait après la lyse cellulaire provoquée par la carence en éléments nutritifs comme les phosphates. Mais, selon les auteurs, les conditions d'apparition de la β -dicétone dans le milieu (produit monospécifique, pic d'apparition, contrôle métabolique par les nutrilites, la lumière et la température) en font un produit issu d'un métabolisme enzymatique, avec peut-être une étape photochimique, plutôt que d'une oxydation purement photochimique — d'autant que l'on observe l'inhibition de la production aux fortes intensités lumineuses. Le pouvoir antibactérien de la β -dicétone testé sur quatre souches de bactéries marines est variable selon celles-ci :

Pseudomonas acidivaris est insensible, *Vibrio* sp. est faiblement sensible, *Flavobacter* sp. et *Chromobacterium* sp. se montrent les plus sensibles. Cependant, *Chromobacterium* sp. ne voit sa croissance limitée que de 50% avec 40 µg/l de β-dicétone. De même, une telle quantité de β-dicétone produit une inhibition de 10% seulement de l'activité hétérotrophe (absorption de glucose) d'une population bactérienne naturelle. L'hypothèse émise par ces auteurs est que l'excrétion de métabolites antibactériens tels que la β-dicétone pourrait réduire l'activité de dégradation de la population bactérienne associée à la population phytoplanctonique. Le faible pouvoir antibactérien apparent serait compensé par le pic d' "excrétion" massive créant autour des cellules algales une sphère d'inhibition pour les bactéries. Ceci se produit lorsque le phytoplancton commence à être déficient en nutrilites et réduit ses excréments de composés organiques sur lesquels se développe la population bactérienne. La β-dicétone inhiberait ces bactéries avant qu'elles ne ressentent ce déficit en composés organiques et produisent alors des enzymes extracellulaires de dégradation pouvant attaquer le phytoplancton. Ceci pourrait retarder le déclin des floraisons de cet organisme et expliquerait la durée prolongée de ces phénomènes.

- La procoentrine (TRICK *et al.*, 1983) est une molécule chélatante permettant à *P. minimum* de disposer en le complexant du Fe (III) présent dans l'eau de mer mais le plus souvent sous forme de trihydroxyde insoluble. Cette production intervient exclusivement lorsque le milieu est déficient en fer. Comme pour la β-dicétone, la procoentrine se trouve en faible quantité dans la cellule où elle varie très peu. Elle se trouve également en faible quantité dans le milieu extracellulaire pendant la phase de croissance. Elle est excrétée massivement sous la forme d'un pic et sa concentration dans le milieu extracellulaire est maximale 1 à 3 jours après le début de la phase stationnaire. Ensuite, la procoentrine disparaît rapidement du milieu dans les deux à trois jours suivant le pic de production, sans augmenter dans les cellules. La procoentrine interviendrait donc dans un mécanisme d'acquisition du fer. Le complexe ferri-procoentrine serait absorbé par la cellule et le fer prélevé en même temps que la procoentrine serait dégradée. Dans les milieux de culture déficients en fer, les courbes de croissance montrent un taux de croissance plus faible et finalement des densités de cellules plus faibles de 30 % par rapport à des milieux suffisants en fer. Il apparaît cependant que, grâce à l'excrétion de procoentrine, il y a suffisamment de fer résiduel dans les cultures pour permettre la croissance, mais que ce fer se trouve sous une forme utilisée plus lentement par les cellules. Peu après le pic de procoentrine, lorsque l'on mesure la fluorescence *in vivo* de la culture, on observe une reprise passagère de l'augmentation de la fluorescence qui coïncide avec la disparition de la procoentrine ; mais ceci ne s'accompagne pas d'une croissance du nombre de cellules. En fait, le fer incorporé grâce à la procoentrine servirait dans la synthèse de la chlorophylle. La production d'une telle substance est, comme pour la β-dicétone, de nature à prolonger la durée des eaux rouges et de rendre plus compétitif l'organisme qui possède une telle potentialité.

Caractéristiques écophysiologiques

Un clone de la variété *mariae-lebouriae*, isolé au cours d'un bloom dans la baie de Chesapeake (U.S.A.), a fait l'objet d'un travail suivi sur les capacités photo-adaptatives de cet organisme (FAUST *et al.*, 1982 ; HARDING *et al.*, 1983, 1989 ; COATS & HARDING, 1988 ; HARDING, 1988 ; HARDING & COATS, 1988 ; VOGEL & SAGER, 1985). Cette baie est le siège d'un phénomène annuel particulier décrit par TYLER & SELIGER (1978, 1981) qui consiste en un transport vers le nord sous la pycnocline (soit entre 10 et 25 m) d'un inoculum de *P. minimum* depuis la zone la plus marine de la baie (au sud) jusqu'au fond de la baie (au nord). Ce transport s'effectue sur une distance de 240 km environ pendant 2 à 3 mois 3 (de février à mai) et se termine par la formation d'un bloom de *P. minimum* lors de la remontée en surface. Au cours de ce transport, les cellules ne reçoivent, à travers la couche de surface très turbide constituée de la réunion des eaux de plusieurs rivières, qu'une très faible quantité de lumière ($\leq 8 \mu\text{E} / \text{m}^2 / \text{s}$; TYLER & SELIGER, 1981) distribuée dans une étroite bande spectrale, surtout entre 550 et 650 nm (orange à orange-rouge ; FAUST *et al.*, 1982). VOGEL & SAGER (1985) ont testé différents spectres de lumière sur cette souche (Fig. 65). Les cultures non adaptées à ces spectres montrent que la lumière bleue est la plus efficace pour la photosynthèse, permettant une meilleure fixation du carbone pour un même flux de photons dès les faibles intensités. Ensuite viennent, par ordre décroissant, les lumières rouge, blanche et verte, avec des activités photosynthétiques assez élevées. A forte intensité, ces activités photosynthétiques sont comparables pour ces quatre qualités spectrales différentes. Par contre, la lumière orange (550-600 nm), la plus abondante dans les eaux estuariennes, est très peu efficace, même avec une forte irradiation. Ces deux auteurs soulignent l'opposition entre le spectre d'absorption de *P. mariae-lebouriae* et le spectre de lumière le plus largement disponible dans les eaux d'estuaire. Mais auparavant, FAUST *et*

al. (1982) avaient, pour la première fois, montré que cette espèce peut s'adapter en quelques jours (moins de 12 jours) à des lumières de différentes qualités spectrales et d'intensités différentes.

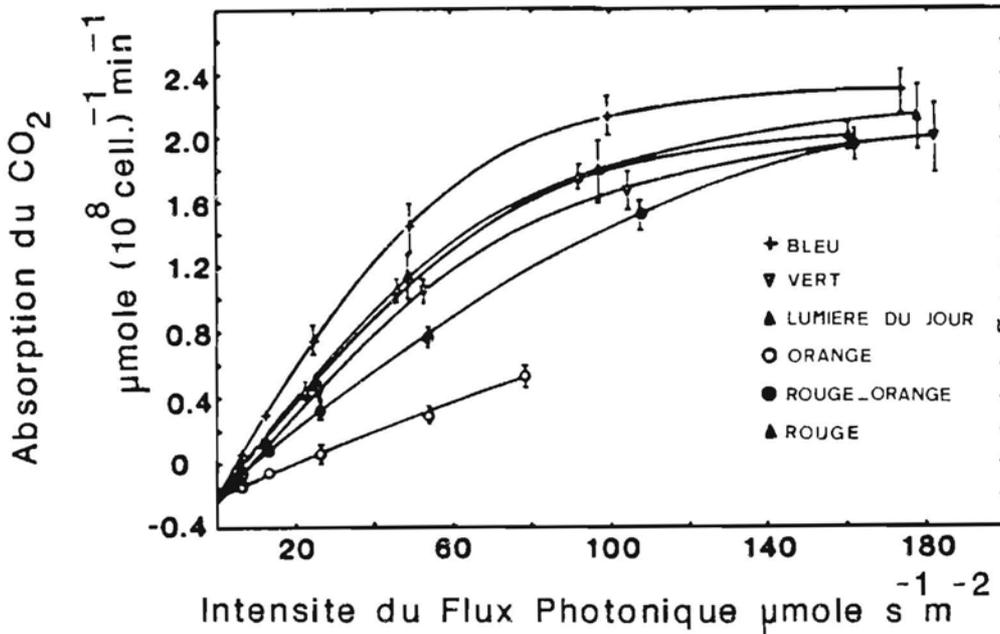


Figure 65 — Productivité photosynthétique de *P. mariae-lebouriae* (exprimée en absorption du CO₂ en μmol.10⁸ cell/l /min) en fonction de l'intensité du flux photonique (μmol. /s /m²) pour 6 qualités spectrales différentes.

Chaque courbe représente la moyenne d'au moins 2 réplicats. La pente initiale est calculée par régression linéaire à partir des 5 premiers points. Repris de VOGEL & SAGER (1985).

Ces adaptations se traduisent par les variations dans les concentrations absolues et relatives en chl.*a* et en pigments accessoires (chl.*c*, péridinine et caroténoïdes mineurs). La péridinine, absorbant surtout entre 430 et 500 nm et principal photorécepteur photosynthétique chez *P. mariae-lebouriae*, peut constituer jusqu'à 52% des caroténoïdes totaux. Entre 470 et 530 nm, elle permet la totalité de l'absorption lumineuse de la cellule. De plus, ces auteurs montrent que la péridinine permet de maintenir un taux de croissance maximal des cultures en lumière bleue (400 à 550 nm) avec une faible irradiation (7,8 μM quanta /m² /s) et ceci avec de faibles quantités de pigments (chl.*a*, chl.*c*, péridinine) relativement aux autres bandes spectrales. Toutefois, en lumière rouge (600 à 750 nm), *P. mariae-lebouriae* capture efficacement la lumière par accroissement de la chl.*a* et de la chl.*c*. Absorbant entre 530 et 630 nm, les complexes péridinine-chl.*a*-protéine (PCP) et chl.*a*-chl.*c*-protéine fournissent une énergie photosynthétique additionnelle à partir de ces radiations. FAUST *et al.* (1982) observent ainsi que, après 12 jours, *P. mariae-lebouriae* n'est pas altéré morphologiquement et structurellement par un faible niveau d'irradiation mais montre une croissance réduite. Les quanta reçus à différentes longueurs d'onde suffisent pour assurer une photosynthèse effective : *P. mariae-lebouriae* se contente de cette énergie photosynthétique reçue, même s'il ne peut pas maintenir un taux de croissance maximal. Ces auteurs concluent que, grâce à cette flexibilité pigmentaire, l'espèce peut maintenir une activité métabolique aux faibles conditions d'irradiation des eaux d'estuaire ; ce pourrait être également, selon eux, une des causes du succès de cette espèce dans la formation d'eaux rouges.

D'autres auteurs, avec des cellules en culture (HARDING *et al.*, 1983 ; HARDING, 1988 ; COATS & HARDING, 1988) ou prélevées *in situ* (HARDING & COATS, 1988 ; HARDING *et al.*, 1989), ont confirmé ces résultats et, de plus, ont considéré les modifications de l'ultrastructure et des paramètres photosynthétiques. Les cellules adaptées à une forte intensité lumineuse (≥ 7,3 E /m² /j ; COATS & HARDING, 1988) sont caractérisées par : (a) de faibles quantités de chl.*a*, chl.*c* et péridinine, (b) une faible efficacité photosynthétique (*A*) par cellule, (c) une capacité photosynthétique par cellule (*P_{max}*) élevée, donc une intensité de saturation (*I_s*) élevée, (d) tout cela avec une surface des membranes thylakoidales et un volume chloroplastique réduits, mais permettant la constitution d'une importante quantité d'amidon. Lorsque l'intensité lumineuse diminue, *P. mariae-lebouriae* s'adapte en 3 à 7 jours (HARDING, 1988) en augmentant ses teneurs en chl.*a*, chl.*c* et péridinine, les

deux derniers augmentant davantage, ainsi que les protéines associées. La surface des membranes des thylakoïdes, le nombre de thylakoïdes par lamelles et le volume des chloroplastes s'accroissent en même temps. Ces changements correspondent à une augmentation à la fois du nombre et de la taille des unités photosynthétiques (COATS & HARDING, 1988) pour un meilleur captage de la lumière ; les synthèses s'effectuent au détriment des réserves d'amidon. Il résulte de ces changements une augmentation de la valeur de A et une diminution de I_s , mais qui n'empêchent pas une diminution de la valeur de P_{max} et donc une diminution du contenu cellulaire en carbone (réserves d'amidon), du rapport C:N et de la croissance cellulaire. Toutefois, lorsque l'intensité lumineuse est trop faible, la croissance cellulaire devient nulle mais, l'adaptation pigmentaire permettant une photosynthèse efficace, la production nette peut être préservée ; il se produirait alors une augmentation du contenu cellulaire en C et du rapport C:N correspondant à une reprise de la synthèse d'amidon.

Ces adaptations améliorant l'efficacité photosynthétique de *P. minimum* montrent que cette espèce est capable de survivre pendant de longues périodes dans des conditions de très faibles intensités lumineuses, intensités qui seraient insuffisantes pour la plupart des espèces phytoplanctoniques.

Ecologie

Répartition géographique

P. minimum a une large répartition géographique mondiale dans des zones climatiques très distinctes, mais les floraisons ont été signalées presque exclusivement dans les mers ou océans tempérés de l'hémisphère nord : Chine, Japon, côte pacifique du Canada, côte est des Etats-Unis, golfe du Mexique, façade atlantique européenne (Portugal, France), Manche, mer du Nord et mer Baltique, Méditerranée et mer Caspienne ; les nombreuses mentions d'*Exuviaella cordata* en mer Noire sont à attribuer, selon MARASOVIC *et al.* (1990) à *P. minimum*. Récemment, RABBANI *et al.* (1989) ont décrit un bloom de *P. minimum* au Pakistan : cette position géographique isolée, si l'identification de l'espèce est exacte, pose la question de l'existence de *P. minimum* sous les tropiques.

Il est intéressant de noter que l'apparition de *P. minimum* est assez récente en mer du Nord. On la trouve à partir de 1976 sur les côtes hollandaises (KAT, 1989), de 1979 sur les côtes norvégiennes (TANGEN, 1980), de 1982 au Danemark (KIMOR *et al.*, 1985) et de 1983 dans la baie et le fjord de Kiel (KIMOR *et al.*, 1985). Ses caractéristiques euryhaline et eurytherme pourraient expliquer cette intrusion vers l'est en mer Baltique.

Sur le littoral français méditerranéen, un premier bloom que l'on peut attribuer à *P. minimum* (sous l'appellation d' *Exuviaella* sp.) a été remarqué en 1970 (BLANC & LEVEAU, 1972) dans le golfe de Fos. D'autres blooms se sont formés en 1981, 1982, 1984 au débouché du grand Rhône. Dans le golfe de Marseille, sous influence du large ou dans le golfe du Lion au large, *P. minimum* est rare (quelques cellules par ml), sauf parfois dans la nappe de dérive des eaux du Rhône ou sortant de l'étang de Berre (jusqu'à quelques centaines de cellules par ml) : il s'agirait dans ce cas de populations apportées par la nappe fluviale plutôt que des populations locales. Aucun bloom n'a été signalé en d'autres points des côtes méditerranéennes de la France. Sur les côtes atlantiques, des floraisons ont été répertoriées en Charente, en Vendée et en Bretagne sud de 1978 à 1986 (LASSUS, 1988) et sur la côte normande en 1986 (port du Havre ; RYCKAERT, 1988).

De manière générale, il apparaît que les efflorescences se produisent dans des zones recevant des apports d'eau douce continentale : grands deltas (Rhône, Rhin-Meuse, Mississippi), estuaires, fjords (Norvège), lagunes (Obidos au Portugal) ou étangs côtiers (Berre).

Facteurs physicochimiques

P. minimum ne présente pas d'exigences strictes pour la salinité, la température ou l'éclairement. En effet, dans l'étang de Berre, BEKER (1986) trouve *P. minimum* en toutes saisons avec des densités cellulaires importantes, sauf d'août à fin septembre quand les concentrations en nitrates sont particulièrement faibles, avec des salinités variant entre 5 et 27 et des températures de l'eau entre 4 et 27°C. Dans le golfe de Fos, cet auteur fait les mêmes observations, avec toutefois une

période d'absence plus longue (août à fin novembre), période pendant laquelle le milieu est également épuisé en nitrates ; la salinité est alors de 30 à 37 et la température de 10 à 22°C. SILVA (1985) rapporte deux blooms à *P. minimum* dans la lagune d'Obidos, l'un en mai-juin 1973 (salinité 14-17 P.S.U. ; 16-22 °C), l'autre en janvier-février 1983 (3-22 P.S.U. ; 9-15°C), à la suite de fortes pluies. En Louisiane (MAPLES *et al.*, 1983), des blooms à *P. minimum* se produisent de juillet à octobre avec une salinité de 25-33 et une température de 27-31 °C.

Cependant, dans les aires plus septentrionales, comme les côtes normandes ou la mer Baltique, le développement de floraisons semble être favorisé par de fortes températures, une insolation élevée et de longue durée ainsi qu'une stabilité des eaux (KIMOR, 1985 ; RYCKAERT, 1988), conditions rencontrées pendant la période estivale.

L'occurrence des efflorescences serait moins due à la dessalure (souvent mise en cause) qu'à la présence dans l'eau de sels nutritifs (N, P) et de composés organiques dont l'importance est de plus en plus pressentie (PRAKASH & RASHID, 1968 ; KONDO *et al.*, 1990b). En particulier, GRANÉLI *et al.* (1985) se sont intéressés aux acides humiques et fulviques : leur présence dans le milieu de culture de *P. minimum* favoriserait la croissance en procurant une source d'azote quand le milieu en est déficient. Cependant, dans les milieux estuariens, ce ne sont généralement pas les éléments nutritifs majeurs N et P qui sont limitants mais le plus souvent la lumière ou le broutage. OVIATT *et al.* (1989) l'ont montré clairement dans plusieurs expériences d'enrichissement à l'aide de mésocosmes : le broutage contrôle l'abondance du phytoplancton quand l'enrichissement est apporté en faible quantité, alors que la lumière devient facteur limitant (par effet d'ombre) quand les éléments nutritifs sont apportés de façon excessive. Par ailleurs, des espèces nuisibles (*Gyrodinium aureolum*, *Dinophysis acuminata*, *Amphidinium* sp., *Exuviaella* sp., *Ptychodiscus brevis*), bien que présentes dans différents enrichissements, n'ont pas montré une abondance et une fréquence accrues. Donc, plus qu'un rôle nutritif direct, ce sont surtout les propriétés chélatantes des acides humiques qui favoriseraient la croissance de *P. minimum* en complexant, pour les rendre plus facilement assimilables, les métaux essentiels comme le fer ou en immobilisant les métaux toxiques comme le cuivre. *P. minimum* est, en effet, sensible, comme beaucoup de dinoflagellés, au cuivre (BERLAND *et al.*, 1976 ; SUNDA & GUILLARD, 1976 ; GRANÉLI *et al.*, 1986). Il est, par contre, assez résistant à la présence d'hydrocarbures (MORALES-LOO, 1988) et ceci même pour des concentrations d'hydrocarbures solubles semblables à celles analysées dans les zones chroniquement polluées. Pour ces teneurs en hydrocarbures, la vitesse de croissance ainsi que l'activité photosynthétique de *P. minimum* sont stimulées alors que *P. micans* est inhibé. De fait, on remarque que les blooms de *P. minimum* sont souvent associés à des eaux polluées riches en matière organique ou en hydrocarbures (BLANC & LEVEAU, 1973 ; TANGEN, 1983 ; JINGZHONG *et al.*, 1985), telles des eaux portuaires.

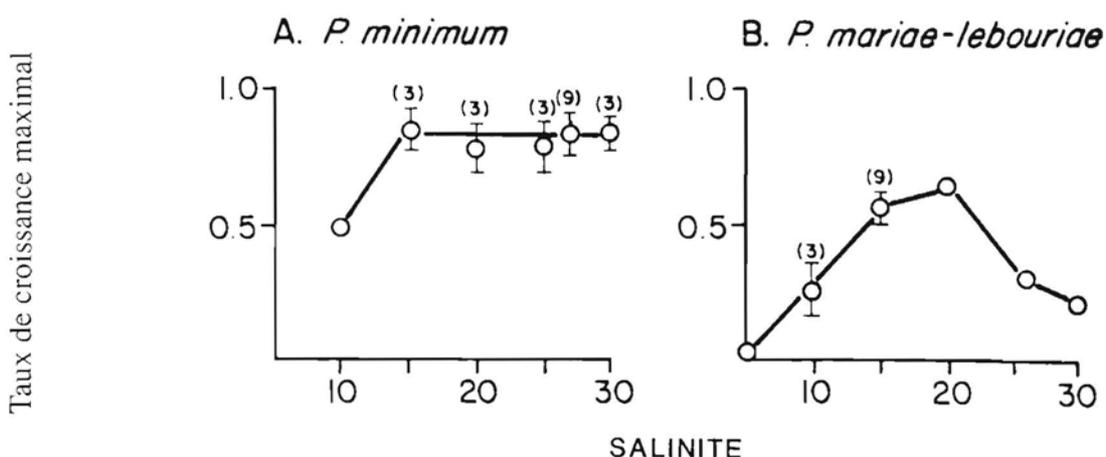


Figure 66 — Influence de la salinité sur le taux de croissance maximal pour deux souches de *P. minimum* (nombre de répliquats entre parenthèses). Repris de TRICK *et al.* (1984).

Il faut également observer qu'une trop grande dessalure peut limiter le développement de *P. minimum*. Ainsi dans l'étang de Berre, pendant les années 1977-1978 qui ont été particulièrement pluvieuses (la salinité s'abaissant jusqu'à 2-3 en début et fin d'année), *P. minimum* n'a pas été signalé par KIM (1981) alors que ce dinoflagellé est habituellement présent dans les années où la salinité minimale est de 5-10 P.S.U. (BEKER, 1986).

Des résultats obtenus en culture avec deux souches étudiées simultanément, *P. minimum* et *P. mariae-lebouriae* (TRICK *et al.*, 1984), confirment ces possibilités adaptatives, mais montrent également des différences notables entre les deux clones (Fig. 66). Ainsi, *P. minimum* présente un taux de croissance maximal pour une large gamme de salinité de 15 à 30 P.S.U., alors que *P. mariae-lebouriae* demande des salinités de 10-15 P.S.U. pour une croissance maximale et qu'une salinité de 27 réduit sa vitesse de croissance de plus de 50 %. Cependant, salinité et température sont deux facteurs qui interagissent sur la croissance de *P. mariae-lebouriae*. Si, à de fortes températures, la croissance semble relativement indépendante de la salinité, une combinaison de faible salinité et de faible température inhibe la croissance (TYLER & SELIGER, 1981). C'est ce qui, d'après ces auteurs, expliquerait l'absence de *Prorocentrum* dans la partie nord de la baie de Chesapeake en hiver.

Les besoins en fer de *P. minimum* semblent contradictoires au vu des quelques études réalisées. LASSUS & LE DÉAN (1989) observent une croissance maximale avec 100 µg/l et une préférence pour le Fe (III), qu'il soit chélaté ou non par rapport au Fe (II), tandis que la croissance est nulle avec moins de 5 µg/l. D'autre part, TRICK *et al.* (1983b) doivent opérer six transferts successifs dans un milieu exempt de fer pour en réduire le stock intracellulaire. De même, DOUCETTE *et al.* (1989) indiquent que trois à six transferts similaires sont nécessaires pour obtenir une limitation en fer de *P. minimum*. Ces deux derniers résultats laissent supposer soit la possibilité d'un stockage important du fer intracellulaire, soit une capacité de développement avec une faible concentration en fer dans le milieu. Rappelons que *P. minimum* peut produire en condition déficiente en Fe un métabolite chélatant celui-ci pour en faciliter l'absorption. De nouvelles études sont donc nécessaires pour clarifier les besoins en fer.

Facteurs biologiques

Les algues excrètent des quantités variables de matières organiques dans le milieu environnant (1 à 30% du C fixé photosynthétiquement) sous forme de petites molécules (sucres, acides aminés) mais aussi des substances plus complexes comme des enzymes, des polypeptides, etc., substances qui peuvent avoir un rôle inhibiteur ou stimulant et qui concourent à ce que l'on appelle le pré-conditionnement des eaux (BARBER, 1973). IWASAKI (1979a) a montré *in vitro* que des substances relarguées dans le milieu par *Skeletonema costatum* favorisent la croissance de *P. minimum* (343 % du contrôle) alors que celles excrétées par *P. micans* inhibent son développement (40 % du contrôle). Certes, des blooms de diatomées telles que *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus daniellus* ou *Chaetoceros* sp. précèdent souvent le développement de *P. minimum* et des situations d'exclusion mutuelle entre *P. micans* et *P. minimum* sont parfois observées (BEKER, 1986). On ne peut cependant parler d'allélopathie ni de préconditionnement sans de plus amples expérimentations et analyses des communautés phytoplanctoniques précédant et accompagnant les eaux colorées.

L'importance des phénomènes d'eaux colorées sur la production secondaire (et réciproquement) est très mal connue. Certains auteurs (CAHOON, 1981 ; PAFFENHÖFER, 1976) ont nourri avec succès en laboratoire des copépodes avec des dinoflagellés. D'autres, par contre, ont montré une faible activité de broutage chez les copépodes en présence de dinoflagellés non toxiques ; tel est le cas, notamment, d'*Acartia tonsa* en présence d'un bloom mixte de *Gymnodinium* sp. et de *Prorocentrum minimum* (SELLNER & OLSON, 1985). De même, SHUMWAY *et al.* (1985) et CUCCI *et al.* (1985) ont montré que certains bivalves, notamment *Ostrea edulis*, *Placopecten magellanicus* et *Mytilus edulis*, rejettent les *Prorocentrum* intacts et non digérés dans leurs fèces. De plus, l'huître *Ostrea edulis* est capable d'accumuler préférentiellement *Prorocentrum minimum* au niveau des cténidies à partir de suspensions mixtes de cellules de taille voisine. De telles expérimentations sont rares et demandent à être répétées afin de déterminer l'importance de ces processus (broutage réduit ou filtration sélective, sédimentation accrue par l'intermédiaire des fèces) sur le déroulement de l'efflorescence, mais aussi sur l'écosystème côtier, en particulier dans les zones à mariculture.

Répartition verticale

La répartition verticale des dinoflagellés dépend, du fait de leur capacité de déplacement, de facteurs environnementaux tels que l'intensité lumineuse, le gradient de densité ou de la disponibilité en nutriment dans les eaux de surface. *Prorocentrum mariae-lebouriae* présente un phototactisme positif avec une vitesse maximale de 0,3 m/h (TYLER & SELIGER, 1981). Il s'agit d'une vitesse de déplacement relativement faible par rapport à d'autres dinoflagellés, en particulier *Heterocapsa tri-*

quetra (ANDERSON & STOLZENBACH, 1985) qui présente une vitesse de migration comprise entre 0,6 et 1 m/h et surtout *P. micans* qui semble être le plus rapide des migrateurs unicellulaires avec une vitesse pouvant atteindre 2,2 m/h (STAKER & BRUNO, 1980).

La plus forte accumulation en surface de *P. minimum* s'observe généralement vers midi (TYLER & SELIGER, 1981 ; JOCHEM, 1989). Cependant, SOUZA-LIMA (1989) n'a pas observé d'accumulation préférentielle de cette espèce dans la couche extrême de surface (phytoneuston), à l'inverse de *P. micans*. Le schéma plus classique (SOURNIA, 1974) de déplacement vers les eaux de surface pendant la matinée et vers le fond à la tombée du jour a été observé dans la baie de Kiel (JOCHEM, 1989 ; KIMOR *et al.*, 1985) et dans la partie nord de la baie de Chesapeake en été (TYLER & SELIGER, 1981).

PAASCHE *et al.* (1984) ont montré expérimentalement que *P. minimum* possède la même vitesse d'assimilation des nitrates en lumière qu'à l'obscurité et ceci même lorsque les cellules sont déficientes en azote ; pour ces auteurs, si le rôle écologique de l'azote a souvent été évoqué en relation avec les migrations verticales diurnes, il n'est pas prudent de considérer l'azote comme le facteur-clé de l'écologie des dinoflagellés.

Enfin, le comportement migratoire de *P. mariae-lebouriae* est fortement altéré par des variations rapides de salinité. Ainsi, une variation de 1,5 provoque une diminution de la vitesse, une variation de 5 induit un comportement migratoire circulaire, et une variation de salinité de 5 ou plus immobilise totalement les cellules (TYLER & SELIGER, 1981). C'est ce comportement migratoire, couplé à des mouvements descendants de convergence, qui expliquerait l'accumulation importante (souvent d'un facteur > 10) et persistante de *P. mariae-lebouriae* sous la pycnocline tout au long de son transfert dans la baie de Chesapeake.

Nuisances et toxicité

Peu de références font état d'une toxicité de *P. minimum*. Cette caractéristique est attribuée, lorsqu'elle se manifeste, à la seule variété *mariae-lebouriae*. Au Japon (lac Hamana) en 1942, 324 personnes ont été gravement intoxiquées après avoir mangé huîtres et palourdes et, parmi elles, 114 sont décédées ; les symptômes, très différents des cas de DSP, NSP ou PSP, comprenaient : nausées, vomissements, anorexie et douleurs gastriques, avec des atteintes apparentes au niveau du foie (accroissement de l'organe et jaunisses). Les malades devenaient très excitables et pouvaient sombrer dans le coma, pendant lequel la mort survenait dans les 24-48 heures suivant l'apparition des premiers symptômes (SHIMIZU, 1978 ; OKAICHI & IMATONI, 1979). Par la suite, une substance toxique appelée vénérupine a été extraite du bivalve *Venerupis semidecussatus*, vecteur de l'intoxication (AKIBA & HATTORI, 1949). Cette substance, extractible au méthanol ou à l'éthanol, est adsorbée sur l'argile acide ou le charbon actif ; elle est stable à pH 5,8 et dégradée par acidification. La nature de la toxine demeure ambiguë mais les auteurs pensent qu'il pourrait s'agir d'une amine insaturée. Cette toxine provoque les mêmes effets chez la souris pour laquelle la dose létale LD50 obtenue avec une substance probablement impure est de 12 µg /g en injection intrapéritonéale ; ces injections chez la souris produisent des effets sur le foie (nécroses, hémorragies et dégénérescence graisseuse), le rein et le cœur (NAKAZIMA, 1965b-c). NAKAZIMA (1965a-c, 1968) a trouvé une relation entre la toxicité des mollusques et la quantité de *P. minimum* présente dans l'eau de mer. OKAICHI & IMATOMI (1979) ont extrait et purifié d'une culture axénique de *P. minimum* var. *mariae-lebouriae* deux substances toxiques (test souris) ; l'une de ces substances réagit positivement au réactif Dragendorff, l'autre non. Notons que les mentions récentes de proliférations de *P. minimum* au Japon (KONDO *et al.*, 1990a-b) ne font pas état d'intoxications.

Une intoxication attribuée à *P. minimum* s'est produite en Norvège, en 1979 (TANGEN, 1983) ; les symptômes, comprenant troubles gastro-intestinaux et nausées sont apparus chez la plupart des personnes atteintes, comme dans le cas de la VSP, entre 36 et 48 heures après la consommation de moules (SHIMIZU, 1978). En revanche, KAT (1979) ayant isolé des souches de *P. minimum* et *P. micans* en 1976, espèces présentes au moment d'une intoxication par consommation de moules, n'en a trouvé aucune de toxique. En fait, selon KAT (1983, 1985, 1989), les intoxications de type DSP survenues en Hollande par la consommation de moules en (1976, 1979 et 1981) seraient dues à *Dinophysis acuminata* dont des développements importants se sont produits peu avant, simultanément à des blooms de *Prorocentrum triestinum* (1976), *P. minimum* (1979) et *P. micans* (1981) dont la densité cellulaire surpassait de beaucoup celle de *D. acuminata*. Pour ces raisons,

KAT (1985) ne considère pas les blooms de *P. minimum* comme une menace pour la consommation de coquillages sur les côtes hollandaises. Dans la lagune d'Obidos, au Portugal (SILVA, 1985), des eaux rouges à *P. minimum* ont rendu toxiques deux espèces de bivalves, provoquant des intoxications. A la suite de cette alerte, des tests de toxicité effectués à partir d'extraits des cellules des eaux rouges et des bivalves se sont révélés positifs. Mais l'on peut penser que, de la même manière qu'en Hollande, le nombre considérable de cellules de *P. minimum* masque la présence d'autres espèces toxiques mais beaucoup moins nombreuses ; cependant, d'après LASSUS (1988), une culture toxique de *P. minimum* existe au Portugal (laboratoire de Mme E. S. Silva). En France, aucune intoxication n'a été signalée ou soupçonnée à la suite d'un bloom de *P. minimum*.

Enfin, RABBANI *et al.* (1989) ont rapporté, pour la première fois, une mortalité de poissons en présence d'un bloom de *P. minimum* et l'ont attribuée à un principe toxique produit par cet organisme, mais aucune étude n'a été entreprise pour le vérifier. En revanche, cette mortalité, qui a surtout affecté une espèce de congre, a été constatée seulement dans les deux jours suivant une forte baisse de l'oxygène dissous.

Problèmes et priorités

Si l'identification de *P. minimum* peut être considérée comme résolue, il faut souligner que la petite taille de cette espèce ne facilite pas son identification par rapport à d'autres espèces voisines et que des confusions demeurent encore possibles. Pour ce qui est de la biologie de cette espèce, la reproduction sexuée et les formes d'enkystement, si elles existent, sont totalement inconnues. Les travaux portant sur la production de métabolites secondaires excrétés montrent des variations importantes pour des clones d'origines géographiques différentes. Les besoins en éléments nutritifs restent insuffisamment connus. Les paramètres d'absorption des éléments essentiels N et P, c'est-à-dire K_s (constante de demi-saturation) et V_{max} (vitesse maximale d'absorption) n'ont jamais été déterminés. L'importance du rapport N:P comme facteur pouvant influencer les activités métaboliques et les possibilités de développement (rapport optimal ou rapport critique) et, par là, les mécanismes d'exclusion compétitive ou de coexistence de diverses espèces phytoplanctoniques n'ont jamais été étudiés ; en dehors de quelques indications sur les besoins en fer ou les effets inhibiteurs ou stimulants de quelques ions ou composés organiques, peu de choses sont connues sur les besoins particuliers en oligo-éléments ou en facteurs de croissance (vitamines). Les possibilités de photohétérotrophie ne sont pas connues : seule une expérience montre l'utilisation de substances humiques comme source d'azote, mais ce résultat a un caractère anecdotique car les cellules disposent dans les milieux naturels d'autres sources d'azote plus facilement disponibles que dans de tels composés.

Sont aussi à mieux connaître la nature et le rôle des substances excrétées, les relations avec les autres compartiments biologiques (bactéries, prédateurs). Une étude chronologique de bloom n'a été abordée que dans le site particulier de la baie de Chesapeake et elle se limite à la phase préliminaire : quelles sont les conditions initiales ? Est-il possible de déterminer, pour chaque site où les blooms reviennent avec une certaine fréquence, un ensemble de conditions minimales particulières à leur formation ? Que se passe-t-il lorsque le bloom est à son maximum de développement et quels sont les facteurs provoquant la sénescence du bloom ?

Les réponses à ces questions demandent la réalisation d'un programme d'études combinant (a) les expérimentations en laboratoire pour l'évaluation des facteurs essentiels contrôlant le développement des cellules (lumière, température, salinité, sels nutritifs), (b) des expérimentations *in situ* dans des mésocosmes pour intégrer les multiples facteurs physico-chimiques, biologiques (broutage) et biochimiques du milieu non maîtrisables en laboratoire, (c) un suivi écologique d'un site où les blooms reviennent avec une fréquence élevée.

P. minimum est considérée par de nombreux auteurs comme une espèce potentiellement toxique lorsqu'elle constitue des blooms. Mais seule une souche, au Japon, a réellement montré —mais de manière dramatique— son caractère toxique. La question demeure de savoir si cette toxicité dépend des clones ou de leurs conditions de développement. Les blooms de *P. minimum* pourraient aussi offrir des conditions favorables pour le développement d'autres organismes toxiques, bactéries ou micro-algues, qui ne seraient pas détectés lors des analyses (en raison de leur petite taille, de leur faibles effectifs ou encore de leur dégradation lors de la fixation des prélèvements).

GYRODINIUM SPIRALE (DINOPHYCÉES)

En mars 1985, des mortalités de moules et d'huîtres plates sont constatées dans l'étang de Thau consécutivement à la présence dans l'eau d'un dinoflagellé identifié comme *Gyrodinium spirale*. A partir de ces observations, les services de contrôle conchylicole de l'IFREMER ont, dès 1986, introduit *G. spirale* parmi les espèces potentiellement toxiques pour la faune marine, au même titre que *G. aureolum*. La France semble être le seul pays à avoir inclus *G. spirale* dans un réseau de surveillance phytoplanctonique, c'est pourquoi une synthèse des connaissances —même si celles-ci demeurent partielles— sur cette espèce est indispensable. Dans la mesure où l'organisme connu comme "*Gyrodinium aureolum*" est bien un *Gymnodinium* (Chap. 2), et dans la mesure où les genres *Gymnodinium* et *Gyrodinium* sont bien distincts, *G. spirale* apparaît, pour l'instant, comme le seul *Gyrodinium* ayant des effets toxiques ; autre particularité de cet organisme, il n'est pas photosynthétique, comme on va le voir.

Morphologie, identification et biologie

Gyrodinium spirale (Bergh) Kofoid & Swezy est un dinoflagellé de grande taille (40 à 200 µm), espèce-type du genre *Gyrodinium* (Fig. 67). DODGE (1982), reprenant les observations de KOFOID & SWEZY (1921) et de HULBURT (1957), en donne la description suivante : "Cellule élancée, fusiforme, plus large à la base et s'amenuisant à la partie supérieure. Longueur : 2,5 fois le diamètre transversal. Corps convexe dorsalement et sub-concave ventralement, donnant une apparence d'asymétrie. L'épicône est convexe sur le côté gauche et dorsal mais concave sur le côté droit et ventral. L'apex est souvent émoussé mais peut être pointu. L'hypocône est droit antérieurement, convexe postérieurement et profondément entaillé du côté gauche de l'antapex par le sulcus avec le côté droit formant un lobe arrondi qui se projette au-delà de l'extrémité postérieure du côté gauche. La ceinture (cingulum) part un peu en avant de la partie médiane de l'organisme pour descendre en spirale gauche avec un déplacement de 1,2 diamètres transversaux, finissant à environ 1/4 de la longueur totale près de l'antapex ; la ceinture est profondément incisée et d'une largeur approximative de 4-6 µm. Le pore du flagelle transversal est situé à la jonction antérieure de la ceinture et du sulcus, et le pore du flagelle longitudinal à environ une largeur de ceinture en dessous. Le sulcus s'étend de l'apex à l'antapex, commençant étroit et finissant en s'élargissant vers l'antapex. Le noyau est ellipsoïde à sphérique, situé dans la zone intercingulaire ou antérieure. On peut trouver des pusules à chaque pore. Il n'y a pas de chromatophores, le plasma est incolore ou vert à jaune pâle. Enfin, la surface est striée longitudinalement".

On voit que le "déplacement" du cingulum dépasse très nettement la valeur-limite de 1/5 de la hauteur totale, valeur assignée à la distinction entre les deux genres *Gymnodinium* et *Gyrodinium*. Dans la mesure où cette coupure est justifiée, *G. spirale* est donc un "vrai" *Gyrodinium* ; on peut néanmoins le trouver dans la littérature ancienne sous le nom de *Gymnodinium spirale* Bergh puisque son transfert dans un nouveau genre *Gyrodinium* n'a été réalisé qu'en 1921 (KOFOID & SWEZY, 1921).

La description que donne SILVA (1968), d'après des observations de cellules prélevées dans le canal de communication entre la lagune d'Obidos (Portugal) et la mer, se réfère à une espèce de taille plus réduite que celle décrite par KOFOID & SWEZY (1921) ou par d'autres auteurs (Fig. 67). Des formes aberrantes de *G. spirale* ont été décrites par BURSA (1962), en particulier des individus montrant une réticulation polygonale de l'ectoplasme à la suite d'une vacuolisation extrême de l'endoplasme. Cet état pathologique serait possible chez des cellules en phase de sénescence ou dont la division serait bloquée. De même, des cellules ovales à sphériques de *G. spirale* peuvent être rencontrées dans le milieu naturel ou en culture à la suite de chocs osmotiques résultant, le plus souvent, de variations brutales de salinité. Ces stades sont de courte durée et la morphologie typique est restaurée à la division suivante.

Une description en microscopie électronique à balayage de la région antérieure révèle un sillon apical circulaire et réduit à la base de l'apex (TAKAYAMA, 1985).

L'examen de routine en microscopie photonique ne permet pas d'accéder à ces détails. De plus, les échantillons examinés sont, dans la majorité des cas, fixés au formaldéhyde ou au lugol acétique, ce qui modifie sensiblement la morphologie de ce type de dinoflagellés. Les échantillons

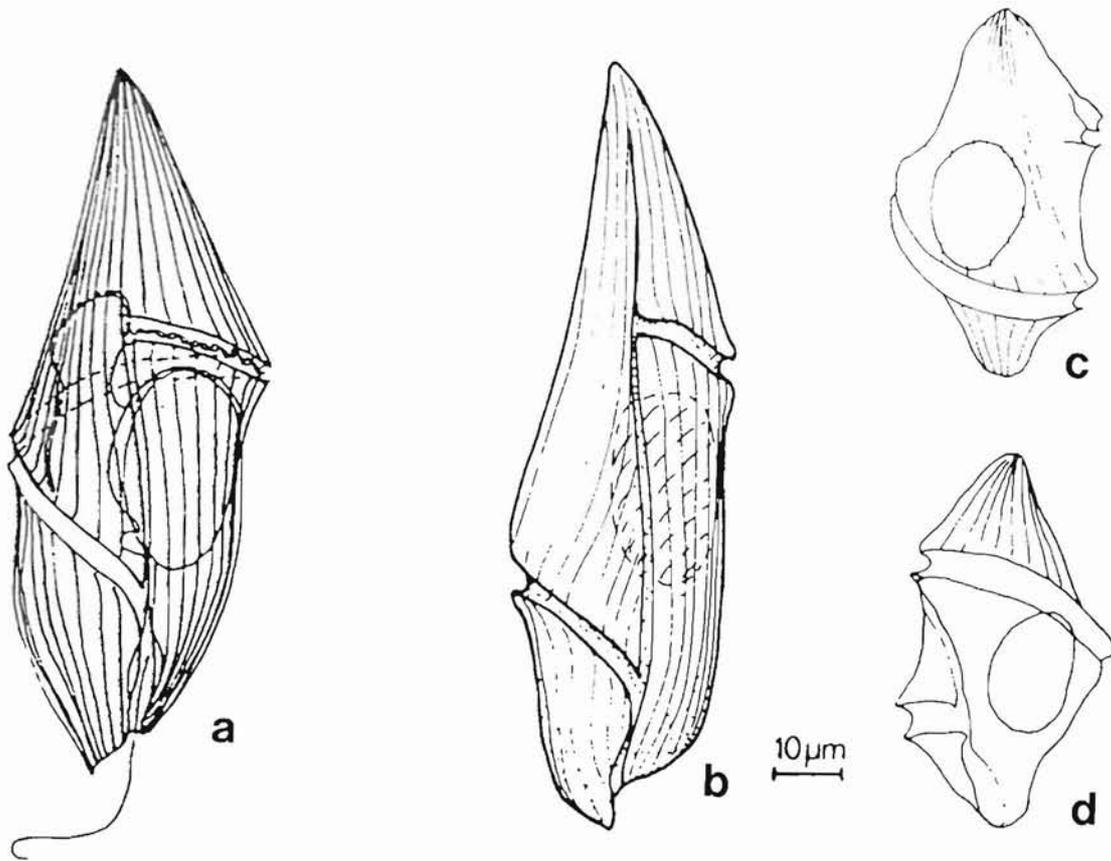


Figure 67 — *Gyrodinium spirale*. a-b : d'après HULBURT (1957) ; c-d : d'après SILVA (1968).

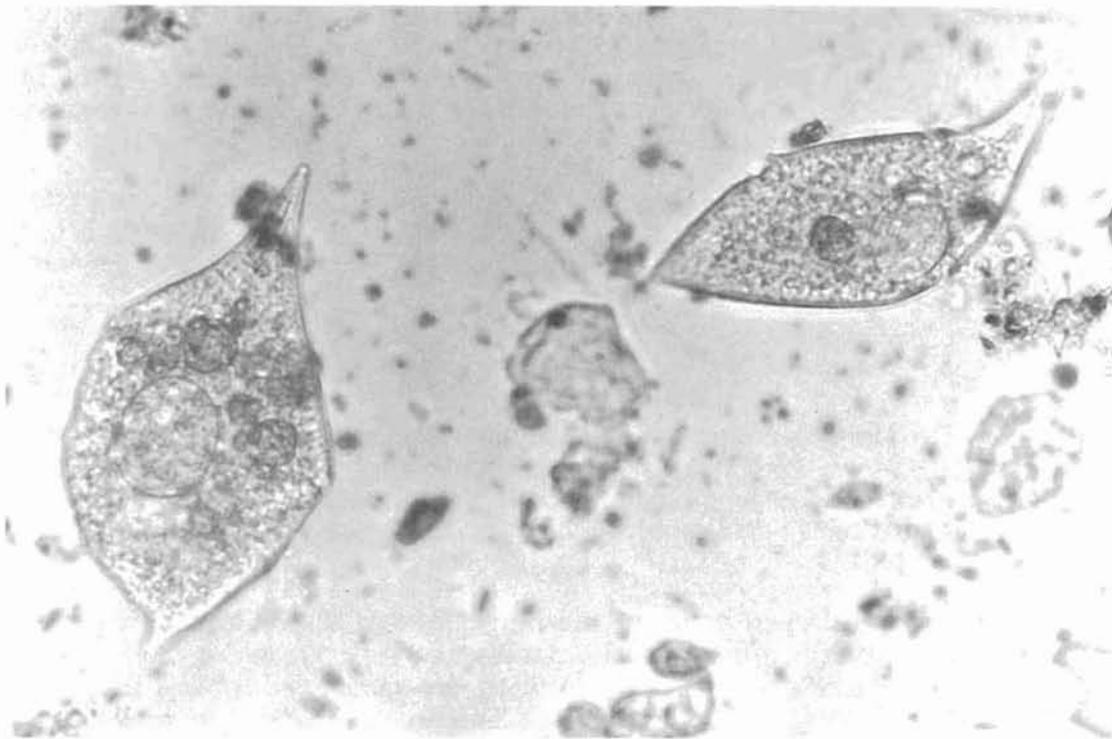


Figure 68 — Microphotographies de *G. spirale* (x 400) d'après un échantillon fixé au formol et prélevé à Thau en février 1985.

prélevés à Thau en 1985 (Fig. 68) ont été déterminés comme du *Gyrodinium spirale* bien que l'apex ne soit pas émoussé. Les cellules fixées au lugol (baie de Vilaine, observations personnelles) sont souvent prises dans une gangue muqueuse. Les observations réalisées à partir des échantillons de l'étang de Thau (TOURNIER & GUILLOU, 1985) font donc référence pour toutes les identifications réalisées par le réseau (Fig. 69). Il est important de recommander que, dans la mesure du possible, soient effectuées des contre-déterminations sur du matériel vivant, et que soient recherchés les critères d'identification fournis par DODGE (1982).

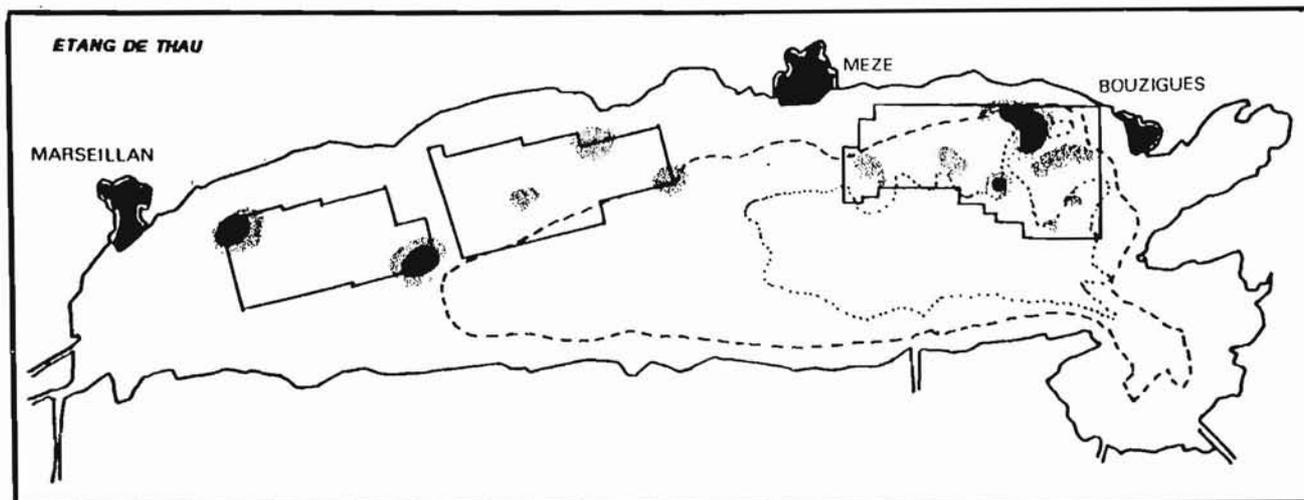


Figure 69 — Emplacements des parcs à huîtres dans l'étang de Thau et distribution des mortalités en février 1985.

En noir : mortalités importantes ; en grisé : mortalités plus faibles. In TOURNIER & GUILLOU (1985)

G. spirale n'est pas chlorophyllien. Il semble s'agir d'une espèce essentiellement phagotrophe, dans laquelle on a pu observer des particules alimentaires (GAINES & ELBRÄCHTER, 1987). Cette observation est confirmée par KIMOR (1981) en ce qui concerne l'ingestion directe d'un autre dinoflagellé: *G. dorsum*, par *G. spirale* ; les inclusions alimentaires sont expulsées par l'hypocône lorsque les cellules vivantes sont placées sous microscope. De plus, des essais de mise en culture de *G. spirale* soit seul, soit avec *G. dorsum*, ont échoué, (KIMOR, 1981). D'après son mode de vie hétérotrophe, *G. spirale* ne serait pas une algue ; ce problème de classification est, comme on le sait, courant chez les dinoflagellés et ceux-ci sont, globalement, traités soit comme des protozoaires, soit comme des algues (SOURNIA, 1986).

On ne trouve pas mention de kystes dans la littérature mais deux sortes de kystes ont été observés chez d'autres espèces du genre *Gyrodinium* (SILVA, 1959 ; DODGE, 1982). L'un est finement encapsulé sans modification morphologique de la cellule, l'autre est un kyste sphérique contenant une cellule ronde sans flagelle.

Ecologie

DODGE (1982) donne une distribution mondiale très large à ce dinoflagellé, incluant la Méditerranée, l'Atlantique, le Pacifique, la Manche (île de Man, Plymouth, baie de Morecambe). D'autres auteurs le décrivent dans le golfe du Mexique, dans le canal de Mozambique, dans la baie d'Helgoland, en Baltique, sur les côtes norvégiennes, en mer Adriatique, sur les côtes de Californie et celles d'Australie.

Dans la mesure où très peu de données écologiques sont disponibles sur *G. spirale*, nous prendrons comme exemple la situation française. La dispersion géographique de *G. spirale* est très large, comme on peut l'observer d'après la répartition des maximums annuels le long des côtes françaises entre 1987 et 1989 (Fig. 71). En effet, les littoraux méditerranéens, corses et atlantiques montrent une présence générale de cette micro-algue chaque année, avec cependant une accumulation géographique marquée en Bretagne. La présence de *G. spirale* dans l'étang de Thau n'est peut-être que récente, car une thèse réalisée en 1980-81 et spécifiquement consacrée aux Dinoflagellés de la région (BORCKACKLI, 1981) ne mentionnait pas cet organisme.

Les observations réalisées par KAT (1989) font état d'un bloom printanier de ce dinoflagellé sur les côtes des Pays-Bas (Fig. 70) avec une extension progressive vers la période estivale après 1976. Un bloom exceptionnel est noté en 1983 avec 530 000 cellules /l. Cependant, aucun effet nocif n'est mentionné.

Aucune donnée n'est disponible concernant le rôle des facteurs hydrologiques sur le déterminisme des blooms de cette espèce, que ce soit à partir d'observations *in situ* ou d'essais de culture monospécifique ; les facteurs trophiques (proies ou particules requises par cet hétérotrophe) sont, notamment, inconnus.

Nuisances et toxicité

MAC LEAN (1979) cite un cas historique de bloom à *G. spirale* sur les côtes australiennes, de mars à mai 1891, près du port de Sydney. Cette efflorescence avait lieu en même temps qu'un bloom à *Glenodinium rubrum* et des mortalités importantes de poissons et invertébrés marins étaient constatées. (Notons que ce "*Glenodinium rubrum*" est un Dinoflagellé énigmatique, d'identification incertaine et jamais signalé par la suite).

En dehors de ce cas isolé et ancien, on ne peut se référer qu'aux mortalités de moules et d'huîtres plates signalées en France (étang de Thau, 1985) et associées à un développement inhabituel, mais non "efflorescent", de *G. spirale* (TOURNIER & GUILLOU, 1985), sans corrélations nettes entre les pourcentages de mortalité de moules sur parcs et l'abondance du dinoflagellé. Ni le froid exceptionnel de la période considérée (février-mars), ni les taux (normaux) d'oxygène dissous ne sont suffisants pour expliquer les mortalités chez les individus examinés. Cette mortalité portait aussi bien sur les coquillages que sur leurs épibiontes et fut plus sévère, semble-t-il, dans la partie est de l'étang (Fig. 69). La température de l'eau variant de 6,7 à 7,5 °C et la salinité de 35,58 à 35,70. Les concentrations de *G. spirale* atteignaient 2 000 à 9 000 cellules /l le 25 février et 22 000 à 60 000 cell./l le 28 ; ces valeurs tombent à 25 000 cell./l le 5 mars. Dans les tables à huîtres, la mortalité observée (0-44 %) est hétérogène, du type "mosaïque", rendant difficile la localisation précise d'une source de propagation. Le total des pertes avait été estimé à 600 tonnes de moules et 10 tonnes d'huîtres plates.

D'autres manifestations de *G. spirale* ont été détectées sur les côtes françaises en 1985, en particulier en Bretagne-nord et sud, mais sans toxicité directe. Un relevé des concentrations enregistrées de 1987 à 1989 en divers points des côtes françaises (Fig. 71) montre que les fortes concentrations hivernales rencontrées dans l'étang de Thau en 1985 ne se sont pas renouvelées par la suite. Un seul autre épisode toxique (mortalités de coquillages) est noté en 1987 à Lannion-Locquirec pour des concentrations dépassant 10 000 cell./l. Cette observation confirmerait la nécessité d'obtenir au moins 10 000 cell./l dans l'eau pour associer des effets toxiques puisqu'en 1986 et 1988 ce seuil n'était pas atteint. Cependant cette hypothèse semble contredite par les résultats de 1989, ce seuil ayant été dépassé à trois reprises sans que des mortalités soient observées au niveau conchylicole.

A partir de l'épisode toxique observé en 1985 dans l'étang de Thau, le réseau national de surveillance phytoplanctonique de l'IFREMER a pris en compte *G. spirale* dans la recherche d'espèces planctoniques nocives (BERTHOMÉ & BELIN, 1988).

Problèmes et priorités

Gyrodinium spirale est un dinoflagellé de grande taille, non chlorophyllien, phagotrophe et néritique sinon côtier. Sa position taxonomique n'est pas claire aujourd'hui (ELBRÄCHTER, 1979), dans la mesure où seules des observations détaillées d'exemplaires vivants, incluant les variations morphologiques avant et après fixation, permettraient une diagnose irréfutable. A l'instar d'autres espèces de dinoflagellés, *G. spirale* n'a fait l'objet d'études — à l'exclusion des listes floristiques établies lors de campagnes de prospection — que pour certains caractères originaux tels que la production de formes aberrantes et l'aptitude à phagocyter d'autres flagellés. L'association récente de *G. spirale* à des mortalités de bivalves en France ne constitue pas en soi une preuve de la toxicité de cette espèce, la seule autre mention (incertaine) d'un effet toxique remontant aussi loin qu'à 1891 sur les côtes australiennes.

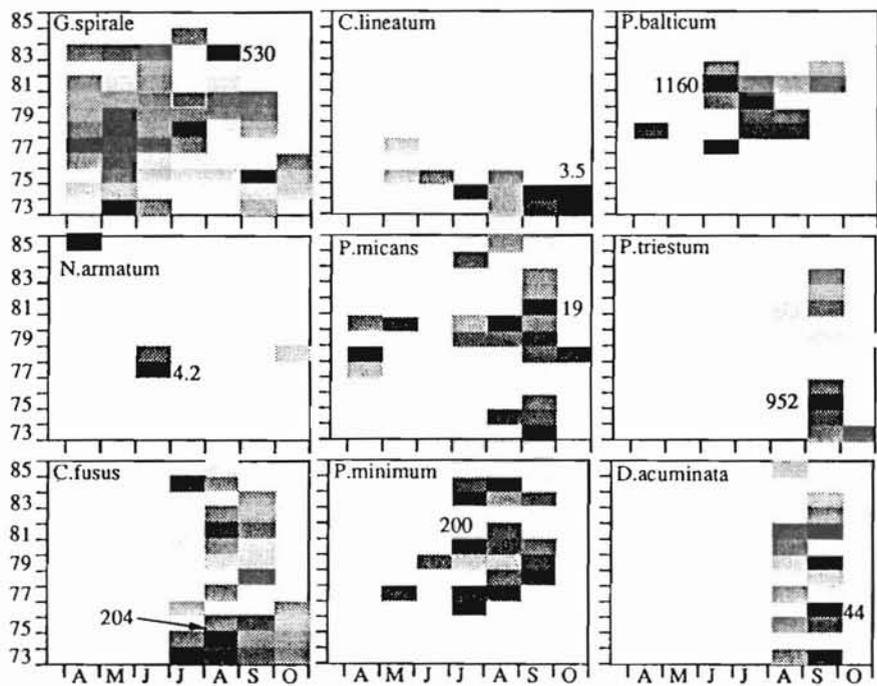


Figure 70 — Abondances mensuelles de *G. spirale* sur la côte nord hollandaise entre 1973 et 1985. L'échelle logarithmique est comprise entre 0,5 cell/ml (carreaux blancs) et 530 cell./ml (carreaux noirs). In KAT (1989).

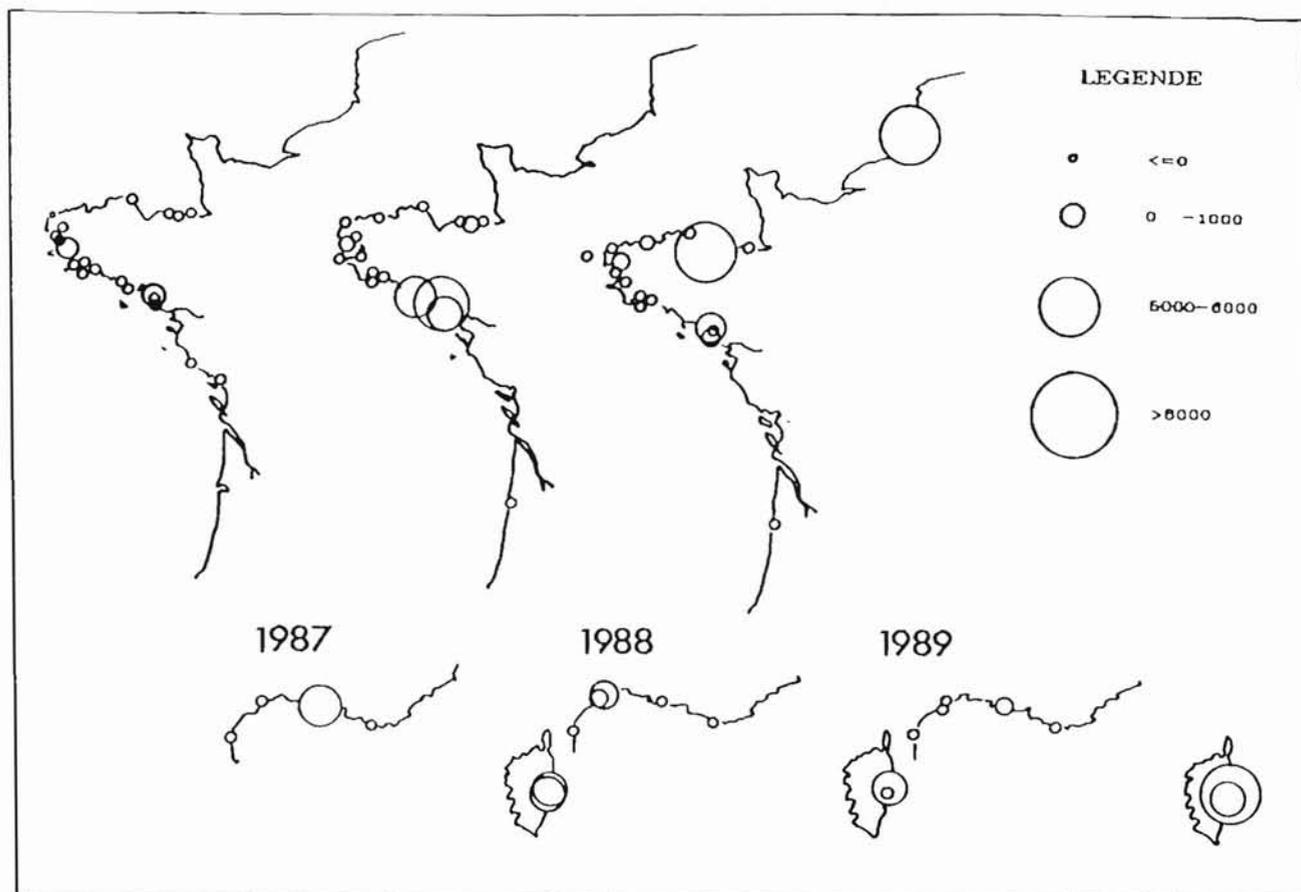


Figure 71 — Concentrations cellulaires maximales de *G. spirale* observées entre 1987 et 1989 en différents points des côtes françaises (d'après données du CSRU-IFREMER).

Parallèlement à la détection systématique de cette espèce en zone littorale grâce à des réseaux de surveillance nationaux, il importe donc d'en savoir davantage sur l'écophysiologie de *G. spirale* et, surtout, sur la réalité d'un quelconque pouvoir toxicogène. Dans la mesure où les effets observés (mortalités d'invertébrés marins, voire de poissons) plaident en faveur d'une toxine ectocrine, des tests hémolitiques ou cytotoxiques normalisés pourraient être effectués pendant des développements importants (plus de 10 000 cell./l). Par ailleurs, l'identification de *G. spirale* à partir d'échantillons fixés repose sur un nombre réduit de critères tels que la taille et la torsion cingulaire. Comme plusieurs auteurs le recommandent, des examens complémentaires de plancton vivant paraissent indispensables pour valider ces identifications.

LE GENRE *DICTYOCHA* (DICTYOPHYCÉES) OU SILICOFLAGELLÉS

D'une importance et d'un intérêt paléontologiques certains, les Dictyophycées ou Silicoflagellés semblent ne plus être représentés aujourd'hui que par un genre unique, reporté sous divers synonymes, et un très petit nombre d'espèces. Leur importance quantitative dans le plancton actuel était tenue, jusqu'à ces toutes dernières années, comme négligeable ; il n'en est rien et, de surcroît, ces organismes peuvent causer des hécatombes dans la faune marine.

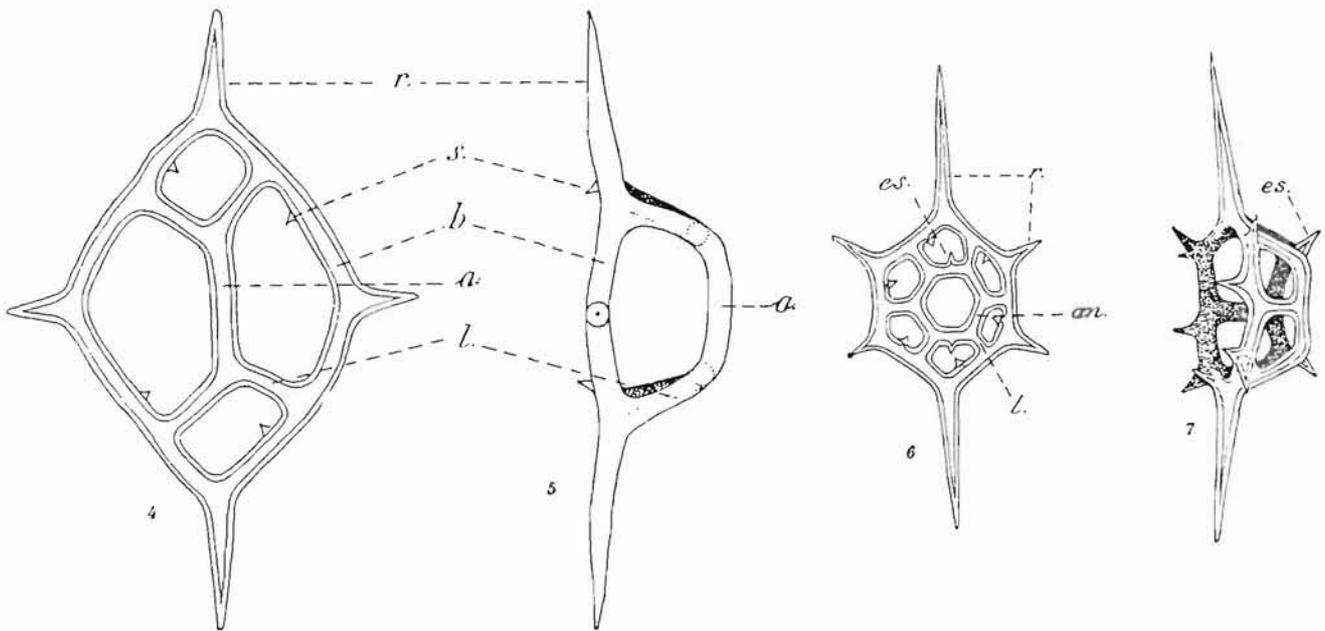


Figure 72 — Nomenclature des éléments du squelette des Silicoflagellés.

(4-5) : *Dictyocha fibula* en vue apicale et latérale. (6-7) : *D. speculum* en vue apicale et latérale. (a : baguette apicale ; b : baguette basale. l : baguette latérale ; r : corne radiale ; s : épine de soutien ; an : anneau apical ; es : épine sursuménaire). In DEFLANDRE (1950).

Morphologie, identification et biologie

Dans leur organisation générale, il s'agit de cellules de petite ou moyenne taille (20-60 μm), non coloniales, pourvues d'un flagelle antérieur et apparemment unique, contenues dans une armature de tubules siliceux (Fig. 72-77). Il existe cependant un second flagelle, très court ou vertigial (MOESTRUP & THOMSEN, 1990). SOURNIA (1986) décrit comme suit le genre *Dictyocha* : "Squelette formé fondamentalement d'un anneau polygonal dit "basal" dont les angles, arrondis, portent le plus souvent des cornes ou épines et supportent souvent une ou plusieurs arcades ou bien un second anneau, plus petit, dit "apical". Sur le vivant, pseudopodes rayonnants, extrêmement fins. Chloroplastes présents, à la périphérie de la cellule".

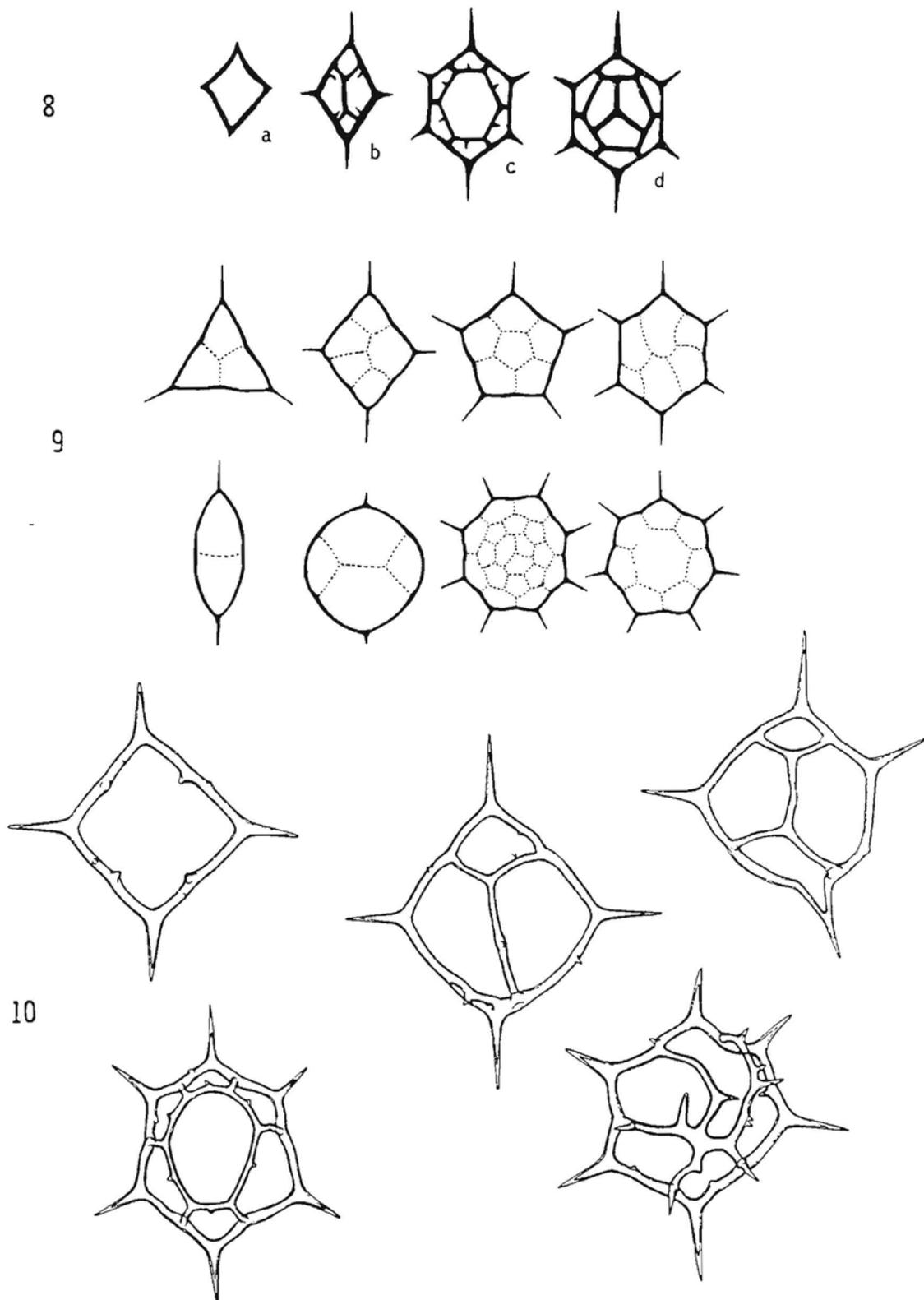


Figure 73 — (8) : Quatre anciens “genres” de Dictyochacées, aujourd’hui tenus généralement pour synonymes du genre unique *Dictyocha*.

(a) “*Mesocena*”, (b) “*Dictyocha*”, (c) “*Distephanus*”, (d) “*Cannopilus*”, selon R. Hovasse (lui-même “inspiré de Lemmermann”). (9) : Différents types de l’anneau basal chez *Dictyocha* selon J. Frenguelli (qui donnait un nom de forme distinct à chaque type). (10) : Variabilité infraspécifique chez une même espèce de *Dictyocha*, d’après J. Frenguelli. In SOURNIA (1986).

GEMEINHARDT (1930) reconnaissait cinq genres, de nombreuses espèces et de plus nombreuses encore variétés et formes ; outre les distinctions morphologiques, les préférences écologiques étaient prises en compte. Deux espèces étaient considérées comme prépondérantes dans le plancton actuel : *Dictyocha fibula*, supposée d'eaux chaudes, et *Distephanus speculum* d'eaux froides. Cette classification —ou hyper-classification, pourrait-on dire— demeure retenue dans son principe par les micropaléontologistes mais a été progressivement abandonnée par les planctologistes. En 1952, DEFLANDRE propose de ne plus retenir le genre *Distephanus* et place les deux taxons précédents dans le genre unique *Dictyocha*. Pour les phytoplanktonologistes actuels, le choix quant au nombre de genres semble s'être réduit à l'alternative : un seul genre (*Dictyocha*) ou bien deux ? De toutes manières, le nom *Distephanus* doit être proscrit puisqu'il est homonyme d'un genre de phanérogames publié antérieurement (voir SOURNIA, 1986).

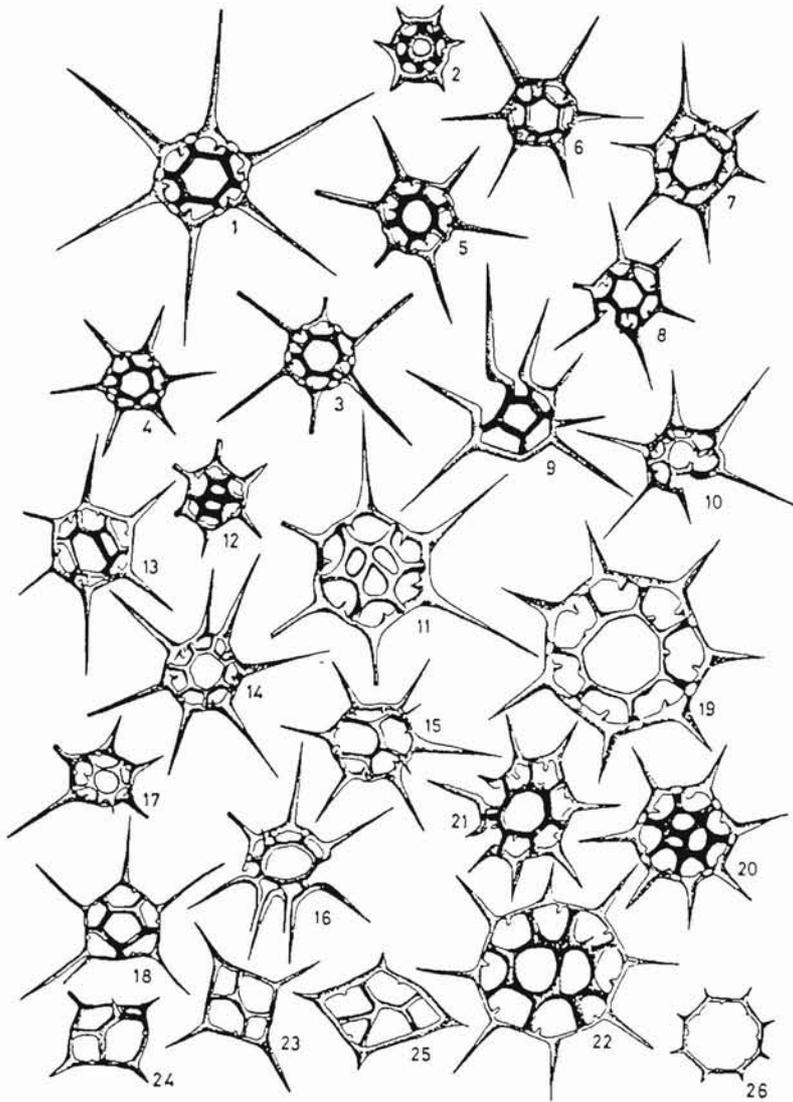


Figure 74 — Variabilité attribuée à “*Distephanus* et formes voisines”.

Chaque organisme a reçu une désignation taxinomique propre, non retenue ici. In VAN DER SPOEL *et al.*, (1973).

La bibliographie sur la taxinomie de *Dictyocha* est foisonnante (voir SOURNIA, 1986 et le catalogue de LOEBLICH *et al.*, 1968). Au niveau spécifique, la classification nécessite une révision complète. La seule espèce *D. fibula* compte plus de vingt formes ou variétés. Au laboratoire, après 21 jours de culture clonale, VAN VALKENBURG & NORRIS (1970) et VAN VALKENBURG (1971a-b) ont obtenu, non seulement plusieurs formes ou variétés de cette espèce, mais encore plusieurs des genres de la classification de Geimeinhardt. Les “indicateurs” morphologiques sont donc peu

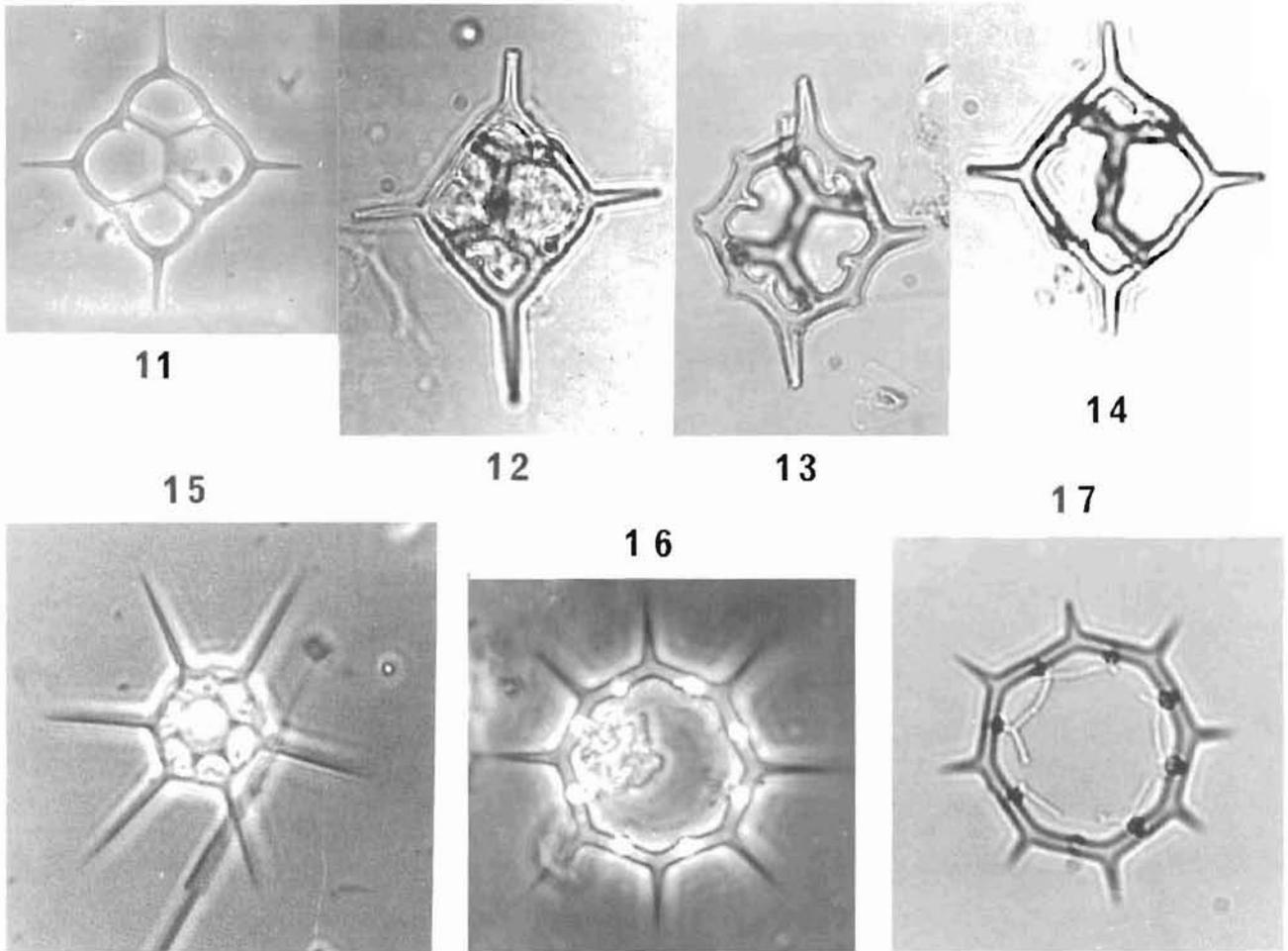


Figure 75 — (11-17) *Dictyochoa* : diverses espèces, ou bien diverses écomorphoses d'une même espèce ? In SOURNIA (1986).

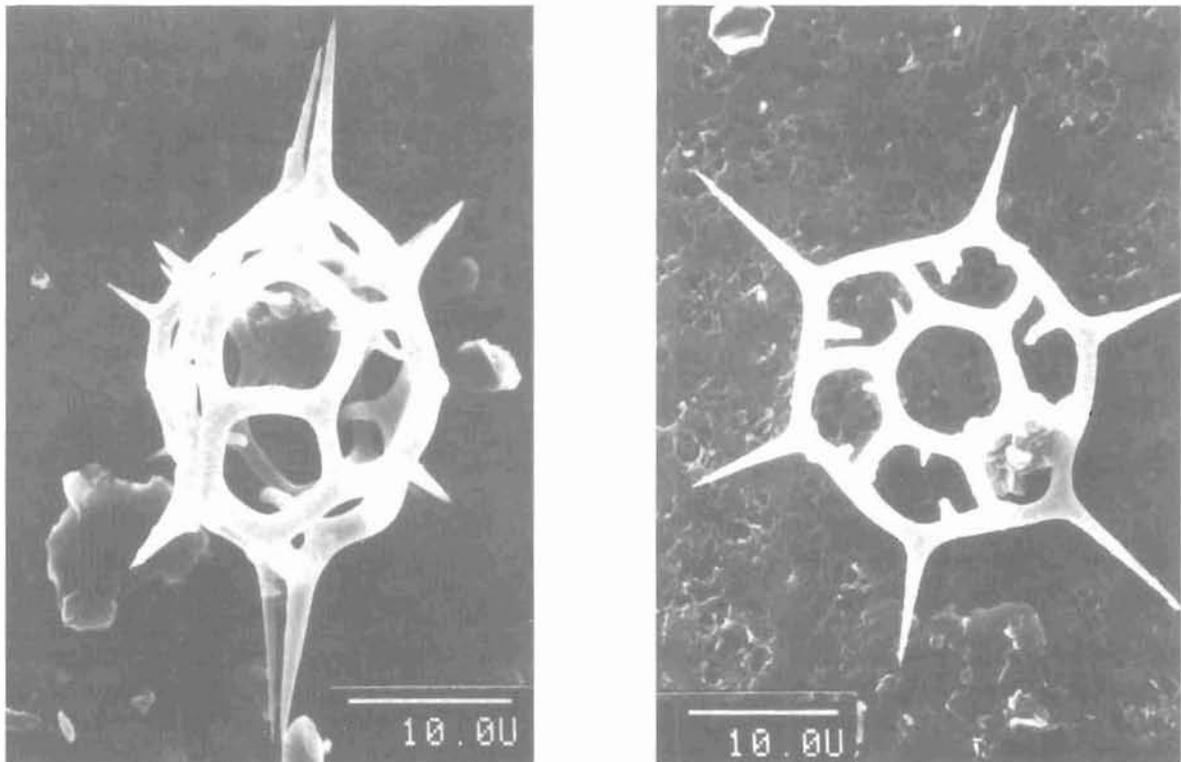


Figure 76 — *Distephanus speculum* (baie de Douarnenez).
A gauche : vue latérale (cellule en division) ; à droite : vue apicale. In LASSUS (1988).

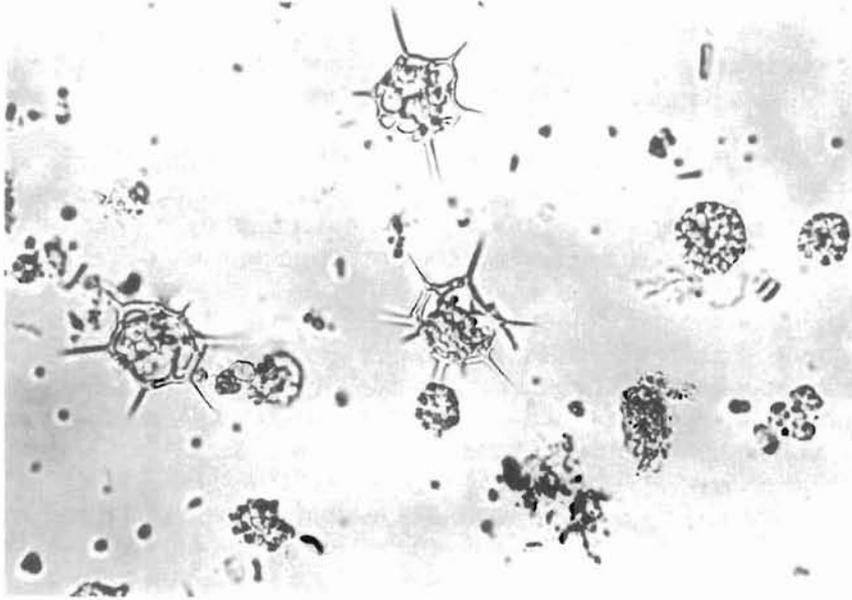


Figure 77 — *Dictyocha speculum*. Cellules sans squelette et avec squelette d'un échantillon formolé à 4 % (x 480). In JOCHEM & BABENERD (1989).

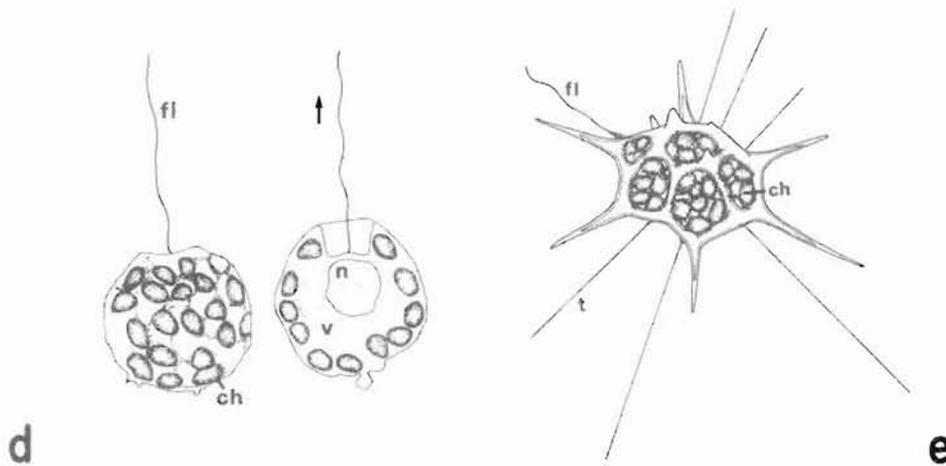
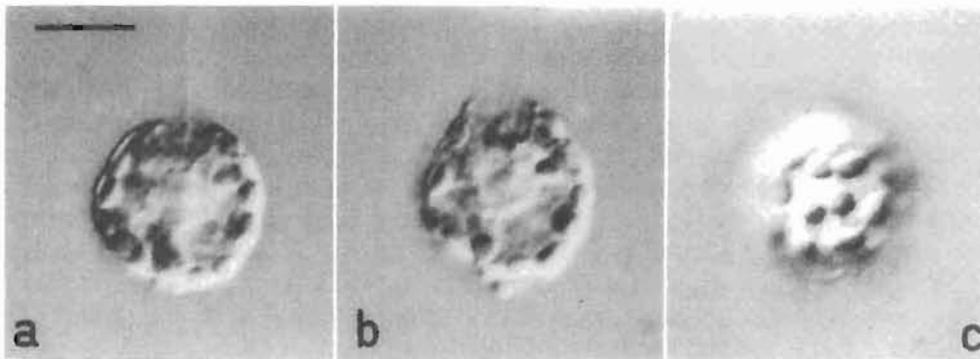


Figure 78 — *Dictyocha speculum*. (a-c) Cellules vivantes sans squelette ; échelle : 10 μ m. (d-e) Schémas montrant la forme sans squelette et avec squelette ;
 ch : chloroplaste, fl : flagelle, n : noyau, t : tentacule, v : vacuole. La flèche indique la direction de déplacement. In LARSEN & MOESTRUP (1989).

fiables. En attendant et au vu de ses résultats, VAN VALKENBURG (1980) juge souhaitable de regrouper *D. speculum* et *D. fibula*. D'autres auteurs, tels JOCHEM & BABENERD (1989) et MOESTRUP & THOMSEN (1990), préfèrent conserver leur autonomie d'espèces à chacun des deux organismes, sur la foi du critère suivant : *Dictyocha fibula* possède un anneau quadrangulaire à quatre épines, *Distephanus speculum* présente un anneau hexagonal à six épines et certains détails cytologiques diffèrent chez les deux taxons. Nous optons ici pour un genre unique avec deux espèces : *Dictyocha fibula* Ehrenberg et *Dictyocha speculum* Ehrenberg.

La forme du squelette reste donc encore la clé de la taxinomie. D'après les observations de BONEY (1973, 1976, 1981), la prise en compte du squelette simple de *D. speculum* peut entraîner des confusions si une forme aberrante est trouvée — ce qui, toutefois, est rare ; d'après cet auteur, il est préférable d'observer le squelette dédoublé qui correspond au stade de pré-division.

La bibliographie donne peu de détails sur la reproduction de *Dictyocha*. Seule la reproduction asexuée est connue, d'après les études menées en culture. Durant ces expérimentations, on voit aussi apparaître des stades flagellés dépourvus de squelette ; cette présence d'organismes flagellés est également signalée dans le milieu naturel, ainsi dans la baie de Kiel en Allemagne (JOCHEM & BABENERD, 1989) où ils sont associés à l'organisme pourvu de squelette, *D. speculum*. D'après les observations de THOMSEN & MOESTRUP (1985) et de MOESTRUP & THOMSEN (1990), le stade nu est une cellule plus ou moins sphérique, d'environ 20 µm de diamètre ; elle possède un flagelle et 25 chloroplastes (Fig. 78). Ces cellules sont très fragiles et sensibles aux variations de températures et aux chocs mécaniques. Il faut signaler par ailleurs que cette forme nue avait déjà été observée par NOTHIG (1984) dans cette même zone en 1983. Enfin, deux autres stades nus viennent d'être décrits par MOESTRUP & THOMSEN (1990), l'un multinucléé et de grande taille (500 µm), l'autre amœboïde.

Biochimie et physiologie

Les caractéristiques biochimiques et physiologiques du genre *Dictyocha* sont très peu connues. Ce phytoflagellé est relativement fragile et peu de cultures sont maintenues en laboratoire. L'essentiel des informations est à rechercher dans les travaux de S. Van Valkenburg et de S. Taguchi. Les premières analyses pigmentaires sur les silicoflagellés ont été effectuées par VAN VALKENBURG (1980). La composition pigmentaire se particularise par la présence de chlorophylle *a* et *c*, de carotène, de diadinoxanthine, fucoxanthine, diatoxanthine et lutéine. Les caractéristiques physiologiques ont été étudiées en laboratoire, plus particulièrement pour *Dictyocha fibula* et *D. "perlaevis"* (ce dernier taxon probablement synonyme de *D. fibula*). Très sensible aux variations de température, *D. fibula* présente son optimum de croissance à 10°C pour une eau à 24 ‰ de salinité. L'espèce (?) "*perlaevis*" a fait, quant à elle, l'objet d'étude d'assimilation carbonée. Dans les résultats de TAGUCHI & LAWS (1985), la biomasse était de 608 pg chl. *a* /l et le taux de carbone assimilé de 1,23 ng C /l /h ; des observations complémentaires (TAGUCHI & LAWS, 1989) ont démontré que ce taux ne serait pas limité par les nitrates, mais plutôt par d'autres nutrilites.

Écologie

Le genre *Dictyocha* est exclusivement marin et, dans la littérature (MARGALEF, 1969 ; TRAVERS & TRAVERS, 1968 ; TRAVERS, 1973 ; BONEY, 1973 ; VOLTOLINA & FOSTER, 1985), l'espèce *D. speculum* est une forme d'eau froide ; elle a même été observée à des profondeurs de 3 800 m dans le golfe d'Alaska (TAKAHASHI, 1987). Sa présence a cependant été signalée dans des eaux très différentes lors d'une campagne effectuée dans l'océan Atlantique entre 30°N et 70°S (VAN DER SPOEL *et al.*, 1973). Les deux autres espèces qui nous intéressent, *D. fibula* et *D. (?) "perlaevis"*, ont, par contre, des préférences plus déterminées. *D. fibula* a été surtout observé dans des eaux froides, comme en mer du Nord (VAN VALKENBURG, 1971), et *D. "perlaevis"* dans des eaux chaudes, comme dans la baie de Kaneohe à Hawaï (TAGUCHI & LAWS, 1989 ; notons que ce travail, en dépit de son titre ("bloom"), ne mentionne que des effectifs cellulaires modestes.

Les effectifs de *Dictyocha* dans le plancton des mers actuelles pouvaient être tenus pour quantitativement négligeables jusqu'à la première mention d'une "red tide" à *D. fibula* dans la baie d'Omura (Japon) en août 1947 (TSUJITA, 1955), conjointement à de bonnes conditions météorolo-

giques, fortes durées d'insolation et faibles précipitations. ; aucune nuisance n'a alors été signalée. Par la suite, aucune prolifération ne semble avoir été signalée dans le monde jusqu'à 1983, année où une population de 600 000 cell./l de *D. speculum* a entraîné une anoxie dans le golfe de Trieste (FANUKO, 1989). A la même époque, en Allemagne, un bloom est observé dans le fjord et la baie de Kiel ; l'espèce *D. speculum* est associée à sa forme nue précédemment décrite. Entre 1983 et 1986, les densités de ces flagellés varient de 2,3 à 7 millions au litre (NOTHIG, 1984 ; NEUER, 1986 ; JOCHEM, 1987). Ces blooms n'ont induit aucune nuisance.

Nuisances et toxicité

Les premières nuisances remonteraient à mai 1983 dans le Kattegat : mortalités d'invertébrés benthiques et de saumons dans des fermes marines (AERTEBJERG & BORUM, 1984). Durant la même période, un petit flagellé, appelé "Flagellé X", provoque en Irlande des mortalités de saumons avec une densité maximale de 1,7 millions au litre, tandis qu'en Ecosse des effets similaires sont observés, en 1979 et 1982, pour 0,4 à 8 millions de cellules au litre (DUNNE & PARKER, 1981 ; AYRES *et al.*, 1982 ; DOYLE *et al.*, 1984 ; GOWEN, 1987). Au vu de ses effets sur la faune, le "Flagellé X" a été identifié à la forme nue de *D. speculum*. Ce rapprochement est à présent démenti par Ø. Moestrup (*comm. pers.*) et une étude détaillée de la forme nue de *D. speculum* est en cours (MOESTRUP & THOMSEN, 1990).

D. speculum sous sa forme sans squelette apparaît donc nuisible (THOMSEN & MOESTRUP, 1985). La littérature ne signale qu'une seule nuisance provoquée par *D. speculum* à squelette siliceux, et celle-ci est survenue en France dans la baie de Douarnenez en 1987 (ERARD-LE DENN & RYCKAERT, 1990). Dans la nuit du 12 au 13 avril, une mortalité soudaine et très importante a été observée dans un élevage de truites de mer, affectant une quinzaine de tonnes de truites (70 % du cheptel). Dans les cages de surface, de nombreux poissons montraient des signes évidents d'asphyxie. Les eaux environnantes présentaient une coloration jaunâtre, apparemment observée depuis la veille par des pêcheurs. Les analyses de l'eau mettaient en évidence la présence de l'espèce *D. speculum* à squelette siliceux, dominante à 70 % pour une densité maximale de 1.3 millions de cellules au litre. L'examen des truites a montré une hypermucosité au niveau des branchies, emprisonnant de nombreux *D. speculum*. Un examen histologique fait apparaître des œdèmes et des fortes hyperplasies branchiales.

Si *Dictyocha*, sous sa forme à squelette siliceux, n'a pas à ce jour de propriété toxique, on peut supposer que l'abondance de *D. speculum* peut provoquer, comme à Douarnenez, une irritation des branchies des poissons. Les frottements du squelette siliceux provoqueraient une importante sécrétion de mucus, d'où une diminution des échanges gazeux entraînant la mort. Cependant, l'effet mécanique de *D. speculum* n'explique peut être pas à lui seul les mortalités ; la diminution d'oxygène, due à la prolifération algale, est certainement à considérer.

Problèmes et priorités

Exclusivement marin, le genre *Dictyocha* sous ses deux présumées espèces est cosmopolite. Sa morphologie est complexe et le nombre et le développement relatif des expansions qui composent le squelette est variable. La taxinomie basée sur cette conception apparaît très délicate, et de fait, controversée. Peut-être devons-nous attendre des éclaircissements des recherches en biologie moléculaire et cellulaire.

Naguère faiblement représenté dans le plancton, *Dictyocha* prolifère depuis peu et des nuisances sont signalées lors des "eaux colorées" à *D. speculum*. D'après les dernières observations, les nuisances seraient dues, soit à la toxicité de la forme nue de l'espèce, soit à l'effet mécanique du squelette. Les phénomènes d'anoxie, liés aux excédents de biomasse, seraient également à prendre en compte. Quoi qu'il en soit, cette espèce attire l'attention puisqu'elle est responsable de mortalités dans des élevages de truites de mer. Même si aucun effet strictement toxique n'a été décelé, des dommages sont signalés ; aussi toute prolifération est-elle surveillée par le réseau de suivi et d'alerte en France (IFREMER/DEL). Quelques laboratoires étrangers, comme en Allemagne et au Danemark (V. Hansen, *comm. pers.*) sont également attentifs.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Dans leur ensemble, les nuisances causées par le phytoplancton marin, qu'elles s'accompagnent ou non des pullulations désignées sous les noms d'“efflorescences”, “eaux colorées”, “eaux rouges”, ou “blooms”, ne peuvent plus être considérées, en 1990, comme bénignes ni anecdotiques. Ces phénomènes préoccupent aujourd'hui, à juste titre, tout autant le public, les aquaculteurs, et les administrations que les scientifiques. Chez ces derniers, l'accroissement récent du nombre des colloques et celui des publications est significatif (on compte désormais chaque année au moins un symposium d'ampleur internationale, outre de nombreuses réunions nationales) ; le tableau 23 indique les principales et les plus récentes publications de référence.

Tableau 23 : Guide bibliographique de la littérature mondiale récente concernant les efflorescences ou le phytoplancton nuisible.

Nature de l'ouvrage et domaine traité	Référence
Identification des espèces	
Genres et espèces des côtes de France	LASSUS (1988)
Genres et espèces des côtes du Japon	FUKUYO <i>et al.</i> (1990)
Classes, ordres, familles et genres du phytoplancton mondial (efflorescent ou non, nuisible ou non)	
— dinoflagellés, silicoflagellés, Cyanophycées et Raphidophycées	SOURNIA (1986)
— diatomées	RICARD (1987)
— tous les autres groupes	CHRÉTIENNOT-DINET (1990)
Principaux genres et espèces nuisibles dans le monde	LARSEN & MOESTRUP (1989)
Congrès internationaux	
Phytoplancton	PARKER & TETT (1987) GRANÉLI <i>et al.</i> (1990) COSPER <i>et al.</i> (1989)
Dinoflagellés seuls	ANDERSON <i>et al.</i> (1985) OKAICHI <i>et al.</i> (1989)

Immédiatement une question : le problème du phytoplancton nuisible, qui a ainsi conquis l'actualité en peu d'années, est-il nouveau ? Des recherches historiques rapides montrent que le problème est, de toutes manières, assez ancien, mais ces recherches achoppent rapidement sur le manque de données concernant le plancton ; tel est le cas de l'excellente étude épidémiologique conduite par NETTER & RIBADEAU-DUMAS (1907 a-b) à la suite des empoisonnements paralysants survenus dans la région de Calais au début du siècle : toutes les observations et tous les tests possibles à cette époque ont bien été conduits sur les coquillages incriminés comme sur les victimes humaines, mais... aucune étude du plancton (ce mot, agé de plus de 40 ans à cette époque, n'apparaissant pas même dans les publications citées). 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.

Sur cette question de l'historicité des phénomènes, les scientifiques se sont tout d'abord montrés prudents. En effet, plusieurs facteurs d'origine humaine — et non planctonique — et dont l'intensité croît avec les années peuvent fausser la réponse : nombre croissant de chercheurs et de laboratoires côtiers, diffusion des informations et des connaissances, nombre et diversité des installations aquacoles, mise en place de programmes de surveillance de l'environnement, amélioration des techniques de fixation et d'observation du plancton. On comprend donc que certains auteurs restent réservés quant à l'évolution générale des phénomènes au cours des dernières décennies (REID *et al.*, 1987 ; BOALCH, 1987). Cependant, la conviction tend à prévaloir aujourd'hui que, d'une part le nombre, d'autre part la gravité des nuisances phytoplanctoniques sont en augmentation (ANDERSON, 1989 ; SMAYDA, 1990). A nouveau, voici quelques indices.

— Extension géographique des apparitions de telle ou telle espèce dans un pays donné ou d'un pays à l'autre ou d'un océan à l'autre. Tout à fait démonstrative à ce sujet est la carte établie par SUNDSTRÖM *et al.* (1990) de l'extension mondiale des mentions d'intoxications signalées entre les deux derniers congrès internationaux consacrés au sujet (Fig. 79) ;

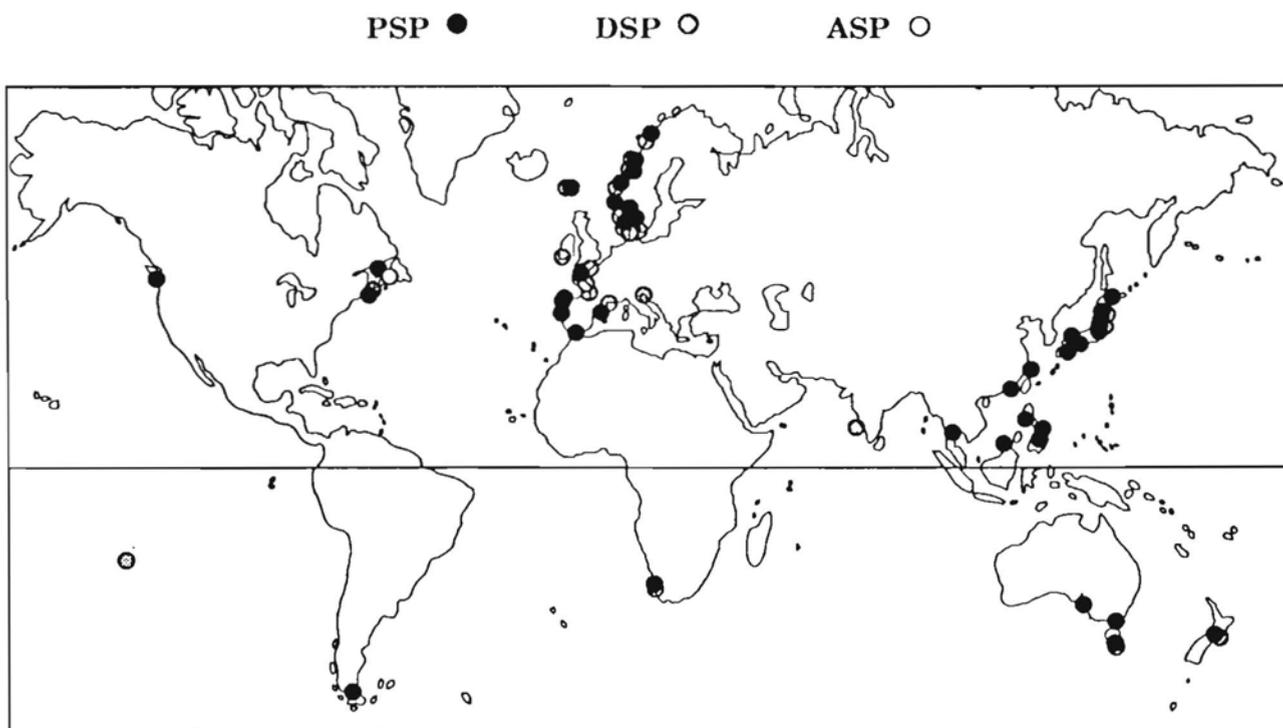


Figure 79 — Nouvelles mentions d'intoxications humaines de types paralysant (PSP), diarrhéique (DSP) ou amnésiant (ASP) entre novembre 1987 et juin 1989 (In SUNDSTRÖM *et al.*, 1990)

— Apparition d'organismes nouveaux dans une région donnée. "Nouveaux" peut désigner : (1) une algue non encore décrite (nouvelle pour la science) telle, semble-t-il, *Aureococcus* aux États-Unis (COSPER *et al.*, 1989, 1990 ; SMAYDA & FOFONOFF, 1989), (2) plus souvent, une algue déjà connue mais parfaitement bénigne jusque-là, comme certaines diatomées des genres *Chaetoceros* (HORNER *et al.*, 1990) et *Nitzschia* (SUBBA RAO *et al.*, 1988) au Canada et en Ecosse ou la Prymnésiophycée *Chrysochromulina polylepis* en mer du Nord (BARTH & NIELSEN, 1989 ; UNDEDRDAL *et al.*, 1989).

— Ces deux catégories confondues, et pour ne prendre que l'exemple de la France : augmentation globale des manifestations d'eaux colorées. Cette augmentation, entre 1975 environ et 1989, ressort clairement des travaux de BELIN *et al.* (1989) et Anon. (1990).

— Accroissement parallèle, au cours des années récentes, du nombre des efflorescences et du développement démographique ou industriel. Le cas de Hong-Kong est rapporté par LAM et HO (1989) ; voir aussi, dans le présent travail, le chapitre consacré à *Phaeocystis*.

Le dernier de ces trois indices nous conduit à examiner la causalité des phénomènes. Une réponse immédiate et qui est courante dans le public est : “la pollution”... Ici encore, la prudence est de mise. On a mentionné plus haut, dans le cas de *Phaeocystis*, la corrélation avec les variations spatiotemporelles des teneurs en nitrates et phosphates dans le nord de la Manche et la mer du Nord, mais cette algue pullule également, et depuis longtemps, dans des eaux antarctiques qui demeurent épargnées par ces apports anthropiques ; *Prorocentrum minimum*, d'autre part, tend à proliférer dans les eaux portuaires ou eutrophisées. Ces deux cas mis à part, et si l'on ne considère que les côtes françaises, 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, toutefois, cette possibilité. A l'échelle mondiale, pour qui admet l'intensification globale des manifestations de plancton nuisible, on peut établir un parallélisme avec l'augmentation dans les eaux côtières, d'année en année, de la charge organique (PRAKASH, 1987) ou des teneurs en nitrates et phosphates ainsi qu'avec la diminution concomitante des rapports silicates/azote ou phosphates/azote (LANCELOT *et al.* 1987 ; SMAYDA, 1990). Dans ce sens, mentionnons l'hypothèse de T. Wyatt selon laquelle la production de toxines par certaines algues du phytoplancton constituerait une adaptation offrant à ces végétaux un moyen de stockage et d'élimination d'un excès d'azote présent dans le milieu ; ainsi, la production de toxines par le phytoplancton jouerait, paradoxalement, un rôle détoxificateur à l'égard des algues planctoniques elles-mêmes (WYATT et REGUERA, 1989). Pour conclure sur les effets de l'eutrophisation et de la pollution, la question reste ouverte et les “media” doivent savoir que les recherches nécessaires se poursuivent.

Nous l'avons signalé à plusieurs reprises dans ce travail, “efflorescences” (ou “eaux colorées”, etc.) n'est nullement synonyme de “toxicité”, ni même de “nuisance”. Quelques précisions complémentaires à ce sujet.

— Parmi les quelque 5 000 espèces (réparties dans une douzaine de classes d'algues) que compte le phytoplancton marin mondial (SOURNIA, 1986-1990), environ 300 sont connues pour avoir provoqué une ou plusieurs ou de nombreuses proliférations, nuisibles ou non (A. Sournia, non publié). Le catalogue récemment mis à jour par LASSUS (1988) en recense une cinquantaine pour les côtes européennes.

— Dans cette flore mondiale de 5 000 espèces, le nombre des organismes toxiques, provoquant ou non des “eaux rouges”, est seulement d'une trentaine ou un peu plus, parmi lesquels une majorité de dinoflagellés (STEIDINGER, 1983 ; STEIDINGER & BADEN, 1984 ; TAYLOR, 1985 ; SHIMIZU, 1987). Il est vrai que cette liste s'accroît sensiblement depuis les premières estimations ; ainsi, SCHANTZ (1971) ne relevait-il que huit espèces toxiques de dinoflagellés.

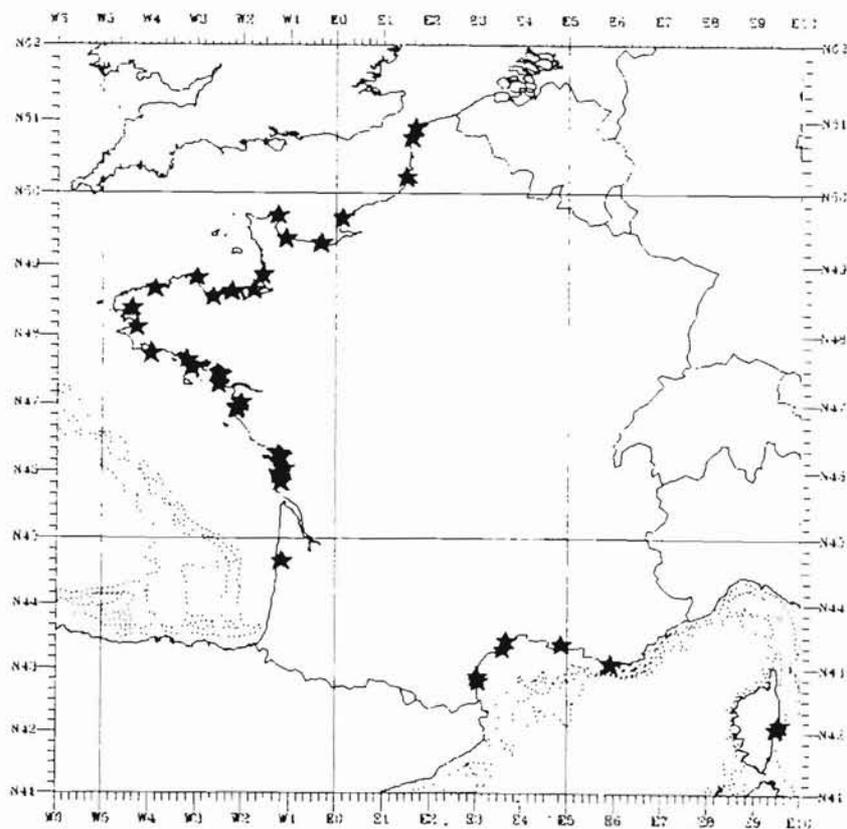
— La plupart des proliférations phytoplanctoniques sont parfaitement bénignes ; inversement, une espèce peut être hautement nocive à de faibles concentrations, c'est-à-dire à des concentrations qui passeraient tout à fait inaperçues sans un examen microscopique.

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, enfin, 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 des côtes françaises, dans le tableau 24.

Enfin, l'éventail ici déployé des algues planctoniques nuisibles doit être tenu pour provisoire : c'est un “état des lieux” pour les années 1989-90. Il existe bien d'autres espèces nuisibles de par le monde, qui peuvent une année ou l'autre coloniser nos côtes. Le cas de *Chrysochromulina* nous rappelle qu'une algue anodine et rare peut tout à coup devenir hautement indésirable ; et les trois algues “suspectes ou d'apparition très récente en France” traitées à la fin de ce travail révèlent bien l'existence de dangers potentiels.

Tableau 24 - Caractéristiques des principales nuisances phytoplanctoniques des côtes françaises.

	<i>Dinophysis</i>	<i>Gyrodinium</i>	<i>Alexandrium</i>	<i>Phaeocystis</i>
Classe	Dinophycées	Dinophycées	Dinophycées	Prymnésiophycées
Côtier ou océanique	Surtout côtier	Côtier et océanique	Côtier	Côtier et océanique
"Efflorescences"	-	+	+	+
Saison principale	Été	Fin printemps à début automne selon régions	?	Printemps
Toxine	DSP	Endotoxine non identifiée : exotoxines proches de l'hémolysine	PSP	-
Atteintes chez l'homme	Diarrhée, etc.	-	Paralyse	-
Autres nuisances	-	Mortalités d'invertébrés et de poissons	-	Écume, etc., mortalités d'invertébrés, perturbation des pêches, DMS, etc.

**Figure 80** — Stations principales du réseau de surveillance français (In Anon., 1990)

Somme toute, la France peut se considérer comme tout à fait privilégiée, n'ayant été affectée jusqu'ici que par peu d'espèces, par relativement peu de manifestations et par aucun décès humain autre que "historique" et invérifiable. Tout en souhaitant que ce privilège nous soit longtemps conservé, il nous appartient de mettre en œuvre les mesures et les recherches qui s'imposent. A ce propos, trois tendances sont apparues récemment dans le développement des recherches mondiales ; sacrifions à la modestie en notant que la France n'a pas été de reste dans cette évolution, mais soulignons que l'effort doit être poursuivi.

- **Innovations en matière de méthodes** : identification et dénombrement automatisés du phyto-plancton (YENTSCH, 1988a ; voir aussi le chapitre ici consacré à *Dinophysis*) ; télédétection de la couleur de la mer (UNO et YOKOTA, 1989 ; MATSUMURA *et al.*, 1989 ; MATSUMURA et YOKOTA, 1989 ; YENTSCH, 1989b) ; techniques biochimiques, génétiques ou immunologiques (ANDERSON et CHENG, 1988 ; ANDERSON, 1990 ; HIROISHI *et al.*, 1988, 1989 ; SAKO *et al.*, 1989) ;
- **Mise en place et maintien de réseaux permanents de surveillance** (au Japon : OKAICHI, 1989 ; en France : Anon., 1990 et fig. 80) ;
- **Pluridisciplinarité** : la clef ou mieux, les clefs du problème ne se trouvent plus dans les mains de telle ou telle catégorie de spécialistes, mais dans celles de la communauté des océanographes, des écologistes, des taxinomistes, des biochimistes, des généticiens et des toxicologues ;
- **Concertation, communication, confrontation et coordination entre chercheurs et entre pays.**

BIBLIOGRAPHIE

- Anon. [Ifremer] 1990. La surveillance. Equinoxe, n° spéc. "Environnement littoral" 32 : 58-65.
- ABÉ, T. H. 1967a. The armoured Dinoflagellata : Prorocentridae and Dinophysidae (A). Publ. Seto mar. biol. Lab. 14 (5) : 369-389.
- ABÉ, T.H. 1967b. The armoured dinoflagellata : II. Prorocentridae and Dinophysidae (B) *Dinophysis* and its allied genera. Publ. Seto mar. biol. Lab. 15 (1) : 37-78.
- ADACHI, R. & IRIE, M., 1981. Red tide manual. vol. II. Taxonomy of Dinophyceae, 172 p. Hikari Shuppan Publ., Matsusaka.
- ADMIRAAL, W. & VELDHUIS, M.J.W. 1987. Determination of nucleosides and nucleotides in sewerage by HPLC; application to phosphatase activity in cultures of the alga *Phaeocystis pouchetii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 36 (3) : 277-285.
- ADMIRAAL, W. & VENEKAMP, L.A.H. 1986. Significance of Tintinnid grazing during blooms of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. Netherlands J. Sea Res. 20 (1) : 61-66.
- AERTEBJERG, G. & BORUM, J. 1984. Exceptional phytoplankton occurrences and related events in Danish waters 1981-1983. ICES (Copenhagen) CM/B8, 10 p.
- AKIBA, T. & HATTORI, 1949. Food poisoning caused by eating asari and oyster-toxic substance, venerupin. Jap. J. exper. Med. 20 : 271-284.
- ANDERSEN, R.J., LEBLANC, M.J. & SUM, F.W. 1980. 1(2,6,6-trimethyl-4-hydroxycyclo-hexenyl)-1,3-butanedione, extracellular metabolite from the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. J. org. Chem. 45 : 1169-1170.
- ANDERSON, D.M. 1989. Toxic algal blooms and red tides : a global perspective. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 11-16. Elsevier, New York etc.
- ANDERSON, D.M. 1990. Toxin variability in *Alexandrium* species. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 41-51. Elsevier, New York etc.
- ANDERSON, D.M. & CHENG, T.P.-O. 1988. Intracellular localization of saxitoxins in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. J. Phycol. 24 (1) : 17-22.
- ANDERSON, D.M. & LOBEL, P.S. 1987. The continuing enigma of ciguatera. Biol. Bull. 172 (1) : 89-107.
- ANDERSON, D.M. & STOLZENBACH, K.D. 1985. Selective retention of two dinoflagellates in a well-mixed estuarine embayment : the importance of diel vertical migration and surface avoidance. Mar. Ecol. Prog. Ser. 25 (1) : 39-50.
- ANDERSON, D.M., WHITE, A.W. & BADEN, D.G. (Edit.) 1985. Toxic dinoflagellates, xviii-561 p. Elsevier, New York etc.
- ANDRESEN-LEITAO, M., LASSUS, P., LE BAUT, C., CHAUVIN, J. & TRUQUET, P. 1983. Phytoplankton des zones mytilicoles de la baie de Vilaine et intoxication par les coquillages. Rev. Trav. Inst. Pêches. marit. 46 (3) : 233-266.
- ANRAKU, M. 1984. Shellfish poisoning in Japanese waters. In : Toxic red tides and shellfish poisoning in Southeast Asia. Proc. Consult. Meeting Singapore Sept. 1984 : 105-109.
- ANTIA, A.N, CARPENTER, E.J. & CHANG, J. 1990. Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. III. Accuracy of growth rate measurement in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63 (2-3) : 273-279.
- ARMONIES, W. 1989. Occurrence of meiofauna in *Phaeocystis* seafoam. Mar. Ecol. Prog. Ser. 53 (3) : 305-309.
- ARMSTRONG, F.A.J. & BOALCH, G.T. 1960. Volatile organic matter in algal culture media and sea water. Nature 185 (4715) : 761-762.

BIBLIOGRAPHIE

- AVARIA, S.P. 1982. Fenómenos de marea roja en el mar Chileno. *Cienc. Tec. Mar. Cona.* 6 : 117-127.
- AYRES, P.A. & CULLUM, M. 1978. Paralytic Shellfish poisoning. *Fish. Res. tech. Rep.* 40 : 23 p. Lowestoft.
- AYRES, P.A., SEATON, D.D. & TETT, P.B. 1982. Plankton blooms of economic importance to fisheries in U.K. waters 1968-1982. *ICES CM 1982/L*, 38, 21 p. Biological Oceanography Committee.
- BAGNIS, R. 1981. L'ichtyosarcotisme de type ciguatera : processus biologiques connus et perspectives au seuil des années 1980. *Annls Inst. océanogr. Paris* 57 (1) : 5-23.
- BAGNIS, R., BENNETT, J., PRIEUR, C. & LEGRAND, A.M. 1985. The dynamics of three toxic benthic dinoflagellates and the toxicity of ciguateric surgeonfish in French Polynesia. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellates*, 177-182. Elsevier, New York etc.
- BALECH, E. 1971. Microplancton de la campaña oceanografica Productividad III. *Revta Mus. argent. Cienc. natur. "B. Rivadavia"*, *Hidrobiol.* 3 (1) : 1-202, pl. 1-39.
- BALECH, E., 1976. Some norwegian *Dinophysis* species (Dinoflagellata). *Sarsia* 61 : 75-94.
- BALECH, E. 1985. The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the *tamarensis* group. In D.M. Anderson *et al.*, (Edit.), *Toxic Dinoflagellates blooms*, 33-38. Elsevier New York.
- BALECH, E. 1988. Los Dinoflagelados del Atlantico sudoccidental. *Publs. espec. Inst. . Esp. oceanogr.* 1 : 1-310 incl. pl. 1-38.
- BALECH, E. 1989. Redescription of *Alexandrium minutum* Halim (Dinophyceae) type species of the genus *Alexandrium*. *Phycologia* 28 (2) : 206-211.
- BALECH, E. 1990 A short diagnostic description of *Alexandrium*. In E. Graneli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 77. Elsevier.
- BALLANTINE, D. & SMITH, F.M. 1973. Observations on blooms of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulbert in the river Conwy and its occurrence along the North Wales coast. *Brit. Phycol. J.* 8 (3) : 233-238.
- BARBER, R.T. 1973. Organic ligands and phytoplankton growth in nutrient-rich sea water. In P. C. Singer (Edit.), *Trace metals and metal organic interactions in natural water*, 321-333. Ann Arbor Sci. Publs.
- BARNARD, W.R., ANDREAE, M.O. & IVERSON, R.L. 1984. Dimethylsulfide and *Phaeocystis pouchetii* in the southeastern Bering Sea. *Continental Shelf Res.* 3 (2) : 103-113.
- BARTH, H. & NIELSEN, A. (Edit.) 1989. The occurrence of *Chrysochromulina polylepis* in the Skagerrak and Kattegat in May/June 1988 : an analysis of extent, effects and causes. CEE, *Water Poll. Res. Rep.* 10 : v-96 p.
- BÄTJE, M. & MICHAELIS, H. 1986. *Phaeocystis pouchetii* bloom in the East Frisian coastal waters (German Bight, North Sea). *Mar. Biol.* 93 (1) : 21-27.
- BAUTZMANN, J.C. 1689. *De noxiis mytilorum esu*. *Miscellanea curiosa, Ephem. germ. Acad. imper. Leopold. Naturae Curiosae, Nuremberg*, Dec. 2 (8) : 122.
- BEKER, B. 1986. Communautés phytoplanctoniques en milieu côtier à salinité variable (Etang de Berre, golfe de Fos). Thèse Dipl. Rech. Univ., Univ. Aix-Marseille II, 112 p.
- BELIN, C., BERTHOMÉ, J.P. & LASSUS, P. 1989a. Dinoflagellés toxiques et phénomènes d'eaux colorées sur les côtes françaises. *Evolution et tendances entre 1975 et 1988. Equinoxe* 25 : 31-38.
- BELIN, C., BERTHOMÉ, J.P. & LASSUS, P. 1989b. Dinoflagellés toxiques et phénomènes d'eaux colorées sur les côtes françaises : évolution et tendances entre 1975 et 1988. *Revue Hydroécol. appl.* 1989 (1-2) : 3-17.
- BERLAND, B.R., BONIN, D.J., KAPKOV, V.I., MAESTRINI, S.Y. & ARLHAC, D. 1976. Action toxique de quatre métaux lourds sur la croissance d'algues unicellulaires marines. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D* 282 (7) : 633-636.
- BERTHOMÉ, J.P. 1977. Développement anormal du dinoflagellé *Prorocentrum micans* Ehrenberg dans le bassin de Marennes-Oléron en juillet 1976. *ICES CM 1977/L*: 9. Comité du Plancton.
- BERTHOMÉ, J.P. & BELIN, C. 1988. Bilan des perturbations phytoplanctoniques observées sur les côtes françaises en 1985. *Rapp. interne IFREMER DRV-88-05-CSRU/Nantes*, 48 p.
- BERTHOMÉ, J.P. & LASSUS, P. 1986. Bilan de la situation française en matière de contrôle conchylicole en relation avec les contaminations par les dinoflagellés toxiques. *Coll. franco-jap. Océanogr. Marseille* 16-21 sept. 1985, 2, 37-49.
- BERTHOMÉ, J.P., LASSUS, P. 1987. Bilan de la situation française en matière de contrôle conchylicole en relation avec les contaminations par dinoflagellés toxiques. In H.-J. Ceccaldi & G. Champalbert (Edit.), "Océanographie. Actes du colloque pluridisciplinaire franco-japonais, Marseille 1985". 2 - Eaux colorées : 37-50.
- BILLEN, G. & FONTIGNY, A. 1987. Dynamics of a *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgian coastal waters, II. Bacterioplankton dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37 (2-3) : 249-257.

- BIRRIEN, J.-L. 1987. Cycles des variations des éléments nutritifs et du phytoplancton en baie de Douarnenez et dans les secteurs adjacents : importance du front côtier de l'Iroise. Thèse Univ. Bretagne Occidentale, 160 pp.
- BIRRIEN, J.L., LE CORRE, P., & VIDEAU, C. 1987. Développement de *Gyrodinium aureolum* en baie de Douarnenez et en mer d'Iroise pendant l'été 1983. In H.-J. Ceccaldi & G. Champalbert (Eds), "Océanographie. Actes du colloque pluridisciplinaire franco-japonais, Marseille 1985", 2 - Eaux colorées : 51-63.
- BJØRNLAND, T., GUILLARD, R.R.L. & LIAAEN-JENSEN, S. 1988. *Phaeocystis* sp. clone 677-3. A tropical marine planktonic Prymnesiophyte with fucoxanthin and 19'-acyoxyfucoxanthins as chemosystematic carotenoid markers. *Biochem. System. Ecol.* 16 (5) : 445-452.
- BLAKE, P.F. & WALKER, A.J.M. 1981. The effects of the 1980 bloom of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyta) on shore invertebrates in Dunmanus Bay and the recovery of populations from previous red tides. *J. Sherkin Isl.* 1 : 69-74.
- BLANC, F. & LEVEAU, M. 1972. Etude de la zone d'eutrophisation correspondant à l'épandage des eaux du Rhône. Programme Biologique International. C. R. Activité Particip. franç. 107-109.
- BLANC, F. & LEVEAU, M. 1973. Plancton et eutrophie : aire d'épandage rhodanienne et golfe de Fos (traitement mathématique des données). Thèse Doct. ès. Sc., Univ. Aix-Marseille II, 681 p.
- BLANCO, J. 1984. A *Gyrodinium cf. aureolum* red tide in NW Spain. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M./ D13 : 2 pp.
- BOALCH, G.T. 1979. The dinoflagellate bloom on the coast of south-west England, August-September 1978. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 59 (2) : 515-517.
- BOALCH, G.T. 1987. Recent blooms in the western English Channel. *Rapp. Proc. verb. C.I.E.M.* 187 : 94-97.
- BODEANU, N. & USURELU, M. 1979. Dinoflagellate blooms in Romanian Black sea coastal waters. In: D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.), *Toxic dinoflagellate blooms*, 151-154. Elsevier/North Holland, New York, etc.
- BOEKEL, W.H.M. Van & VELDHUIS, M.J.W. 1990. Regulation of alkaline phosphatase synthesis in *Phaeocystis* sp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61 (3) : 281-289.
- BOMBER, J.W., NORRIS, D.R. & MITCHELL, L.E. 1985. Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida keys. II. Temporal, spatial and substrate heterogeneity of *Prorocentrum lima*. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellates*, 177-182. Elsevier, New York etc.
- BONEY, A.D. 1973. Observations on the Silicoflagellate *Dictyocha speculum* Ehrenb. from the Firth of Clyde. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 53 (2) : 263-268.
- BONEY, A.D. 1976. Observations on the Silicoflagellate *Dictyocha speculum* Ehrenb. : double skeletons and mirror-images. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 56 (2) : 263-266.
- BONEY, A.D. 1981. *Distephanus speculum* : double skeletons with one aberrant partner. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 61 (4) : 1027-1029.
- BORCAKLI, M. 1981. Périдиниens littoraux de la région de Montpellier. Thèse 3ème Cycle Univ. Montpellier, 95 p., 11 pl.
- BOUCHER, N. 1989. Mesure de l'ADN du phytoplancton par cytométrie en flux. Rapport de D.E.A. Océanol. biol. Université Paris 6 : 37 pp. + annexes.
- BOUGARD, M. 1979. Etude bibliographique sur le phytoflagellé *Phaeocystis*. *Inst. Biol. marit. rég. Wimereux, Univ. Lille*, 30 p. + tables + Fig. (non publié).
- BOUTIBONNES, L. 1987. Essai de modélisation des variations saisonnières de *Dinophysis sacculus* en baie de Vilaine. Rapport stage ENSAR-Rennes. IFREMER DERO-87-13-MR., 53 p.
- BRAARUD, T. & HEIMDAL, B.R. 1970. Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966. *Nytt Mag. Bot.* 17 (2) : 91-97.
- BRAARUD, T. & ROSSAVIK, E. 1951. Observations on the marine dinoflagellate *Prorocentrum micans* Ehreng. in culture. *Skr. norske Vidensk. Akad., Mat. naturv. Kl. I* : 1-18.
- BRETON, G., JEANNOT, R. & PRONIEWSKI, F. 1979. Les phénomènes d'eaux rouges à *Prorocentrum* et à *Pseudopedinella* et *Pyramimonas* dans les bassins du port du Havre au cours de l'été 1978. *Bull. Soc. géol. Normandie Amis Mus. Le Havre* 65 (4) : 105-116.
- BROCKMANN, U.H., DAHL, E. & EBERLEIN, K. 1985. Nutrient dynamics during a *Gyrodinium aureolum* bloom. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellates*, 239-244. Elsevier, New York etc.
- BROCKMANN, U.H., EBERLEIN, K., HOSUMBEEK, P., TRAGESER, H., MAIER-REIMER, E., SCHÖNE, H.K., JUNGE, H.D. 1977. The development of a natural plankton population in an out door tank with nutrient poor sea water. I. Phytoplankton succession. *Mar. Biol.* 43 (1) : 1-17.

BIBLIOGRAPHIE

- BUESTEL, D., DAO, J.C., ERARD-LE DENN, E., GÉRARD, A., GUÉNOLÉ, A. & RYCKAERT, M. 1984. Anomalies observed during culture of the scallop *Pecten maximus* in the presence of a bloom of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum*. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M. (sous presse).
- BURNS, D.A. & MITCHELL, J.S. 1982. Dinoflagellates of the genus *Dinophysis* Ehrenberg from New Zealand coastal waters. New Zealand J. mar. Freshwater Res. 16 : 289-298.
- BURSA, A. 1962. Some morphogenetic factors in taxonomy of dinoflagellates. Grana Palynol. 3 (3) : 54-66.
- CADÉE, G.C. 1990. Increased bloom. Nature 346 : 418.
- CADÉE, G.C. Increase of *Phaeocystis* blooms in the westernmost inlet of the Wadden Sea, The Marsdiep, since 1973. In H. Barth (Edit.), Eutrophication and algal blooms in North Sea coastal zones, the Baltic and adjacent seas. Brussels, October 1988. (s. presse).
- CADÉE, G.C. Eutrophication in Dutch coastal waters. In D. Hardwick & T. Heath (Edit.), Fertilizer manufacturers association symposium. "Nutrients in the North Sea", London, February 1990. (s. presse).
- CADÉE, G.C. & HEGEMAN, J. 1986. Seasonal and interannual variation of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. Netherlands J. Sea Res. 20 (1) : 29-36.
- CAHOON, L.B. 1981. Reproductive response of *Acartia tonsa* to variations in food ration and quality. Deep-Sea Res., A 28 (10) : 1215-1221.
- CANNON, J.A. 1989. A toxic bloom in the Port River, Adelaide. Red tide Newsletter, Sherkin Isl. mar. Stat. 2 (1) : 3.
- CANNON, J.A. 1990. Development and dispersal of red tides in the Port River, south Australia. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 110-115. Elsevier.
- CARLSON, R.D. & TINDALL, D.R. 1985. Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in the Virgin Island. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), 171-176. Toxic dinoflagellates, Elsevier, New York, etc.
- CHANG, J. & CARPENTER, E.J. 1985. Blooms of the dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* in a Long Island estuary : box model analysis of bloom maintenance. Mar. Biol. 89 (1) : 83-93.
- CHEVALLIER, A. & DUCHESNE, E.-A. 1851. Mémoire sur les empoisonnements par les huîtres, les moules, les crabes et par certains poissons de mer et de rivières. Annl. Hygiène publ. Paris 45 (1) : 108-147 ; 45 (2) : 387-437.
- CHRÉTIENNOT-DINET, M.-J. 1990. Atlas du phytoplancton marin, vol. 3. Chlorarachniophycées, Chlorophycées, Chrysophycées, Cryptophycées, Euglénophycées, Eustigmatophycées, Prasinophycées, Prymnésiophycées, Rhodophycées, Tribophycées. Editions du C.N.R.S., Paris, 261 p. incl. 49 pl.
- CLAUSTRE, H., POULET, S.A., WILLIAMS, R., MARTY, J.-C., COOMBS, S., BEN MLIH, F., HAPPETTE, A.M., MARTIN-JEZEQUEL, V. 1990. A biochemical investigation of a *Phaeocystis* sp. bloom in the Irish Sea. J. mar. biol. Ass. U.K. 70 (1) : 197-207.
- CLEMENT, J.C., 1985. Qualité des eaux du Mor Bras : résultats complémentaires issus des campagnes 1983. Cahiers du Mor Bras n°7. Commission Baie de Vilaine.
- COATS, D.W. & HARDING, L.W. Jr. 1988. Effect of light history on the ultrastructure and physiology of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae). J. Phycol. 24 (1) : 67-77.
- COLIJN, F., VILLERIUS, L., RADEMAKER, M., HAMMER, K.D. & EBERLEIN, K. 1990. Changes in spatial distribution of primary production, photosynthetic pigments and phytoplankton species composition during two surveys in the German Bight. Netherl. J. Sea Res. 25 : 155-164.
- COSPER, E.M., BRICELJ, V.M. & CARPENTER, E.J. (Edit.) 1989. Novel phytoplankton blooms. Causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms., xii-799 p. (Coastal estuar. Stud. 35). Springer, Berlin etc.
- COSPER, E.M., LEE, C. & CARPENTER, E.J. 1990. Novel "brown tide" blooms in Long Island embayments. A search for the causes. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 17-27. Elsevier, New York etc.
- COSTAS, E. 1986. Variabilidad genética en tasas de reproducción en poblaciones de organismos fitoplanctónicos. Bol. Inst. españ. Oceanogr. 3 (2) : 81-86.
- CROCHEMORE, A. 1988. Examen par vision artificielle d'une préparation microscopique. Application à la détection du *Dinophysis*. Mémoire Ingénieur CNAM "Automatisme industriel". Centre rég. associé, Le Havre : 118 p.
- CROSS, T.F. & SOUTHGATE, T. 1980. Mortalities of fauna of rocky substrates in south-west Ireland associated with the occurrence of *Gyrodinium aureolum* blooms during a 1979. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 60 (4) : 1071-1073.
- CUCCI, T.L., SHUMWAY, S.E., NEWELL, R.C., SELVIN, R., GUILLARD, R.R.L. & YENTSCH, C.M. 1985. Flow cytometry : a new method for characterization of differential ingestion digestion and egestion suspension feeders. Mar. Ecol. Progr. Ser.24 (1-2) : 201-204.
- DAHL, E. & BROCKMANN, U.H. 1985. The growth of *Gyrodinium aureolum* Hulbert *in situ* experimental bags. In D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Baden (Edit.), Toxic dinoflagellates, 233-238. Elsevier, New York.

- DAHL, E. & BROCKMANN, U.H. 1989. Does *Gyrodinium aureolum* Hulburt perform diurnal vertical migrations ? In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 225-228. Elsevier, New York etc.
- DAHL, E., DANIELSSEN, D.S. & BOHL, E.B. 1982. Mass occurrence of *Gyrodinium aureolum* Hulburt and fish mortality along the southern coast of Norway in September-October 1981. Flödevigen, Rapportserie 4 : 1-15.
- DAHL, E., DANIELSSEN, D.S., SEMB, A. & TANGEN, K. 1987. Precipitation and run off as a fertilizer to a *Gyrodinium aureolum* Hulburt bloom. Rapp. P.-v. C.I.E.M. 187 : 66-73.
- DAHL, E. & TANGEN, K. 1990. *Gyrodinium aureolum* blooms along the norwegian coast in 1988. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 123-127. Elsevier, New York etc.
- DAHL, E. & YNDESTAD, M. 1985. Diarrhetic Shellfish Poisoning (DSP) in Norway in the autumn 1984 related to the occurrence of *Dinophysis* spp. Toxic dinoflagellates. D.M, Anderson, A.W, White and D.G, Baden Eds Elsevier : 495-500.
- DANGEARD, P. 1934. Sur la présence en France de *Phaeocystis globosa* Scherffel. Bull. Soc. bot. France 81 : 143-145.
- DAVIDSON, A.T. & MARCHANT, H.J. 1987. Binding of manganese by antarctic *Phaeocystis pouchetii* and the role of bacteria in its release. Mar. Biol. 95 (3) : 481-487.
- DE CREMOUX, F. 1988. Recherche des facteurs conditionnant le développement de *Dinophysis* par simulations. Rapport IFREMER. DERO-88-07-MR. 90 p.
- DEFLANDRE, G. 1950. Contribution à l'étude des Silicoflagellidés actuels et fossiles. Microscopie 2 : 72-78, 117-142, 191-210.
- DEFLANDRE, G. 1952. Classe des Silicoflagellidés. In P. Grassé (Edit.), Traité de Zoologie 1(1) : 425-438. Masson, Paris,
- DELMAS, D. [et 14 auteurs] 1990. Conditions d'apparition de densités accrues de dinoflagellés *Dinophysis*. Campagnes océanogr. franç. 12 : 82 p.
- DEVÈZE, L. 1959. Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques. Rev. Trav. Stat. Mar. Endoume 25 (15) : 1-219.
- DIXON, G.K. & HOLLIGAN, P.M. 1989. Studies on the growth and nitrogen assimilation of the bloom-forming dinoflagellate *Gyrodinium aureolum* Hulburt. J. Plankton Res. 11 (1) : 105-118.
- DODGE, J.D. 1965. Thecal fine-structure in the dinoflagellate genera *Prorocentrum* and *Exuviaella*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 45 (3) : 607-614. pl. 1-4.
- DODGE, J.D. 1975. The Procentrales (Dinophyceae) II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. Bot. J. Linn. Soc. 71 (2) : 103-125, pl. 1-4.
- DODGE, J.D. 1977. The early summer bloom of Dinoflagellates in the North Sea, with special reference to 1971. Mar. Biol. 40 (4) : 327-336.
- DODGE, J.D. 1982. Marine Dinoflagellates of the British Isles. Her Majesty's stationery office, London, 303 p.
- DODGE, J.D. & BIBBY, B.T. 1973. The Procentrales (Dinophyceae) I. A comparative account of fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviaella*. Bot. J. Linn. Soc. 67 (2) : 175-187, pl. 1-7.
- DODGE, J.D. & CRAWFORD, R.M. 1970. A survey of thecal fine structure in the Dinophyceae. Bot. J. Linn. Soc. 63 : 53-67, pl. 1-7.
- DOERFFER, R. & AMANN, V. 1984. The development of the horizontal distribution of a North Sea phytoplankton bloom. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M / A4 : 16 pp.
- DOUCETTE, G.J., CEMBELLA, A.D. & BOYER, G.L. 1989. Cyst formation in the red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) : effects of iron stress. J. Phycol. 25 (4) : 721-731.
- DOYLE, J., PARKER, M., DUNNE, T. BAIRD, D. & Mc ARDLE, J. 1984. The impact of blooms on mariculture in Ireland. ICES (Copenhagen), special meeting CM/D8, 14 p.
- DREBES, G. 1974. Marines Phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). G. Thieme, Stuttgart, 186 p.
- DUNNE, T. & PARKER, M.M. 1981. A survey for paralytic shellfish toxin in Irish waters, with observations of algal blooms during summer, 1980. ICES CM 1981/L, 36, Biological Oceanography Committee.
- DURAND-CLEMENT, M., CLEMENT, J.C., MOREAU, A., JEANNE, N., PUISEUX-DAO, S. 1988. New ecological and ultrastructural data on the dinoflagellate *Dinophysis* sp. from the French coast. Mar. Biol. 97 (1) : 37-44.
- EBERLEIN, K., LEAL, M.T. & HAMMER, K.D. & HICKEL, W. 1985. Dissolved organic substances during a *Phaeocystis pouchetii* bloom in the German Bight (North Sea). Mar. Biol. 89 (3) : 311-316.

BIBLIOGRAPHIE

- EDEBO, L. LANGE, S. & ALLENMARKS, S. 1988. Hepatopancreas tissue homogenate from DSP-mussels and okadaic acid induce rapid hypersecretion and anti-secretory peptides in the rat small intestine. IUPAC August 88. 7 th. Int. symp. on mycotoxins and phycotoxins (résumé).
- EDEBO L., LANGE, S., LIX P., ALLENMARKS, S., LINDGREN, K. & THOMPSON, R. 1988. Seasonal, geographic and individual variation of okadaic acid content in cultivated mussels in Sweden. Acta Pathol. Microbiol. Scand. 96 : 1036-1042.
- EDLER, L., AERTEBJERG, G. & GRANÉLI, E. 1982. Exceptional plankton blooms in the entrance of the Baltic Sea area. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M / L20 : 6 pp.
- ELBRÄCHTER, M. 1979. On the taxonomy of unarmored dinophytes (Dinophyta) from the Northwest African upwelling region. Meteor. Forsch.-Ergebnis. D 30 : 1-22.
- ERARD, S. 1977. Phytoplankton, Production primaire. in : Etude écologique de Projet sur le site de Flamanville. 1er cycle. Rapport général. CNEXO-EDF, pp : 65-98.
- ERARD-LE DENN, E., MORLAIX, M. & DAO, J.C. 1990. Effects of *Gyrodinium* cf. *aureolum* on *Pecten maximus* (post larvae, juveniles and adults). In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 132-136. Elsevier, New York etc.
- ERARD-LE DENN, E. & RYCKAERT, M. 1990. Trout mortality associated to *Distephanus speculum* (Abstract). In E. Granéli *et al.* (Edit.) Toxic marine phytoplankton, 137. Elsevier
- ESTEP, K.W., DAVIS, P.G., HARGRAVES, P.E. & SIEBURTH, J. McN. 1984. Chloroplast containing microflagellates in natural populations of North Atlantic nanoplankton, their identification and distribution; including a description of five new species of *Chrysochromulina* (Prymnesiophyceae). Protistologica 20 (4) : 613-634.
- FANUKO, N. 1989. Possible relation between a bloom of *Distephanus speculum* (Silicoflagellata) and anoxia in bottom waters in the Northern Adriatic, 1983. J. Plankton Res. 11 (1) : 75-84.
- FAURÉ-FRÉMIET, E., DU PUIGAUDEAU, D. 1923. Le microplancton de la baie du Croisic. Bull. Soc. Zool. Fr. 48 (4-5) : 258-265.
- FAUST, M.A. 1974. Micromorphology of a small dinoflagellate *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Parke & Ballantine) comb. nov. J. Phycol. 10 (3) : 315-322.
- FAUST, M.A. 1990. Cysts of *Prorocentrum marinum* (Dinophyceae) in floating detritus at Twin Cays, Belize mangrove habitats. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 138-143. Elsevier, New York etc.
- FAUST, M.A., SAGER, J.C. & MEESON, B.W. 1982. Response of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) to light of different spectral qualities and irradiances: growth and pigmentation. J. Phycol. 18 (3) : 349-356.
- FOGG, G.E., NALEWAJKO, C. & WATT, W.D. 1965. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. Proc. R. Soc. Lond., B 162 (982) : 517-534.
- FORSTER, G.R. 1979. Mortality of the bottom fauna and fish in St Austell Bay and neighbouring areas. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 59 (2) : 517-520.
- FRAGA, S. 1988. Report of Red tides and shellfish toxicity in Spain, 1987. Red tide Newsletter, Sherkin Island Mar. Stat. 1 (1) : 5.
- FRAGA, S., MARINO, J., BRAVO, I., MIRANDA, A., CAMPOS, M.J., SANCHEZ, F.J., COSTAS, E., CABANAS, J.M., BLANCO, J. 1984. Red tides and shellfish poisoning in Galicia (NW Spain). ICES Special meeting C : 5.
- FRANCA, S. 1989. Toxin analysis. Toxicity in dinoflagellates and resulting bivalves toxicity. Annex II, I.O.C. Unesco, Workshop rep. 57 : 7-9.
- FREMY, J.M. & LE DOUX, M. 1986. Toxines d'algues et produits marins : un problème de santé publique. Rev. Fr. Santé Publ. 34 : 45-56.
- FREMY, J.M., LE DOUX, M., NEZAN, E., PICLET, C. & BELVEZE, J. 1989. Evolution de la présence de toxines paralysantes dans les coquillages lors de l'épisode toxique en aber Wrac'h d'automne 1988. Toxicorama 1 (1) : 24-28.
- FREUDENTHAL, A.R. & JIJINA, J.L. 1985. Shellfish poisoning episodes involving or coincidental with dinoflagellates. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), Toxic dinoflagellates, 461-466. Elsevier, New York etc.
- FREUDENTHAL, A.R. & JIJINA, J.L. 1988. Potential hazards of *Dinophysis* to consumers and shellfisheries. J. Shellf. Res. 7 (4) : 695-701.
- FUJIKI, H., SUGANUMA, M., SUGURI, H., YOSHIZAWA, S., OJIKI, M., WAKAMATSU, K. & SUGIMURA, T. 1987. Induction of ornithine decarboxylase activity in mouse skin by a possible tumor promotor, okadaic acid. Proc. Jap. Acad., Ser. B 63 (2) : 51-53.
- FUJIKI, H., SUGANUMA, M., SUGURI, H., YOSHIZAWA, S., TAKAGI, K., UDA, N., WAKAMATSU, K., YAMADA, K., MURATA, M., YASUMOTO, T. & SUGIMURA, T. 1988. Diarrhetic shellfish toxin, Dinophysistoxin I, as a potent tumor promotor on mouse skin. Japan J. Cancer Res. (Gann) 79 : 1089-1093.

- FUKUYO, Y. 1981. Dinoflagellates in Sanriku Coast Northern part of Japan. 1. *Prorocentrum*, *Dinophysis*, *Ceratium* [texte et références en japonais]. Akashiwo kenkyukai guide book, Fisheries Agency Tokyo. 60 pp.
- FUKUYO, Y. 1986. Aspects écologiques d'intoxications (PSP et DSP) causées par les dinoflagellés dans les eaux côtières japonaises. Coll. fr. jap. Océanogr. Marseille 16-21 sept. 1985 (2) : 65-72.
- FUKUYO, Y., TAKANO, H., CHIHARA, M. & MATSUOKA, K. (Edit.) 1990. Red tide organisms in Japan —an illustrated taxonomic guide. xv-407 p., Uchida Rokakuho, Tokyo.
- GAINES, G. & ELBRÄCHTER, M. 1987. Heterotrophic nutrition. In F.J.R. Taylor (Edit.), The biology of dinoflagellates, 224-268. Blackwell, Oxford etc.
- GEIDER, R.J. & GUNTHER, P.A. 1989. Evidence for the presence of phycoerythrin in *Dinophysis norvegica*, a pink dinoflagellate. Brit. phycol. J. 24 (2) : 195-198.
- GEMEINHARDT, K. 1930. Silicoflagellatae. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Leipzig 10 (2) : 1-87. Akad. Verlag, Leipzig.
- GENTIEN, P. & ARZUL, G. 1990a. A theoretical case of competition based on the ectocrine production by *G. cf. aureolum*. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 161-164. Elsevier, New York etc.
- GENTIEN, P. & ARZUL, G. 1990b. Exotoxin production by *Gyrodinium cf. aureolum* (Dinophyceae). J. mar. biol. Ass. U.K. 70 (3) : 571-581.
- GERAN, R.I., GREENBERG, N.H. & MacDONALD, M.M. 1972. Protocols for screening chemical agents and natural products against animal tumors and other biological systems. Cancer Chemotherap. Rep., Part 3 : 3 (2) : 1-103.
- GIBSON, J.A.E., GARRICK, R.C., BURTON, H.R. & McTAGGART, A.R. 1990. Dimethylsulphide and the alga *Phaeocystis pouchetii* in antarctic coastal waters. Mar. Biol. 104 (2) : 339-346.
- GIESKES, W.W.V. & KRAAY, G.W. 1977. Continuous plankton records : changes in the plankton of the North Sea and its eutrophic southern Bight from 1948 to 1975. Netherlands J. Sea. Res. 11 (3-4) : 334-364.
- GILL, C. & HARRIS, R.P. 1987. Behavioural response of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Temora longicornis* to dinoflagellates. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 67 (4) : 785-801.
- GILSON, H.C. 1937. The nitrogen cycle. Scient. Rep. John Murray Exped. 2 (2) : 21-81.
- GOODMAN, D.K. 1987. Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments. In F.J.R. Taylor (Edit.), The biology of dinoflagellates, 649-722. Blackwell, Oxford etc.
- GOWEN, R.J. 1987. Toxic phytoplankton in Scottish coastal waters. Rapp. Proc. verb. C.I.E.M. 187 : 89-93.
- GRALL, J.-R. 1976. Sur une "eau colorée" à *Gyrodinium aureolum* Hulburt observée en Manche. Trav. Stat. biol. Roscoff, n. Sér. 232 : 19-22.
- GRALL, J.R. 1977. Phytoplankton. In : Etude écologique d'avant-projet sur le site d'Erdeven (Morbihan). Rapport CNEXO-EDF. pp : 185-193.
- GRAN, H.H. 1902. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. norw. Fish. mar. Invest. 2 (5) : 1-222, pl. 1.
- GRANÉLI, E., EDLER, L., GEDZIOROWSKA, D. & NYMAN, U. 1985. Influence of humic and fulvic acids on *Prorocentrum minimum* (Pav.) J. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), Toxic dinoflagellates. 201-206. Elsevier, New York etc.
- GRANÉLI, E., PERSSON, H. & EDLER, L. 1986. Connection between trace metals, chelators and red tide blooms in Laholm Bay, S.E. Kattegat. An experimental approach. Mar. environm. Res. 18 : 61-78.
- GRIFFITHS, A.B., DENNIS, R. & POTTS, G.W. 1979. Mortality associated with a phytoplankton bloom off Penzance in Mounts Bay. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 59 (2) : 520-521.
- GRIMM, N. & WEISSE, T. 1985. Die Temperaturabhängigkeit des Wachstums von *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Batchkulturen. Helgoländer Meeresunters. 39 (2) : 201-211.
- GROSS, J. 1988. A red tide out break in Cork Harbour, July, 1987. Red tide Newsletter, Sherkin Island Marine Station 1 (1) : 4.
- GROSSEL, H. 1981. Phytoplankton. In : Etude de Surveillance écologique sur le site de Paluel. Rapport final 2e Cycle. CNEXO-EDF. pp : 15-26.
- GROSSEL, H. 1985. Le milieu marin, un milieu vivant et fluctuant : perception par les populations littorales du nord de la France d'un phénomène planctonique caractérisé. Actes du Colloque "Milieux et Sociétés"; Soc. ethnol. France, Boulogne 1984, Cahiers CETMA 2 : 93-97.
- GROSSEL, H. 1990. Contribution à la réflexion sur le problème de l'eutrophication des eaux littorales par les nutriments. Comm. Littoral, Comité de Bassin Artois-Picardie. 13 p. (non publié).

BIBLIOGRAPHIE

- GROSSEL, H. & DELESMONT, R. 1986. Le microflagellé *Phaeocystis* et la production hétérotrophe bactérienne marine. 2ème Colloque intern. Bactériologie, Brest 1984. Actes Colloques Ifremer 3 : 351-359.
- GUILLARD, R.R.L. & HELLEBUST, J.A. 1972. Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis pouchetii*. J. Phycol. 7 [1971] (4) : 330-338.
- HABAS, E.J. & GILBERT, C. 1975. A preliminary investigation of the economic effects of the red tide of 1973-1974 on the west coast of Florida. In V. R. LoCicero (Édit.), First international conference on toxic dinoflagellate blooms, 499-505. Massachusetts Sci. Technol. Found., Wakefield.
- HALIM, Y. 1960. *Alexandrium minutum* nov. g. nov. sp. Dinoflagellé provoquant des "eaux rouges". Vie Milieu 11 (1) : 102-105.
- HALLEGRAEFF, G.M. 1983. Scale-bearing and loricate nanoplankton from the east Australian current. Bot. mar. 26 (11) : 493-515.
- HALLEGRAEFF, G.M., LUCAS, I.A.N. 1988. The marine dinoflagellate genus *Dinophysis* (Dinophyceae photosynthetic, neritic and non-photosynthetic, oceanic species). Phycologia 27 (1) : 25-42.
- HALLEGRAEFF, G.M., STEFFENSEN, D.A. & STANLEY, S.O. 1988a. Red tide by *Alexandrium minutum* in south Australia. Red tide Newsletter, Sherkin Island Marine Station 1 (1) : 3.
- HALLEGRAEFF, G.M., STEFFENSEN, D.A. & WETHERBEE, R. 1988b. Three estuarine Australian dinoflagellates that can produce paralytic shellfish toxins. J. Plankton Res. 10 (3) : 533-541.
- HAMANO Y., KINOSHITA, Y. & YASUMOTO T. 1985. Suckling mice assay for diarrhetic shellfish poisoning toxins. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), Toxic dinoflagellates, 383-388. Elsevier, New York etc.
- HAMEL, G. 1930. Chlorophycées des côtes françaises. Revue algol. 5 (1) : 1-54.
- HANSEN, V.K. & SARMA, A.H.V. 1969. On a *Gymnodinium* red water in the eastern North Sea during autumn 1968 and accompanying fish mortality with notes on the oceanographic conditions. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M. / 21 : 10 pp.
- HARDING, L.W.Jr. 1988. The time-course of photoadaptation to low light in the dinoflagellate *Prorocentrum mariae-lebouriae*. J. Phycol. 24 (2) : 274-281.
- HARDING, L.W.Jr. & COATS, D.W. 1988. Photosynthetic physiology of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) during its subpycnocline transport in Chesapeake Bay. J. Phycol. 24 (1) : 77-89.
- HARDING, L.W.Jr., MALLONEE, M.E. & HENDERSON, K.W. 1989. Spectral distribution and species-specific photosynthetic performance of natural populations of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) in the Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52 (3) : 261-272.
- HARDING, L.W.Jr., MEESON, B.W. & TYLER, M.A. 1983. Photoadaptation and diel periodicity of photosynthesis in the dinoflagellate *Prorocentrum mariae-lebouriae*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13 (1) : 73-85.
- HATA, M., ABE, S. & HATA, M. 1982. Occurrence of peridinin-chlorophyll a protein complex in the red tide dinoflagellate *Prorocentrum micans*. Bull. jap. Soc. scient. Fish. 48 : 459-461.
- HELM, M.M., HEPPER, B.T., SPENCER, B.E. & WALNE, P.R. 1974. Lugworm mortalities and a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in the eastern Irish Sea, autumn 1971. J. mar. Biol. Ass. U.K. 54 (4) : 857-869.
- HICKEL, W. 1984. Seston in the Wadden Sea of Sylt (German Bight, North Sea). Netherlands J. Sea Res. Publ. Ser. 10 : 113-131.
- HICKEL, W., HAGMEIER, E. & DREBES, G. 1971. *Gymnodinium* blooms in the Helgoland Bight (North Sea) during August, 1968. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 22 (3-4) : 401-416.
- HIROISHI, S., UCHIDA, A., NAGASAKI, K. & ISHIDA, Y. 1988. A new method for identification of inter- and intra-species of the red tide algae *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* (Raphidophyceae) by means of monoclonal antibodies. J. Phycol. 24 (3) : 442-444.
- HIROISHI, S., UCHIDA, A., NAGASAKI, K. & ISHIDA, Y. 1989. A new method for identification of red tide algae *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* by means of monoclonal antibodies. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 299-300. Elsevier, New York etc.
- HOLLIGAN, P.M. 1979. Dinoflagellates blooms associated with tidal fronts around the British Isles. In D.L. Taylor & et H.H. Seliger (Edit.), Toxic dinoflagellate blooms, 249-256. Elsevier, New York.
- HOLLIGAN, P.M. 1981. Biological implications of fronts on the northwest European continental shelf. Phil. Trans. R. Soc. Lond. A302 (1472) : 547-562.
- HOLLIGAN, P.M. 1985. Marine dinoflagellate blooms - Growth strategies and environmental exploitation. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), Toxic dinoflagellates, 133-137. Elsevier, New York etc.
- HOLLIGAN, P.M. & HARBOUR, D.S. 1977. The vertical distribution and succession of phytoplankton in the western English Channel in 1975 and 1976. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 57 (4) : 1075-1093.

- HOLLIGAN, P.M., MADDOCK, L. & DODGE, J.D. 1980. The distribution of dinoflagellates around the British Isles in July 1977 : a multivariate analysis. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 60 (4) : 851-867.
- HOLLIGAN, P.M., TURNER, S.M. & LISS, P.S. 1987. Measurements of dimethyl sulphide in frontal regions. *Continental Shelf Res.* 7 (2) : 213-224.
- HONJO, T., YAMAMOTO, S., NAKAMURA, O. & YAMAGUCHI, M. 1990. Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development. In E. Granéli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 165-170. Elsevier, New York etc.
- HONSELL, G. & TALARICO, L. 1985. The importance of flagellar arrangement and insertion in the interpretation of the theca of *Prorocentrum* (Dinophyceae). *Bot. Mar.* 28 (1) : 15-21.
- HORNEL, R.A., POSTEL, J.R. & RENDEL, J.E. 1990. Noxious phytoplankton blooms in western Washington waters. In E. Granéli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 171-176. Elsevier, New York etc.
- HOSAKA, M. 1990. The occurrence of *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi in Tokyo Bay, Japan. *Bull. Plankton Soc. Jap.* 37 (1) : 69-75 incl. pl. 1.
- HULBURT, E.M. 1957. The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biol. Bull., mar. biol. Lab. Woods Hole* 112 (2) : 196-219.
- HULBURT, E.M. 1965. Three closely allied dinoflagellates. *J. Phycol.* 1 (2) : 95-96.
- HUNTLEY, M., TANDE, K. & EILERTSEN, H.C. 1987. On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot). II. Grazing rates of *Calanus hyperboreus* (Kroyer) on diatoms and different size categories of *Phaeocystis pouchetii*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 110 (3) : 197-212.
- IGARASHI, T. 1985. Sanriku coasts. In : *Biology and ecology of shellfish poisoning plankton* (Y. Fukuyo Edit.), *Bull. Jap. Assoc. Sci. Fish. ser.*, 56 : 71-81 [en japonais].
- IGARASHI, T. 1986. Occurrence of *Dinophysis fortii*, a dinoflagellate responsible for diarrhetic shellfish poisoning at Kesenuma bay. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 48 : 137-144 [en japonais].
- ISHIGE, M., TAZAWA, T. & SATOH, N. 1986. An examination on the diarrhetic toxicity of scallops. *Rep. Hokkaido Inst. Public Health* 36 : 9-15.
- ISHIMARU, T., TAKEUCHI, T., FUKUYO, Y. & KODAMA, K. 1989. The selenium requirement of *Gymnodinium nagasakiense*. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*, 357-360. Elsevier, New York etc.
- ISHIZUKA, M., TSUBOI, K., OGUSHI, M. 1986. Pattern recognition of marine phytoplankton, *Dinophysis*. *J. Inst. image electron Engineers of Japan (Gazo Denshi Gakkaishi)* 15 (5) : 514-520 [en japonais].
- IWASAKI, H. 1979a. Physiological ecology of red tide flagellates. In M. Levandowski & S.H. Hutner (Edit.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. 1 : 357-393. Academic Press, New York.
- IWASAKI, H. 1979b. The physiological characteristics of neritic red tide flagellates. In D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.), *Toxic dinoflagellate blooms*, 95-100. Elsevier/North Holland, New York etc.
- IWASAKI, J. 1986a. The mechanism of mass occurrence of *Dinophysis fortii* along the coast of Ibaraki Prefecture. *Bull. Tohoku. Reg. Fish. Res. Lab.* 48 : 125-136 [en japonais].
- IWASAKI, J. 1986b. The relationship between the distribution of *Dinophysis fortii* and physical processes in the coastal waters of Ibaraki Prefecture. *Bull. Tokai bloc conference of early stage fishes and plankton Investigators, Fisheries Agency*, 6 : 89-99 [en japonais].
- IWASAKI, J. & KUSANO, K. 1985. Kashimanada. In Y. Fukuyo (Edit.), *Biology and ecology of shellfish poisoning plankton*, 82-97. *Bull. Jap. Assoc. Sci. Fish., Ser.* 56 [en japonais].
- JAHNKE, J. 1989. The light and temperature dependence of growth rate and elemental composition of *Phaeocystis globosa* Scherffel and *P. pouchetii* (Har.) Lager. in batch cultures. *Netherl. J. Sea Res.* 23 (1) 15-21.
- JAHNKE, J. & BAUMANN, M.E.M. 1986. Die marine Planktonalge *Phaeocystis globosa*. *Mikrokosmos* 75 (2) : 357-359.
- JAHNKE, J. & BAUMANN, M.E.M. 1987. Differentiation between *Phaeocystis pouchetii* (Har.) Lagerheim and *Phaeocystis globosa* Scherffel, I. Colony shapes and temperature tolerances. *Hydrobiol. Bull.* 21 (2) : 141-147.
- JENKINSON, I.R. 1989. Increases in viscosity at low shear rate may kill fish in some blooms. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*, 435-438. Elsevier, New York etc.
- JENKINSON, I.R. & CONNORS, P.P. 1980. The occurrence of the red tide organism *Gyrodinium aureolum* Hulbert (Dinophyceae) around the south and west of Ireland in August and September 1979. *J. Sherkin Isl.* 1 : 127-145.
- JINGZHONG, Z., LIPING, D. & BAOPING, Q. 1985. Preliminary studies on eutrophication and red tide problems in Bohai Bay. *Hydrobiologia* 127 : 27-30.

BIBLIOGRAPHIE

- JOICHEM, F. 1987. Zur Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Ultraplanktons in der Kieler Bucht. Dipl. Thesis Univ. Kiel.
- JOICHEM, F. 1989. Distribution and importance of autotrophic ultraplankton in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53 (2) : 153-168.
- JOICHEM, F. & BABENERD, B. 1989. Naked *Dictyocha speculum* a new type of phytoplankton bloom in the western Baltic. *Mar. Biol.* 103 (3) : 373-379.
- JOIRIS, C., BILLEN, G. LANCELOT, C., DARO, M.H., MOMMAERTS, J.P., BERTELS, A., BOSSICAUT, M. & NIJS, J. 1982. A budget of carbon cycling in the belgian coastal zone : relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Netherlands J. Sea Res.* 16 : 260-275.
- JONES, K.J., AYRES, P., BULLOCK, A.M., ROBERTS, R.J. & TETT, P. 1982. A red tide of *Gyrodinium aureolum* in sea lochs of the Firth of Clyde and associated mortality of pond-reared salmon. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 62 (4) : 771-782.
- JONES, P.G.W. & HAQ, S.M. 1963. The distribution of *Phaeocystis* in the eastern Irish Sea. *J. Conseil* 28 (1) : 8-20.
- JÖRGENSEN, E. 1923. Mediterranean Dinophysiaceae. *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. Mediter. (Biol.)* 2 : 1-48.
- KARENTZ, D. 1983. Patterns of DNA synthesis and cell division in marine dinoflagellates. *J. Protozool.* 30 (3) : 581-588.
- KARUNASAGAR, I., SEGAR, K., KARUNASAGAR, I. 1989a. Incidence of PSP and DSP in shellfish along the coast of Karnataka state (India). In T. Okaichi *et al.* (Edit.), : Red tides, Biology, Environmental Science and Toxicology : 61-64. Elsevier, New York etc.
- KARUNASAGAR, I., SEGAR, K., KARUNASAGAR, I. 1989b. Potentially toxic dinoflagellates in the shellfish harvesting areas along the coast of Karnataka state (India). In : Red tides : Biology, Environmental Science and Toxicology (T. Okaichi, D.M. Anderson and T. Nemoto Eds). Elsevier : 65-68.
- KASHKIN, N.I. 1964 [Material on the ecology of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim, 1893 (Chrysophyceae). II. Habitat and specifications of biogeographical characteristics.] *Okeanologija* 3 (4) : 697-705 [en Russe].
- KAT, M. 1979. The occurrence of *Prorocentrum* species and coincidental gastro-intestinal illness of mussel consumers. In D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.) *Toxic dinoflagellate blooms*, 215-220. Elsevier/North Holland, New York etc.
- KAT, M. 1983. *Dinophysis acuminata* blooms in the Dutch coastal area related to diarrhetic mussel poisoning in the Dutch Waddensea. *Sarsia* 68 (1) : 81-84.
- KAT, M. 1984. Diarrhetic mussel poisoning. Measures and consequences in the Netherlands. ICES, Special meeting on causes, dynamics and effects of exceptional marine blooms and related events. Copenhagen, 4-5 oct., 1984. 10 pp.
- KAT, M. 1985. *Dinophysis acuminata* blooms, the distinct cause of Dutch mussel poisoning. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellates*, 73-77. Elsevier, New York etc.
- KAT, M. 1989. Toxic and non-toxic dinoflagellate blooms on the Dutch coast. In T. Okaichi *et al.* (Edit.) *Red tides, biology, environmental science, and toxicology*, 73-76. Elsevier, New York etc.
- KAT, M., SPEUR, J. & OTTE, P.F. 1982. Diarrhetic mussel poisoning in the Netherlands related to the occurrence of *Dinophysis acuminata*. September-October 1981, ICES, CM 1982/E : 24 Marine Environmental Quality Committee.
- KATO, K., HAMAGUCHI, Y., FUKUI, H. & ISHIKAWA, E. 1976. Enzyme-linked immunoassay. *Europ. J. Biochem.* 62 : 285-292.
- KAUSS, H. 1967. Metabolism of isofloridoside (O-a-D-galactopyranosyl-(1-1)-glycerol) and osmotic balance in the fresh water alga *Ochromonas*. *Nature (London)* 214 : 1129-1130.
- KAYSER, H. 1970. Experimental-ecological investigations on *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) : cultivation and waste water test. *Helgoländer Meeresunters.* 20 (1-54) : 195-212.
- KIM, K.T. 1981. Le phytoplancton de l'étang de Berre : composition spécifique, biomasse et production. Relations avec les facteurs hydrologiques, les cours d'eau afférents et le milieu marin voisin (Méditerranée nord-occidentale). Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II, 243 p.
- KIMOR, B. 1981. The role of phagotrophic dinoflagellates in marine ecosystems. *Kieler Meeresforsch.* 5 : 164-173.
- KIMOR, B., MOIGIS, A.G., DOHMS, V. & STIEMEN, C. 1985. A case of mass occurrence of *Prorocentrum minimum* in the Kiel Fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 27 (1) : 209-215.
- KITE, G.C. & DODGE, J.D. 1988. Cell and chloroplast ultrastructure in *Gyrodinium aureolum* and *Gymnodinium galatheanum*. Two marine dinoflagellates containing an unusual carotenoid. *Sarsia* 73 : 131-138.
- KOFOID, C.A. & SKOGSBERG T. 1928. The Dinoflagellata : the Dinophysoideae *Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard.* 51 : 1-766.

- KOFOID, C.A. & SWEZY, O. 1921. The free-living unarmored Dinoflagellata. Mems Univ. Calif. 5 : 1-562, pl. 1-12.
- KONDO, K., SEIKE, Y. & DATE, Y. 1990a. Red tides in the brackish lake Nakanoumi (II). Relationships between the occurrence of *Prorocentrum minimum* red tide and environmental conditions. Bull. Plankton Soc. Jap. 37 (1) : 19-34.
- KONDO, K., SEIKE, Y. & DATE, Y. 1990b. Red tides in the brackish lake Nakanoumi (III). The stimulative effects of organic substances in the interstitial water of bottom sediments and in the excreta from *Skeletonema costatum* on the growth of *Prorocentrum minimum*. Bull. Plankton Soc. Jap. 37 (1) : 35-47.
- KORAY, T. & BUYUKISIK, B. 1988. Toxic dinoflagellate blooms in the harbour region of Izmir bay (Aegean sea). Rev. Int. Océanogr. méd. 91-92 : 25-42.
- KORNMAN, P. 1955. Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 5 (2) : 212-233.
- KORRINGA, P. & ROSKAM, R.T. 1961. An unusual case of mussel poisoning. Int. Cons. Explor. Sea. CM/Shellfish Committee 49. 2 pp.
- KROGH, P., EDLER L. & GRANÉLI, E. 1985. Outbreak of Diarrhetic Shellfish Poisoning on the West coast of Sweden. In D.M. Anderson *et al.*, (Edit.), Toxic dinoflagellates, 501-502. Elsevier, New York etc.
- KUMAGAI, M., YANAGI, T., MURATA, M., YASUMOTO, T., KAT M, LASSUS, P. & RODRIGUEZ-VAZQUEZ, J.A. 1986. Okadaic acid as the causative toxin of diarrhetic Shellfish Poisoning in Europe. Agric. Biol. Chem. 50 (11) : 2853-2857.
- LAFON, M., DURCHON, M. & SAUDRAY, Y. 1955. Recherches sur les cycles saisonniers du plancton. Annales Inst. Océanogr. 31 (3) : 125-230.
- LAGERHEIM, G. 1893. *Phaeocystis*, nov. gen. grundadt pa *Tetraspora poucheti* Har. Bot. Notiser 1893 (1) : 32-33.
- LAGERHEIM, G. 1896. Über *Phaeocystis pouchetii* (Har.) Lagerh., eine Plankton-Flagellate. Öfvers K. svenska Vet. Akad. Forhandl. 53 (4) : 277-288.
- LAM, C.W.Y. & HO, K.C. 1989. Red tides in Tolo harbour, Hong Kong. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 49-52. Elsevier, New York etc.
- LANCELOT, C. 1984. Metabolic changes in *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerheim during the spring bloom in Belgian coastal waters. Estuarine coastal Shelf Sci. 18 (5) : 593-600.
- LANCELOT, C. & BILLEN, G. (Edit.) 1990. Joint EEC project on the dynamics of *Phaeocystis* blooms in nutrient enriched coastal zones. 2nd annual progress report, February 1990. Univ. Libre Bruxelles, 87 p. (non publié ; s. presse sous une autre forme).
- LANCELOT, C., BILLEN, G., SOURNIA, A., WEISSE, T., COLIJN, F., VELDHUIS, M.J.W., DAVIES, A. & WASSMANN, P. 1987. *Phaeocystis* blooms and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. Ambio 16 (1) : 38-46.
- LANCELOT, C. & MATHOT, S. 1985. Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short- and long-term incubations with ¹⁴ C bicarbonate; II -*Phaeocystis pouchetii* colonial population. Mar. Biol. 86 (3) : 227-232.
- LANCELOT, C. & MATHOT, S. 1987. Dynamics of a *Phaeocystis* -dominated spring bloom in Belgian coastal waters. I - Phytoplanktonic activities and related parameters. Mar. Ecol. Progr. Ser. 37 (2-3) : 239-248.
- LANCELOT, C., MATHOT, S. & OWENS, N.J.P. 1986. Modelling protein synthesis, a step to an accurate estimate of net primary production : *Phaeocystis pouchetii* colonies in Belgian coastal waters. Mar. Ecol Progr. Ser. 32 (2-3) : 193-202.
- LANGLOIS, G. 1982. Etude courantologique et hydrologique de la région côtière située entre les îles de Belle-Ile et Noirmoutier. Thèse de 3ème cycle U.B.O., Brest, 195 p.
- LARSEN, J. & MOESTRUP, Ø. 1989. Guide to toxic and potent toxic marine algae. Fish Inspection Service, Ministry of Fisheries, Copenhagen, 61 p.
- LASSUS, P. 1983. Bilan des eaux colorées observées sur le littoral français entre 1975 et 1982. ICES, CM 1983/L : 29. Biological Oceanography Committee.
- LASSUS, P. 1988. Plancton toxique et plancton d'eaux rouges sur les côtes européennes. IFREMER/Nantes, 111 p.
- LASSUS, P., BARDOUIL, M., BERTHOMÉ, J.P., MAGGI, P., TRUQUET P. & LE DÉAN, L. 1988. Seasonal occurrence of *Dinophysis* sp. along the French coast between 1983 and 1987. Aquat. Living Resour. 1 : 155-164.
- LASSUS, P., BARDOUIL, M., TRUQUET, I., TRUQUET, P., LE BAUT, C. & PIERRE, M.J., 1985a. *Dinophysis acuminata* distribution and toxicity along the Southern Brittany coast (France) : correlation with hydrological parameters. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.). Toxic Dinoflagellates, 159-164. Elsevier, New York etc.
- LASSUS, P. & LE DÉAN, L. 1989. Rôle des oligo-éléments dans le développement des dinoflagellés marins : effet du fer chélaté sur la croissance de *Prorocentrum minimum*. Cryptogamie Algol. 10 (4) : 289-300.

BIBLIOGRAPHIE

- LASSUS, P., MAGGI, P. & BESSINETON, C. 1980. Les phénomènes d'eaux colorées de la Baie de Seine en 1978. *Science Pêche* 298 : 1-28.
- LASSUS, P., MAGGI, P., TRUQUET, I., TRUQUET, P., BARDOUIL, M., LARRAZABAL, M. 1986. Distribution of *Dinophysis cf. acuminata* and associated species, in Vilaine Bay, during Summer 1985. ICES.CM 1986 / L5 : 18 pp.
- LASSUS, P., MARTIN, A.G., MAGGI, P., BERTHOMÉ, J.P., LANGLADE, A. & BACHERE, E. 1985b. Extension du dinoflagellé *Dinophysis acuminata* en Bretagne sud et conséquences pour les cultures marines. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 47 (3-4) : 122-133.
- LASSUS, P., PRONIEWSKI, F., PIGEON, C., VERET, L., LE DÉAN, L., BARDOUIL, M. & TRUQUET, P. 1990. The diurnal vertical migration of *Dinophysis cf. acuminata* in an out door tank at Antifer (Normandy, France). *Aquat. Living Resources* 3 : 143-145.
- LASSUS, P., TRUQUET, P., LE DÉAN, L. & BARDOUIL, M., 1989. Hydrologie et distribution de *Dinophysis* en juin 1988 dans la frange côtière nord-Gascogne. Rapport IFREMER DERO-89-08-MR. 69 p.
- LEAHY, P. 1980. The effects of a dinoflagellate bloom in 1978 on the invertebrate fauna of the seashore in Dunmanus Bay, Co., Cork, Ireland. *J. Sherkin Isl.* 1 : 119-125.
- LE DOUX, M. & FREMY, J.M. 1988. Détermination par CLHP des toxines paralysantes lors de l'épisode toxique de l'aber Wrac'h (automne 1988). Rapport CNEVA-LCHA (1988), 8 p.
- LE DOUX, M., NEZAN, E., ERARD, E. & FREMY, J.M. 1990. Recent occurrence of paralytic shellfish poisoning (PSP) toxins from the north western coasts of France. NSA/SINA meeting, Williamsburg, Virginia, April 1-5 1990.
- LEE, J.S., IGARASHI, T., FRAGA, S., DAHL, E., HOVGAARD, P. & YASUMOTO, T. 1989. Determination of diarrhetic shellfish toxins in various dinoflagellate species. *J. appl. Phycol.* 1 : 147-152.
- LEE, J.S., TANGEN, K., DAHL, E., HOVGAARD, P. & YASUMOTO, T. 1988. Diarrhetic Shellfish Toxins in Norwegian Mussels. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54 (11) : 1953-1957.
- LEE, J.S., YANAGI, T., KENNA, R. & YASUMOTO, T. 1987. Fluorimetric determination of diarrhetic shellfish toxins by high-performance liquid chromatography. *Agric. Biol. Chem.* 51 (3) : 877-881.
- LEVINE, L., FUJIKI, H., YAMADA, K., OJIKI, M., GJIKA, H.B. & VAN VUNAKIS, H. 1988. Production of antibodies and development of a radioimmunoassay for okadaic acid. *Toxicon* 26 (12) : 1123-1128.
- LINDAHL, O. 1983. On the development of a *Gyrodinium aureolum* occurrence on the Swedish west coast in 1982. *Mar. Biol.* 77 (2) : 143-150.
- LINDAHL, O. 1985. Blooms of *Gyrodinium aureolum* along the Skagerrak coast - a result of the concentration of offshore populations ? In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellates*, 231-232. Elsevier, New York etc.
- LINDAHL, O. 1986. Offshore growth of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) — The cause of coastal blooms in the Skagerrak area ? *Sarsia* 71 (1) : 27-33.
- LOEBLICH, A.R. III & LOEBLICH, L.A. 1979. The systematics of *Gonyaulax* with special reference to the toxic species. In D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.), *Toxic dinoflagellates blooms*, 41-46. Elsevier Amsterdam.
- LOEBLICH, A.R. III, LOEBLICH, L.A., TAPPAN, H. & LOEBLICH, A.R. Jr. 1968. Annotated index of fossil and recent silicoflagellates and ebridians. With descriptions and illustrations of validly proposed taxa. *Geol. Soc. Am. Mem.* 106 : ix-319 p.
- LOEBLICH, A.R. III, SHERLEY, J.L. & SCHMIDT, R.J. 1979. The correct position of flagellar insertion in *Prorocentrum* and description of *Prorocentrum rathymum* sp. nov. (Pyrrophyta). *J. Plankton Res.* 1 (2) : 113-120.
- LOZAN, J.J., LENZ, W., RACHOR, E., WATERMANN, B. & WESTERNHAGEN, H. von (Edit.) 1990. Warnsignale aus der Nordsee, 432 p. Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- LUBBERS, G.W., GIESKES, W.W.C., CASTILHO, P. de, SALOMONS, W. & BRIL, J. 1990. Manganese accumulation in the high pH microenvironment of *Phaeocystis* sp. (Haptophyceae) colonies from the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59 (3) : 285-293.
- LUCAS, C.E. 1942. Continuous plankton records : phytoplankton in the North Sea 1938-39. II. Dinoflagellates, *Phaeocystis* etc. *Hull Bull. mar. Ecol.* 2 (9) : 47-70, pl. 39-62.
- MACKENZIE, L. 1990. Observations on the ecology of *Dinophysis* spp. in New Zealand. 1986-89. In : *Toxic marine phytoplankton*. Symp. Lünd (Suède). 26-30 juin 1989. Abstracts.
- MAC LEAN, J.L. 1979. Indopacific red tides. In F.J.R. Taylor & H.H. Seliger (Edit.), *Toxic Dinoflagellate blooms*, 173-178. Elsevier North-Holland. New York etc.
- MAGGI, P., LASSUS, P., LARRAZABAL, M.A., ETIENNE, M., PEZERON, A., MORNET, F. & SOULARD, L., 1988. Facteurs hydroclimatiques et apparitions d'eaux colorées en baie de Vilaine durant l'année 1987. Rapport IFREMER, DERO-88-06-MR. 70 pp.

- MAHONEY, J.R., OLSEN, P. & COHN, M. 1990. Blooms of a dinoflagellate *Gyrodinium cf. aureolum* in New Jersey coastal waters and their occurrence and effects worldwide. *J. coastal Res.* 6 (1) : 121-135.
- MANTOURA, R.F.C. & LLEWELYN, C.A. 1983. The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Anal. Chim. Acta* 151 : 297-314.
- MAPLES, R.S., CRUZE, M.D. & DONAHOE, R. III. 1983. Observations on "red tide" organisms in coastal waters of southwestern Louisiana. *Northeast Gulf Science* 6 (2) : 157-160.
- MARANDA, L. & SHIMIZU, Y. 1987. Diarrhetic Shellfish Poisoning in Narragansett Bay. *Estuaries* 10 (4) : 298-302.
- MARASOVIC, I., PUCHER-PETKOVIC, T. & PETROVA-KARADJOVA, V. 1990. *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) in the Adriatic and Black Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 70 (2) : 473-476.
- MARCAILLOU-LE BAUT, C. & BERTHOMÉ, J.P. 1990. Toxins of phytoplankton origin in marine products : shellfish control measurements in continental Europe. In : *Algal Toxins in Seafood and Drinking water*. Academic Press-London. (Sous-presse).
- MARCAILLOU-LE BAUT, C., LE DEAN, L. & TRUQUET, P. 1985. Validité du test souris pour le contrôle routinier de secteurs mytilicoles contaminés par la toxine de *Dinophysis*. Cas particulier de la Vilaine. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 47 [1983] (3-4) : 158-165.
- MARCAILLOU-LE BAUT, C., LUCAS, D. & LE DEAN, L. 1985. *Dinophysis acuminata* toxin : status of toxicity bioassays in France. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellates*, 485-488. Elsevier, New York etc.
- MARCAILLOU-LE BAUT C. & MASSELIN, P. 1989. Recent data on diarrhetic shellfish poisoning in France. In E. Granéli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 487-492. Elsevier, New York etc.
- MARGALEF, R., 1956. Estructura y dinamica de la "purga de mar" en la Ria de Vigo. *Inv. Pesquera* 5 : 113-134.
- MARGALEF, R. 1969. Composición específica del fitoplancton de la costa catalano-levantina (Mediterraneo occidental) en 1962-1967. *Inv. Pesquera* 33 : (1) 345-379.
- MARGALEF, R. 1984. Le plancton de la Méditerranée. *La Recherche* 158 (15) : 1082-1094.
- MARINO, J., CAMPOS, M.J., NUNES, M.T. & IGLESIAS, M.L. 1985. Variación estacional de los factores ambientales y del fitoplancton en la zona de Lorbé (Ria de Ares y Betanzos) en 1978. *Bolm Inst. Esp. Oceanogr.* 2 (1) : 88-99.
- MARTIN, G.W. 1929. Dinoflagellates from marine and brackish waters of New Jersey. *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist.* 12 : 556-558.
- MATSUMURA, S., FUKUSHIMA, H. & SUGIMORI, Y. 1989. Remotely sensed phytoplankton pigment concentrations around Japan using the Coastal Zone Color Scanner. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*, 185-188. Elsevier, New York etc.
- MATSUMURA, S. & YOKOTA, M. 1989. Aircraft remote sensing for red tide observations. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*, 193-196. Elsevier, New York etc.
- MATSUOKA, K., IIZUKA, S., TAKAYAMA, H., HONJO, T., FUKUYO, Y. & ISHIMARU, T. 1989. Geographic distribution, of *Gymnodinium nagasakiense* Takayama & Adachi around West Japan. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), *Red tides. Biology, environmental science, and toxicology*, 101-104. Elsevier, New York etc.
- MENESGUEN, A., LASSUS, P., DE CREMOUX, F. & BOUTIBONNES, L. 1990. Modelling *Dinophysis* blooms : a first approach. In E. Granéli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 195-200. Elsevier, New York etc.
- MENTZEL, J.C. 1689. *Convulsiones totius corporis et varia gravia symptomata ab esu mytilorum*. *Miscellanea curiosa, Ephem. germ. Acad. imper. Leopold. Naturae Curiosae, Nuremberg, Decur.* 2 (8) : 493-494.
- MER, G. 1986. Traitement mathématique des données hydrologiques acquises en baie de Vilaine en 1984 et 1985. *Rapp. interne IFREMER-DERO-86-08-MR*, 71 pp.
- MIHNEA, P.E. 1979. Some specific features of dinoflagellate *Exuviaella cordata* Ost. blooming. In D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.), *Toxic dinoflagellate blooms*, 77-82. Elsevier/North Holland, New York etc.
- MOAL, J., MARTIN-JEZEQUEL, V., SAMAIN, J.F. & POULET, S.A. 1987. Interspecific and intraspecific variability of the chemical composition of marine phytoplankton. *Oceanol. Acta* 10 (3) : 339-346.
- MOESTRUP, Ø. & LARSEN, J. 1990. Some comments on the use of the generic names *Ptychodiscus* and *Alexandrium*. In E. Granéli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 78-81. Elsevier, New York etc.
- MOESTRUP, Ø. & THOMSEN, H.A. 1990. *Dictyocha speculum* Ehrenberg (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. *Biologiske Skrifter* 37 : 1-57 incl. pl. 1-16.
- MONTRESOR, M., MARINO, D., ZINGONE, A. & DAFNIS, G. 1990. Three *Alexandrium* species from coastal tyrrhenian waters (Mediterranean sea). In E. Granéli *et al.* (Edit.), *Toxic marine phytoplankton*, 82-87. Elsevier, New York etc.

BIBLIOGRAPHIE

- MORALES-LOO, M.R. 1988. Effets des hydrocarbures sur le phytoplancton marin. Thèse Doct. Univ., Univ. Aix-Marseille II, 185 p.
- MORIN, P., BIRRIEN, J.-L. & LE CORRE, P. 1989. The frontal systems in the Iroise Sea : development of *Gyrodinium aureolum* Hulbert on the inner front. In J. D. Ros (Edit.), Topics in marine biology. Scient. mar. 53 (2-3) : 215-221.
- MORRIS, A.W. 1971. Trace metal variations in sea water of the Menai Straits caused by a bloom of *Phaeocystis*. Nature 233 (5319) : 427-428.
- MURAKAMI, Y., OSHIMA, Y. & YASUMOTO, Y. 1982. Identification of Okadaic acid as a toxic component of a marine dinoflagellate : *Prorocentrum lima*, Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 48 (11) : 69-72.
- MURATA, M., KUMAGAI, M., LEE, J.S. & YASUMOTO, T. 1987. Isolation and structure of yessotoxin, a novel polyether compound implicated in Diarrhetic Shellfish Poisoning. Tetrahedron Letters 28 (47) : 5869-5872.
- MURATA, M., SANO, M., IWASHITA, T., NAOKI, H. & YASUMOTO, T. 1986. The structure of Pectenotoxin-3 a new constituent of Diarrhetic Shellfish Toxins. Agric. Biol. chem. 50 (10) : 2693-2695.
- MURATA, M., SHIMATANI, M., SUGITANI, H., OSHIMA, Y. & YASUMOTO, T. 1982. Isolation and structural elucidation of the causative toxin of the Diarrhetic Shellfish Poisoning. Bull. Jap. Soc. Fish. 48 (4) : 549-552.
- NAKAZIMA, M. 1965a. Studies on the source of shellfish poison in Lake Hamana. I Relation of the abundance of a species of Dinoflagellata, *Prorocentrum* sp. to shellfish toxicity. Bull. jap. Soc. scient. Fisheries 31 (3) : 198-203.
- NAKAZIMA, M. 1965b. Studies on the source of shellfish poison in Lake Hamana. II. Shellfish toxicity during the "red-tide". Bull. jap. Soc. scient. Fisheries 31 (3) : 204-207.
- NAKAZIMA, M. 1965c. Studies on the source of shellfish poison in Lake Hamana. III. Poisonous effects of shellfish feeding on *Prorocentrum* sp. Bull. jap. Soc. scient. Fisheries 31 (4) : 280-283.
- NAKAZIMA, M. 1968. Studies on the source of shellfish poison in Lake Hamana. IV. Identification and collection of the noxious dinoflagellate. Bull. jap. Soc. scient. Fisheries 34 : 130-132.
- NETTER, A. & RIBADEAU-DUMAS, L. 1907a. Accidents toxiques à forme paralytique consécutifs à l'ingestion de moules. Examens bactériologiques et inoculations. C. r. Soc. Biol. 63 : 81-83.
- NETTER, A. & RIBADEAU-DUMAS, L. 1907b. Accidents toxiques à forme paralytique consécutifs à l'ingestion de moules. Disparition progressive de la toxicité. Relations antérieures. Origine de la toxicité des moules. C. r. Soc. Biol. 63 : 81-83.
- NETTER, A. & RIBADEAU-DUMAS, L. 1907c. Tableau rassemblant les faits publiés d'intoxication à forme paralytique après ingestion des moules. C. r. Soc. Biol. 63 : 263-264.
- NEUER, S. 1986. Okologische Beobachtungen an Sommerlichen Planktongemeinschaften in der Kieler Bucht. Dipl. Arb. Univ. Kiel, 76 p.
- NEZAN, E. 1989a. Episode toxique en baie de Morlaix, été 1989. Note IFREMER, CSRU n° 471, 18 p.
- NEZAN, E. 1989b. *Alexandrium* sp. sur le littoral du Finistère (été 1989). Note IFREMER, CSRU n° 542, 8 p.
- NEZAN, E. & LE DOUX, M. 1989. Red tide by *Alexandrium minutum* in France. Red tide newsletter, Sherkin Island Marine Station 2 (1) : 2-3.
- NEZAN, E. & PICLET, G. 1989. Alerte aux coquillages empoisonnés. La Recherche 20 (212) : 956-957.
- NONOMURA, F., IWATA, Y., NAKAYA, K. & SUGITANI, A. 1983. An outbreak of food poisoning due to diarrhetic shellfish poison in Gifu Prefecture. J. Food Hygienic. Soc. Jap. 24 (6) : 573-578 [en japonais].
- NONOMURA, F. & SUGITANI, A. 1985. Basic studies of determination of diarrhetic shellfish poison by using *Tetrahymena pyriformis*. J. Food Hygienic Soc. Jap. 26 (5) : 437-442 [en japonais].
- NOTHIG, E.M. 1984. Experimentelle Untersuchungen an natürlicher Plankton populationen unter besonderer Berücksichtigung heterotrophen organismen. Dipl. Arb. Univ. Kiel, 108 p.
- ODUM, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164 (3877) : 262-270.
- OKAICHI, T. 1983. Marine environmental Studies on outbreaks of red tides in Neritic waters. J. oceanogr. Soc. Japan. 39 : 267-278 [en japonais].
- OKAICHI, T. 1989. Red tide problems in the Seto inland sea, Japan. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 137-142. Elsevier, New York etc.
- OKAICHI, T., ANDERSON, D.M. & NEMOTO, T. (Edit.) 1989. Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, xii-489 p. Elsevier, New York etc.

- OKAICHI, T. & IMATOMI, Y. 1979. Toxicity of *Prorocentrum minimum* var. *mariae-lebouriae* assumed to be a causative agent of short-necked clam poisoning. In: D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.) Toxic dinoflagellate blooms, 385-388. Elsevier/North Holland, New York etc.
- OSHIMA, Y., HIROTA, M., YASUMOTO, T., HALLEGRAEFF, G.M., BLACKBURN, S.I. & STEFFENSEN, D.A. 1989. Production of paralytic shellfish toxins by the dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim from Australia. Nippon Suisan Gakkaishi [Bull. jap. Soc. scient. Fish.] 55 (5) : 925.
- OSTENFELD, C.H. 1913. De danske farvandes Plankton i aere 1898-1901. Phytoplankton og protozoer. I. Phytoplanktonets livskaar og biologi. K. Danske Skrif., Math.-naturv. Kl. 9 (2) : 113-478.
- O'SULLIVAN, A.J. 1978. Red tide on the south coast of Ireland. Mar. Poll. Bull. 9 : 315-316.
- OTTWAY, B.M., PARKER, M., McGRATH, D. & CROWLEY, M. 1979. Observations of a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert on the south coast of Ireland, summer 1976, associated with mortalities of littoral and sublittoral organisms. Ir. Fish. Invest., Ser. B, 18 : 1-9.
- OVIATT, C., LANE, P., FRENCH, F. III & DONAGHAY, P. 1989. Phytoplankton species and abundance in response to eutrophication in coastal marine mesocosms. J. Plankton Res. 11 (6) : 1223-1244.
- OWENS, N.J.P., COOK, D., COLEBROOK, J.M., HUNT, H. & REID, P.C. 1989. Long-term trends in the occurrence of *Phaeocystis* sp. in the North-East Atlantic. J. mar. biol. Ass. U.K. 69 (4) 813-821.
- OZAKA, Y. 1984. Rapport annuel des laboratoires préfectoraux. Fisheries Agency, 8 p. [en japonais].
- OZAKA, Y. 1985. Mutsu bay. In Y. Fukuyo (Edit.), Biology and ecology of Shellfish poisoning plankton. Bull. Jap. Assoc. Sci. Fish., Fish. Ser. 56 : 59-70 [en japonais].
- PAASCHE, E., BRYCESON, I. & TANGEN, K. 1984. Interspecific variation in dark nitrogen uptake by dinoflagellates. J. Phycol. 20 (3) : 394-401.
- PAFFENHÖFER, G.A. 1976. Feeding growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. Limnol. Oceanogr. 21 (1) : 39-50.
- PARKE, M. & BALLANTINE, D. 1957. A new marine dinoflagellate: *Exuviaella mariae-lebouriae* n. sp. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 36 (3) : 643-650.
- PARKE, M., GREEN, J.C. & MANTON, I. 1971. Observations on the fine structure of zooids of the genus *Phaeocystis* (Haptophyceae). J. mar. biol. Ass. U.K. 51 (4) : 927-941, pl. 1-6.
- PARKER, M., DUNNE, T. & McARDLE, J. 1982. Exceptional marine blooms in Irish coastal waters. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M. / L44 : 10 pp.
- PARKER, M. & TETT, P. (Edit.) 1987. Exceptional plankton blooms. Rapp. Proc. verb. C.I.E.M. 187 : 1-114.
- PARTENSKY, F. 1989. Stratégies de croissance et toxicité de deux Dinoflagellés responsables d'"eaux colorées" : *Gyrodinium* cf. *aureolum* et *G.* cf. *nagasakiense*. Thèse Doct. Univ. Paris 6, 165 p.
- PARTENSKY, F., LE BOTERFF, & VERBIST, J.F. 1989. Does the fish-killing dinoflagellate *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* produce cytotoxins ? J. mar. Biol. Ass. U.K. 69 (3) : 501-509.
- PARTENSKY, F. & SOURNIA, A. 1986. Le Dinoflagellé *Gyrodinium* cf. *aureolum* dans le plancton de l'Atlantique nord : identification, écologie, toxicité. Cryptogamie Algologie 7 (4) : 251-275.
- PARTENSKY, F. & VAULOT, D. 1989. Cell size differentiation of the bloom-forming dinoflagellate *Gymnodinium* cf. *nagasakiense*. J. Phycol. 25 (4) : 741-750.
- PARTENSKY, F., VAULOT, D., COUTÉ, A. & SOURNIA, A. 1988. Morphological and nuclear analysis of the bloom-forming dinoflagellates *Gyrodinium* cf. *aureolum* and *Gymnodinium nagasakiense*. J. Phycol. 24 (3) : 408-415.
- PATRITI, G. 1976. Structure et fonctionnement de la partie planctonique dans l'écosystème des zones fermées et semi-fermées des ports de Marseille (dystrophie et pollution). Thèse Doct. ès Sc., Univ. Aix-Marseille II, 202 p.
- PAULMIER, G. 1969. Microplancton des rivières de Morlaix et de la Penzé. Rev. Trav. Pêches marit. 33 (3) : 311-332.
- PAULMIER, G. 1972. Seston, phytoplankton, et microphytobenthos en rivière d'Auray. Leur rôle dans le cycle biologique des huîtres *Ostrea edulis* L. Thèse Doct. Univ. de Provence. Centre de Marseille St Charles. 142 pp.
- PAULMIER, G. & JOLY, J.P. 1985. Manifestations de *Dinophysis acuminata* sur le littoral normand. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 47 (3-4) : 149-157.
- PAVILLARD, J. 1916. Recherches sur les Péridiniens du golfe du Lion. Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier, Sér. mixte 4 : 9-68.
- PAVILLARD, J. 1936. Les Péridiniens et Diatomées de la mer de Monaco pendant les années 1909, 1910 et 1911. Bull. Inst. oceanogr. Monaco 712 : 1-6.

BIBLIOGRAPHIE

- PÉRÈS, J.M., LABORDE, P. ROMANO, J.-C. & SOUZA-LIMA, Y. de. 1986. Eau rouge à *Noctiluca* sur la côte de Provence en juin 1984. Essai d'interprétation dynamique. Ann. Inst. océanogr., n. Sér. 62 (1) : 85-116.
- PETERS, N. 1928. Beiträge zur Plankton der Völkerung des Weddellsee, III - Die Peridineen Bevölkerung der Weddellsee mit besonderer Berücksichtigung der Wachstums- und Variationsformen. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 21 (1-2) : 17-146 + tabl.
- PIANKA, E.R. 1970. On *r* - and *K* - selection. Amer. Naturalist 104 (940) : 592-597.
- PIETERS, H., KLUYTMANS, J.H., ZANDEE, D.I. & CADÉE, G.C. 1980. Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. Netherlands J. Sea Res. 14 (3-4) : 349-361.
- PINGREE, R.D. & GRIFFITHS, D.K. 1978. Tidal fronts on the shelf seas around the British Isles. J. geophys. Res. 83 (C9) : 4615-4622.
- PINGREE, R.D., PUGH, P.R., HOLLIGAN, P.M. & FOSTER, G.R. 1975. Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. Nature 258 (5537) : 672-677.
- POTTS, G.W. & EDWARDS, J.M. 1987. The impact of a *Gyrodinium aureolum* bloom on inshore young fish populations. J. mar. Biol. Ass. U.K. 67 (2) : 293-297.
- POUCHET, G. 1892. Sur une algue pélagique nouvelle. C. r. hebd.Séanc. Soc. Biol. 44 (9) : 34-36.
- PRAKASH, A. 1987. Coastal organic pollution as a contributing factor in the red-tide development. Rapp. Proc. verb. C.I.E.M. 187 : 61-65.
- PRAKASH, A. & RASHID, M.A. 1968. Influence of humic substances on the growth of marine phytoplankton dinoflagellates. Limnol. Oceanogr. 13 (4) : 598-606.
- PYBUS, C. 1980. Observations on a *Gyrodinium aureolum* (Dinophyta) bloom off the south coast of Ireland. J. mar. Biol. Ass. U.K. 60 (3) : 661-674.
- QUEGUINER, B. 1982. Variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis aux effets des marées : la rade de Brest. Thèse de doctorat de 3ème cycle. Univ. Bretagne Occidentale. 123 pp.
- RABBANI, M.M., REHMAN, A.U. & HARMS, A.U. 1989. Mass mortality of fishes caused by dinoflagellate bloom in Gwadar Bay, Southwestern Pakistan. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 209-214. Elsevier, New York etc.
- RAVEN, J.A. 1986. Plasticity in algae. In D.H. Jennings & A.J. Trewavas (Edit.), Plasticity in Plants, 347-372. The Company of Biologists Ltd, Cambridge.
- REID, P.C., ROBINSON, G.A. & HUNT, H.G. 1987. Spatial and temporal patterns of marine blooms in the northwestern Atlantic and North Sea from the Continuous Plankton Recorder survey. Rapp. Proc. verb. C.I.E.M. 187 : 27-37.
- RICHARDSON, K. & KULLENBERG, G. 1987. Physical and biological interactions leading to plankton blooms : a review of *Gyrodinium aureolum* blooms in Scandinavian waters. Rapp. P.-v. C.I.E.M. 187 : 19-26.
- ROBERTS, R.J., BULLOCK, A.M., TURNER, M., JONES, K. & TETT, P. 1983. Mortalities of *Salmo gairdneri* exposed to cultures of *Gyrodinium aureolum* . J. mar. Biol. Ass. U.K. 63 (4) : 741-743.
- RODEN, C.M., LENNON, H.J., MOONEY, E., LEAHY, P. & LART, W. 1981. Red tides, water stratification and phytoplankton species succession around Sherkin Island, south-west Ireland, in 1979. J. Sherkin Isl. 1 : 50-68.
- ROGERS, S.I. & LOCKWOOD, S.J. 1990. Observations on coastal fish fauna during a spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* in the eastern Irish Sea. J. mar. biol. Ass. U.K. 70 (2) 249-253.
- ROSALES-LOESSENER, F., PARRAS, E. de & DIX, M.W. 1989. Toxic shellfish poisoning in Guatemala. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 113-116. Elsevier, New York etc.
- ROUSSEAU, V., MATHOT, S. & LANCELOT, C. Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations. Mar. Biol. (s. presse).
- RYCKAERT, M. 1981. Phytoplankton. In : Etude écologique de projet sur le site de Plogoff. 1er cycle. Rapport CNEXO/EDF 4.01-4.34.
- RYCKAERT, M. 1983. Phytoplankton. In : Etude écologique de projet sur le site de Penly. 2ème cycle. Rapport général CNEXO/EDF 4.10-4.30.
- RYCKAERT, M. 1988. Les eaux colorées estivales dans un bassin portuaire du Havre en 1984 et 1985. Recherche des facteurs déclenchants. In : Efflorescences phytoplanctoniques. Bilan des études effectuées en quatre ans. Rapport IFREMER DERO-88-03-MR, DERO 88-07-EL, 216 p.
- RYTHER, J.H. 1955. Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. In . J.H. Johnson (Edit.), The luminescence of biological systems, 387-414. Am. Ass. Adv. Sci., Washington.

- SAKO, Y., UCHIDA, A. & ISHIDA, Y. 1989. Electrophoretic analysis of isozymes in red tide dinoflagellates (*Gymnodinium nagasakiense*, *Protogonyaulax catenella*, and *Peridinium bipes*). In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 325-328.. Elsevier, New York etc.
- SAKUGAWA, H., HANDA, N. & OHTA, K. 1985. Isolation and characterization of low molecular weight carbohydrates dissolved in seawater. Mar. Chem. 17 : 341-362.
- SAMPAYO, M.A. de M., ALVITO, P., SOUSA, I., & FRANCA, S. 1990. *Dinophysis* spp. toxicity and accompanying species. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 215-220. Elsevier, New York etc.
- SAVAGE, R.E. 1930. The influence of *Phaeocystis* on the migration of the herring. Fish. Investig. Ser. 2, 12 (2) : 1-14.
- SAVAGE, R.E. 1932. *Phaeocystis* and herring shoals. J. Ecol. 20 (2) : 326-340, pl. 21.
- SCHANTZ, E.J. 1971. The dinoflagellate poisons. In S. Kadis *et al.* (Edit.) Microbial toxins, VII. Algal and fungal toxins, 3-26. Academic Press, London.
- SCHILLER, J. 1918. Kleinere Mitteilungen über neue *Proocentrum* und *Exuviaella* -Arten aus der Adria. Arch. Protistenk. 38 (2) : 250-262.
- SCHILLER, J. 1931-1937. Dinoflagellatae (Peridinea) in monographischer Behandlung. Rabenhorst's Kryptogamen Flora, 10 (3). Teil 1 : 1-617 (1931-1933) ; Teil 2 : 1-590 (1935-1937). Akademische Verlag, Leipzig.
- SCHNEPF, E. & ELBRÄCHTER, M. 1988. Cryptophycean-like double membrane bound chloroplast in the dinoflagellate *Dinophysis* Ehrenberg : evolutionnary, phylogenetic and toxicological implications. Bot. Acta. 101 : 196-203.
- SCHODDUYN, M. 1926. Observations faites dans la baie d'Ambleteuse. Bull. Inst. océanogr. Monaco. 482 : 1-64.
- SEGAR, K., KARUNASAGAR, I. & KARUNASAGAR, I. 1988. Dinoflagellate toxins in shellfishes along the coast of Karnataka. In : M. Joseph (Edit.), 1st Indian Fisheries Forum, Proceed. Asian Fisheries Society, Indian Branch. Mangalore : 389-390.
- SELLNER, K.G. & OLSON, M.M. 1985. Copepod grazing in red tides in Chesapeake bay. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), Toxic dinoflagellates, 245-249. Elsevier, New York etc.
- SHIBATA, S., ISHIDA, Y., KITANO, H., OHIZUMI, Y., HABON, J., TSUKITAN, Y. & KIKUCHI, H. 1982. Contractile effects of okadaic acid, a novel ionophore like substance from black sponge, on isolated smooth muscles under the condition of Ca deficiency. J. Pharmacol. experim. Therapeutics 223 (1) : 135-143.
- SHIMIZU, Y. 1978. Dinoflagellate toxins. In P. J. Scheuer (Edit.), Marine natural products. Chemical and biological perspectives. 1. 1-42. Academic Press, New York.
- SHIMIZU, Y. 1987. Dinoflagellate toxins. In F.J.R. Taylor (Edit.), The biology of dinoflagellates, 282-315. Blackwell, Oxford etc.
- SHIRAKI, K., NAKAYA, K., SUGITANI, A. & YAMADA, T. 1985. Determination of Diarrhetic Shellfish Poisoning 50 % acid phosphatase activity inhibitory concentration (APIC-50). J. Food Hyg. Soc. Japon 26 (6) : 638-642.
- SHUMWAY, S.E., CUCCI, T.L., NEWELL, R.C. & YENTSCH, C.M. 1985. Particle selection ingestion and absorption in filter-feeding bivalves. J. exp. mar. Biol. Ecol. 91 (1-2) : 77-92.
- SIEBURTH, J. McN. 1959. Antibacterial activity of antarctic marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 4 (4) : 419-424.
- SIEBURTH, J. McN. 1960. Acrylic acid, an "antibiotic" principle in *Phaeocystis* blooms in antarctic waters. Science 132 (3428) : 676-677.
- SILVA, E.S. 1959. Some observations on marine dinoflagellates cultures. I - *Proocentrum micans* Ehr. and *Gyrodinium* sp. Notas Estudos Inst. Biol. marit. Lisboa 21 : 1-15, pl. 1-5.
- SILVA, E.S. 1968. Plancton da lagoa de Obidos (III) : Abundância, variações sazonais e grandes "blooms". Notas Est. Inst. Biol. marit. Lisboa. 34 : 1-79.
- SILVA, E.S. 1985. Ecological factors related to *Proocentrum minimum* blooms in Obidos lagoon (Portugal). In D.M. Anderson *et al.* (Edit.) Toxic dinoflagellates, 251-256. Elsevier, New York etc.
- SILVA, E.S. & PEIXOTO, M.E. 1987. Factores ecologicos relacionados com duas "marés vermelhas" na lagoa de Obidos. Arquivos Inst. nac. Saude 12 : 129-168.
- SMAYDA, T.J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea : evidence for a global epidemic. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 29-40. Elsevier, New York etc.
- SMAYDA, T.J. & FOFONOFF, P. 1989. An extraordinary, noxious brown-tide in Narragansett Bay, II - Inimical effects. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 133-136. Elsevier, New York etc.
- SOLUM, J. 1962. The taxonomy of *Dinophysis* populations in Norwegian waters in view of biometric observations. Nytt Mag. Bot. 10 : 5-32.

BIBLIOGRAPHIE

- SOURNIA, A. 1973. Catalogue des espèces et taxons infraspécifiques de Dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. I - Dinoflagellés libres. Beih. Nova Hedw. 48 : xii-92 p.
- SOURNIA, A. 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. Adv. mar. Biol. 12 : 325-389.
- SOURNIA, A. (Edit.) 1986-1990. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 1 : Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées, Raphidophycées (1986) par. A Sournia, 219 p. incl. 46 pl. Vol. 2 : Diatomophycées par M. Ricard (1987), 297 p. incl. 71 pl. Vol. 3 : Chlorarachniophycées, Chlorophycées, Chrysophycées, Cryptophycées, Euglénophycées, Eustigmatophycées, Prasinophycées, Prymnesiophycées et Tribophycées. par M.-J. Chrétiennot-Dinet (1990), 260 p. incl. 49 pl. Editions du CNRS, Paris.
- SOURNIA, A. 1988. *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) : how many species ? Nova Hedwigia 47 (1-2) : 211-217.
- SOURNIA, A. 1990. Catalogue des espèces et taxons infraspécifiques de dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. V - Complément. Acta protozoologica 29 (4) (s. presse).
- SOURNIA, A., ERARD-LE DENN, E., GRZEBYK, D., LASSUS, P. & PARTENSKY, F. 1990. Plancton nuisible sur les côtes de France. Pour la science 153 : 60-67.
- SOUZA-LIMA, Y. 1989. Micro-couche de surface, distribution et activité des populations photo-autotrophes. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II, 263 p.
- SOYER, M.-O. & HAAPALA, O.K. 1974. Structural changes of dinoflagellate chromosomes by pronase and ribonuclease. Chromosoma 47 : 179-192.
- SPIKES, J.J., RAY, S.M., ALDRICH, D.V. & NASH, J.B. 1968. Toxicity variations of *Gymnodinium breve* cultures. Toxicon 5 : 171-174.
- STAKER, R.D. & BRUNO, S.F. 1980. Diurnal vertical migration in marine phytoplankton. Bot. Mar. 23 (3) : 167-172.
- STAMMAN, E., SEGAR, D.A. & DAVIS, P.G. 1987. A preliminary epidemiological assessment of the potential for Diarrhetic Shellfish Poisoning in the Northeast United States. NOAA Techn. Mem. NOS/OMA 34 : 18 p.
- STEIDINGER, K.A. 1971. *Gonyaulax balechii* sp. nov. (Dinophyceae) with a discussion of the genera *Gonyaulax* and *Heteraulacus*. Phycologia 10 (2-3) : 183-187.
- STEIDINGER, K.A. 1983. A re-evaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology. In F.E. Round & Chapman (Edit.), Progress in phycological research, 2 : 147-188. Elsevier, Amsterdam etc.
- STEIDINGER, K.A. 1990. Species of the *tamarensis/catenella* group of *Gonyaulax* and the fuxoxanthin derivative-containing gymnodinioids. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 11-16. Elsevier, New York etc.
- STEIDINGER, K.A. & BADEN, D.G. 1984. Toxic marine dinoflagellates. In D.L. Spector (Edit.), Dinoflagellates, 201-261. Academic Press, Orlando etc.
- STEIDINGER, K.A. & MOESTRUP, Ø. 1990. The taxonomy of *Gonyaulax*, *Pyrodinium*, *Alexandrium*, *Gessnerium*, *Protogonyaulax* and *Goniodoma*. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 522-523. Elsevier, New York etc.
- STEIDINGER, K.A. & TANGEN, K. 1985. Taxonomy and systematics. In D.M. Anderson *et al.*, (Edit.), Toxic dinoflagellates, 534-537. Elsevier, New York etc.
- STEIDINGER, K.A. & WILLIAMS, J. 1970. Dinoflagellates, Mem. Hourglass cruises. Vol. 2. Florida Dept. Nat. Resources. Mar. Res. Lab., St Petersburg, 251 pp.
- STREETS, T.H. 1878. The discoloured waters of the Gulf of California. Amer. Naturalist 12 (1) : 85-90.
- SUBBA RAO, D.V., QUILLIAM, M.A. & POCKLINGTON, R. 1988. Domoic acid — a neurotoxic amino acid produced by the marine diatom *Nitzschia pungens* in culture. Can. J. Fish. aquat. Sci. 45 (2) : 2076-2079.
- SUDARA, S., TAMIYAVANICH, S. & WISESSANG, S. 1984. Toxic Red Tides and Shellfish toxicity in Southeast Asia. In : Consult. meeting, Singapore Recent progress in the chemistry of dinoflagellate toxins (sous presse).
- SUGANUMA, M., FUJIKI, H., SUGURI, H., YOSHIZAWA, S., HIROTA, M., NAKAYASU, M., OJIKI, M., WAKAMATSU, K., YAMADA, K. & SUGIMURA, T. 1988. Okadaic acid : an additional non-phorbol - 12 - tetradecanoate - 13 - acetate type tumor promoter. Proc. Natl Acad. Sci. USA. 85 : 1768-1771.
- SUNDA, W. & GUILLARD, R.R.L. 1976. The relationship between cupric ion activity and the toxicity of copper to phytoplankton. J. mar. Res. 34 (4) : 511-529.
- SUNDSTRÖM, B., EDLER, L. & GRANÉLI, E. 1990. The global distribution of harmful effects of phytoplankton. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 537-541. Elsevier, New York etc.
- SVANNSON, A. 1975. Physical and chemical oceanography of the Skagerrak and the Kattegat. 1- Open sea conditions. Fish Board Sweden. Inst. Mar. Res. 1 : 1-88.

- TABACHEK, J.L. & YURKOWSKI, M. 1976. Isolation and identification of blue-green algae producing muddy odor metabolites, geosmin and 2-methylisoborneol in saline lakes in Manitoba. *J. Fish. Res. Board Can.* 33 : (1) 25-35.
- TACHIBANA, K., SCHEUER, P.J., TSUKITANI, Y., KIKUCHI, H., ENGEN, D.V., CLARDY, J., GOPICHAND, Y. & SCHMITZ, F.J. 1981. Okadaic acid a cytotoxic polyether of two marine sponges of the genus *Halichondria*. *J. am. chem. Soc.* 103 : 2469-1471.
- TAGUCHI, S. & LAWS, E.A. 1985. Applications of a single-cell isolation technique to studies of carbon assimilation by the subtropical silicoflagellate *Dictyocha perlaevis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23 (3) : 251-255.
- TAGUCHI, S. & LAWS, E.A. 1989. Periodic blooms of the silicoflagellate *Dictyocha perlaevis* in the subtropical inlet, Kaneohe Bay, Hawaiï, USA. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), *Red Tides. Biology, environmental science, and toxicology*, 69-72. Elsevier, New York etc.
- TAKAGI, T., HAYASHI, K. & ITABASHI, Y. 1984. Toxic effect of free unsaturated fatty acids in the mouse assay of *Dinophysistoxin* by intraperitoneal injection. *Bull. Jap. Soc. scient. Fisheries* 50 (8) : 1413-1418.
- TAKAHASHI, K. 1987. Seasonal fluxes of silicoflagellates and *Actiniscus* in the subarctic Pacific during 1982-1986. *J. mar. Res.* 45 (2) : 397-425.
- TAKAI, A., BIALOJAN, C., TROSCSKA, M. & RUEGG, C. 1987. Smooth muscle myosis phosphatase inhibition and force enhancement by black sponge toxin. *F.E.B.S. Lett.* 217 (1) : 81-84.
- TAKAYAMA, H. 1981. Observations on two species of *Gymnodinium* with scanning electron microscopy. *Bull. Plankton Soc. Jap.* 28 (2) : 121-129 incl. pl. 1-2.
- TAKAYAMA, H. 1985. Apical grooves of unarmored Dinoflagellates *Bull. Plankton. Soc. Japan* 32 (2): 129-140.
- TAKAYAMA, H. & ADACHI, R. 1984. *Gymnodinium nagasakiense* sp. nov., a red-tide forming Dinophyte in the adjacent waters of Japan. *Bull. Plankt. Soc. Jap.* 31 (1) : 7-14.
- TANDE, K.S. & BÅMSTEDT, U. 1987. On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii*, 1 - Copepod feeding rates on solitary cells and colonies of *P. pouchetii*. *Sarsia* 72 (3-4) : 313-320.
- TANGEN, K. 1977. Blooms of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) in north European waters, accompanied by mortality in marine organisms. *Sarsia* 63 (2) : 123-133.
- TANGEN, K. 1979. Dinoflagellate blooms in norwegian waters. In D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.) *Toxic dinoflagellate blooms*, 179-182. Elsevier/North Holland, New York etc..
- TANGEN, K. 1980. Brunt vann i Oslofjorden i September 1979, forarsaket av den toksiske *Prorocentrum minimum* og andre dinoflagellater. *Blyttia* 38 : 145-158.
- TANGEN, K. 1982. Nytt tilfelle av fiskedød forarsaket av planktonalger. *Norsk Fisk.* 7-8 : 5-8 [en norvégien].
- TANGEN, K. 1983a. Mussel poisoning and the occurrence of potentially toxic dinoflagellates in Norwegian waters. *ICES CM 1983/L3* : 10 pp.
- TANGEN, K. 1983b. Forekomsten av *Gyrodinium aureolum* høsten 1982. *Norsk Fisk.* 1 : 17-19 [en norvégien].
- TANGEN, K. 1983c. Shellfish poisoning and the occurrence of potentially toxic dinoflagellates in Norwegian waters. *Sarsia* 68 (1) : 1-7.
- TANGEN, K. & BJØRNLAND, T. 1981. Observations on pigments and morphology of *Gyrodinium aureolum* Hulburt, a marine dinoflagellate containing 19'-hexanoyloxyfucoxanthin as a main carotenoid. *J. Plankton Res.* 3 (3) : 389-401.
- TAYLOR, F.J.R. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the R.V. "Anton Bruun" 1963- 1964. *Bibliotheca bot.* 132 : 1-234, pl. 1-46.
- TAYLOR, F.J.R. 1979. The toxigenic gonyaulacoid dinoflagellates. In D.L. Taylor & H.H. Seliger (Edit.), *Toxic dinoflagellate blooms*, 47-56. Elsevier, New York etc.
- TAYLOR, F.J.R. 1980. On dinoflagellate evolution. *Biosystems* 13 (1-2) : 65-108.
- TAYLOR, F.J.R. 1985. The taxonomy and relationships of red tide flagellates. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), *Toxic dinoflagellate blooms*, 11-26. Elsevier, New York. etc.
- TAYLOR, F.J.R. 1987. Dinoflagellate morphology. In F.J.R. Taylor (Edit.), *The biology of dinoflagellates*, 24-92. Blackwell, Oxford etc.
- TERAO, K., ITO, E., YANAGI, T. & YASUMOTO, T. 1986. Histopathological studies on experimental marine toxin poisoning. I - Ultrastructural changes in the small intestine and liver of suckling mice induced by *dinophysistoxin* 1 and pectenotoxin 1. *Toxicon* 24 (11-12) : 1141-1151.
- THAIN, J.E. & WATTS, J. 1984. The use of a bioassay to measure changes in water quality associated with a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulburt. *C.I.E.M. (Copenhagen) C.M./ D3* : 14 pp.

BIBLIOGRAPHIE

- THOMSEN, H. A. & MOESTRUP, Ø. 1985. Is *Distephanus speculum* a fish-killer ? A report on an unusual algal bloom from Danish coastal waters. Bull. mar. Sci. 37 (2) : 778.
- TOURNIER, H. & GUILLOU, J.L. 1985. Rapport sur les mortalités de moules et d'huîtres plates observées à Thau du 22 février à début mars 1985. Rapp. interne IFREMER, 8 p.
- TRAVERS, A. 1962. Recherches sur le phytoplancton du golfe de Marseille. I. Etude qualitative des diatomées et des dinoflagellés du golfe de Marseille. Rec. Trav. St. Mar. Endoume. Bull. 26 (41) : 7-124.
- TRAVERS, M. 1973. Le microplancton du golfe de Marseille : variations de la composition systématique et de la densité des populations. Téthys 5 (1) : 31-53.
- TRAVERS, A. & TRAVERS, M. 1968. Les silicoflagellés du golfe de Marseille. Mar. Biol. 1 (4) : 285-288.
- TRICK, C.G., ANDERSEN, R.J., GILLAM, A. & HARRISON, P.J. 1983a. Prorocentrin: an extracellular siderophore produced by the marine dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. Science 219 (4582) : 306-308.
- TRICK, C.G., ANDERSEN, R.J. & HARRISON, P.J. 1984. Environmental factors influencing the production of an antibacterial metabolite from a marine dinoflagellate, *Prorocentrum minimum*. Can. J. Fish. aquat. Sci. 41 (3) : 423-432.
- TRICK, C.G., ANDERSEN, R.J., PRICE, N.M., GILLAM, A. & HARRISON, P.J. 1983b. Examination of hydroxamate-siderophore production by neritic eukaryotic marine phytoplankton. Mar. Biol. 75 (1) : 9-17.
- TRICK, C.G., HARRISON, P.J. & ANDERSEN, R.J. 1981. Extracellular secondary metabolite production by the marine dinoflagellate *Prorocentrum minimum* in culture. Can. J. Fish. aquat. Sci. 38 (7) : 864-867.
- TSUJITA, T. 1955. Comparative studies on the red tide appeared in the waters adjacent to western Japan. Rec. oceanogr. Works Jap. 2 (3) : 19-27.
- TURNER, J.T. & ANDERSON, D.M. 1983. Zooplankton grazing during Dinoflagellate blooms in a cape cod embayment, with observations of predation upon Tintinnids by Copepods. Mar. Ecol. Prog. Ser. 4 (4) : 359-374.
- TURNER, M.F., BULLOCK, A.M., TETT, P. & ROBERTS, R.J. 1987. Toxicity of *Gyrodinium aureolum* : some initial findings. Rapp. P.-v. C.I.E.M. 187 : 98-102.
- TURNER, S.M., MALIN, G., LISS, P.S., HARBOUR, D.S. & HOLLIGAN, P.M. 1988. The seasonal variation of dimethyl sulfide and dimethylsulfoniopropionate concentrations in nearshore waters. Limnol. Oceanogr. 33 (3) : 364-375.
- TYLER, M.A. & SELIGER, H.H. 1978. Annual subsurface transport of a red tide dinoflagellate to its bloom area : water circulation patterns and organism distributions in the Chesapeake Bay. Limnol. Oceanogr. 23 (2) : 227-246.
- TYLER, M.A. & SELIGER, H.H. 1981. Selection for a red tide organism : physiological responses to the physical environment. Limnol. Oceanogr. 26 (2) : 310-324.
- UDA, T. 1988. Enzyme immunoassay using monoclonal antibody specific for okadaic acid. I.U.P.A.C. August 88. 7th Int. Symp. on Mycotoxins and Phycotoxins (résumé).
- UNDERDAL, B., SKULBERG, O.M., DAHL, E. & AUNE, T. 1989. Disastrous bloom of *Chrysochromulina polylepis* (Prymnesiophyceae) in norwegian coastal waters 1988 — mortality in marine biota. Ambio 18 (5) : 265-270.
- UNDERDAL, B., YNDESTAD, M. & AUNE, T. 1985. DSP intoxication in Norway and Sweden, Autumn 1984 - Spring 1985. In D.M. Anderson *et al.* (Edit.), Toxic dinoflagellates, 489-494. Elsevier, New York etc.
- UNO, S. & YOKOTA, M. 1989. Applications of remote sensing techniques for the mapping of red tide distribution in coastal waters. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 189-192. Elsevier, New York etc.
- VAN DER SPOEL, S., HALLEGRAEFF, G.M. & VAN SOEST, R.W.M. 1973. Notes on variation of diatoms and silicoflagellates in the south Atlantic Ocean. Netherlands J. Sea. Res. 6 (4) : 518-541, pl. 1.
- VAN VALKENBURG, S.D. 1971a. Observations on the fine structure of *Dictyocha fibula* Ehrenb. I. The skeleton. J. Phycol. 7 (2) : 113-118.
- VAN VALKENBURG, S.D. 1971b. Observations on the fine structure of *Dictyocha fibula* Ehrenb. II. The protoplast. J. Phycol. 7 (2) : 118-132.
- VAN VALKENBURG, S.D. 1980. Silicoflagellates. In E.R. Cox (Edit.), Phytoflagellates, 335-350. Elsevier/North Holland, New York.
- VAN VALKENBURG, S.D. & NORRIS, R.E. 1970. The growth and morphology of the silicoflagellate *Dictyocha fibula* Ehrenb. in culture. J. Phycol. 6 (1) : 8-54.
- VELDHUIS, M.J.W. 1987. The eco-physiology of the colonial alga *Phaeocystis pouchetii*. Rijksunivers. Groningen Doct. 127 p.
- VELDHUIS, M.J.W. & ADMIRAAL, W. 1985. Transfer of photosynthetic products in gelatinous colonies of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) and its effect on the measurement of excretion rate. Mar. Ecol. Progr. Ser. 26 (3) : 301-304.

- VELDHUIS, M.J.W. & ADMIRAAL, W. 1987. Influence of phosphate depletion on the growth and colony formation of *Phaeocystis pouchetii*. *Mar. Biol.* 95 (1) : 47-54.
- VELDHUIS, M.J.W., ADMIRAAL, W. & COLIJN, F. 1986. Chemical and physiological changes of phytoplankton during the spring bloom, dominated by *Phaeocystis ppouchetii* (Haptophyceae) : observations in Dutch waters of the North Sea. *Netherlands J. Sea Res.* 20 (1) : 49-60.
- VELDHUIS, M.J.W., COLIJN, F. & ADMIRAAL, W. Phosphate utilization in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* (s. presse).
- VELDHUIS, M.J.W., COLIJN, F. & VENEKAMP, L.A.H. 1986. The spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Netherlands J. Sea Res.* 20 (1) : 37-48.
- VELDHUIS, M.J.W., COLIJN, F. & VENEKAMP, L.A.H. & VILLERIUS, L. 1988. Phytoplankton primary production and biomass in the western Wadden Sea (The Netherlands) : a comparison with an ecosystem model. *Netherlands J. Sea Res.* 22 (1) : 37-49.
- VELDHUIS, M.J.W., VENEKAMP, L.A.H. & LETSWAART, T. 1987. Availability of phosphorus sources for blooms of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the North Sea : impact of the river Rhine. *Netherlands J. Sea Res.* 21 (3) : 219-229.
- VERITY, P.G. & SMAYDA, T.J. 1989. Nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) and other phytoplankton for *Acartia* spp. (Copepoda) : ingestion, egg production, and growth of nauplii. *Mar. Biol.* 100 (2) : 161-171.
- VERITY, P.G., VILLAREAL, T.A. & SMAYDA, T.J. 1988a. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii*. I - Abundance, biochemical composition, and metabolic rates. *J. Plankton Res.* 10 (2) : 219-248.
- VERITY, P.G., VILLAREAL, T.A. & SMAYDA, T.J. 1988b. Ecological investigations of blooms of colonial *Phaeocystis pouchetii*. II - The role of life cycle phenomena in bloom termination. *J. Plankton Res.* 10 (4) : 749-766.
- VESK, M. & LUCAS, I.A.N. 1986. The rhabdosome : a new type of organelle in the dinoflagellate *Dinophysis*. *Protoplasma* 134 : 60-64.
- VIDEAU, C. 1988. Mesure de croissance du phytoplancton dans la zone du front thermique d'Ouessant en période estivale. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. 3*, 306 (2) : 51-56.
- VIDEAU, C. & PARTENSKY, F. 1990. Variability in the growth characteristics of *Gymnodinium cf. nahasakiense* and its consequences on the determination of *in situ* growth rates. *J. exp. mar. biol. Ecol.* (s. presse).
- VOGEL, H. & SAGER, J.C. 1985. Photosynthetic response of *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Dinophyceae) to different spectral qualities, irradiances, and temperatures. *Hydrobiologia* 128 : 143-153.
- VOLTOLINA, D. & OSTER, P. 1985. The phytoplankton of Liverpool Bay (1977-1978), 3-*Distephanus speculum* (Ehrenberg) Haeckel (Chrysophyta, Dictyochales). *Nova Hedwigia* 41 (1-4) : 285-289.
- VU-DO, Q. & HOUSSERMAINE, J. 1980. Etude qualitative et quantitative du microphytobenthos dans l'estuaire de la Seine. Schéma d'Aptitude et d'Utilisation de la Mer (SAUM). Estuaire de la Seine. Rapport à diffusion restreinte, 32 pp.
- WATANABE, M. 1986. M.Sc thesis, Dept Food Chemistry, Fac. Agriculture Tohoku Univ. [fide : Yasumoto *et al.*, 1990].
- WEILER C.S. & CHISHOLM, S.W. 1976. Phased cell division in natural populations of marine dinoflagellates from shipboard cultures. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25 (3) : 239-247.
- WEISSE, T. 1983. Feeding of calanoid copepods in relation to *Phaeocystis pouchetii* blooms in the german Wadden Sea area off Sylt. *Mar. Biol.* 74 (1) : 87-94.
- WEISSE, T., GRIMM, N., HICKEL, W. & MARTENS, P. 1986. Dynamics of *Phaeocystis pouchetii* blooms in the Wadden Sea of Sylt (German Bight, North Sea). *Estuarine coastal Shelf Sci.* 23 (2) : 171-182.
- WEISSE, T. & SCHEFFEL-MÖSER, U. 1990a. Morphometric characteristics and carbon content of *Phaeocystis cf. pouchetii* (Prymnesiophyceae). *Bot. mar.* 33 (2) : 197-203.
- WEISSE, T. & SCHEFFEL-MÖSER, U. 1990b. Growth and grazing loss rates in single-celled *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae). *Mar. Biol.* 104 (s. presse).
- WIDDOWS, J., MOORE, M.N., LOWE, D.M. & SALKED, P.N. 1979. Some effects of a dinoflagellate bloom (*Gyrodinium aureolum*) on the mussel, *Mytilus edulis*. *J. Mar Biol. Ass. U.K.* 59 (2) : 522-524.
- WILSON, K. 1982. Observations on a non-lethal dinoflagellate bloom in Dunmanus Bay, Co., Cork. *Ir. Nat. J.* 20 : 383-384.
- WRIGHT, S.W. & JEFFREY, S.W. 1987. Fucoxanthin pigment markers of marine phytoplankton analysed by HPLC and HPTLC. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38 (3) : 259-266.

BIBLIOGRAPHIE

- WYATT, T. & REGUERA, B. 1989. Historical trends in the red tide phenomenon in the rias bajas of northwest Spain. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental sciences, and toxicology, 33-66. Elsevier, New York etc.
- YAMAGUCHI, M. & HONJO, T. 1990. Phased cell division in the noxious red tide flagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae) and application of the frequency of dividing cells technique for the determination of growth rate. Bull. Plankton Soc. Jap. 37 (1) : 3-18 incl. pl. 1.
- YASUMOTO T., MURATA, M., OSHIMA, Y., MATSUMOTO, G.K. & CLARDY, J. 1984. Diarrhetic Shellfish Poisoning. In E. Ragelis (Edit.), Seafood Toxins, 207-214. Am chem. Soc. Symposium Ser. 262.
- YASUMOTO, T., MURATA, M., OSHIMA, Y., SANO, M., MATSUMOTO, G.K. & CLARDY, J. 1985. Diarrhetic Shellfish Toxins. Tetrahedron 41 (6) : 1019-1025.
- YASUMOTO, T., OSHIMA, Y., SUGAWARA, W., FUKUYO, Y., OGURI, H., IGARASHI, T. & KUJITA, N. 1980. Identification of *Dinophysis fortii* as the causative organism of Diarrhetic Shellfish Poisoning. Bull. jap. Soc. scient.Fish. 46 (11) : 1405-1411.
- YASUMOTO, T., OSHIMA, Y. & YAMAGUCHI, M. 1978. Occurrence of a new type of Shellfish Poisoning in the Tohoku District. Bull. jap. Soc. scient.Fish. 44 (11) : 1249-1255.
- YASUMOTO, T., UNDERDAL, B., AUNE, T., HORMAZABAL, V., SKULBERG, O.M. & OSHIMA, Y. 1990. Screening for hemolytic and ichthyotoxic compounds in *Chrysochromulina polylepis* and *Gyrodinium aureolum* from Norwegian coastal waters. In E. Granéli *et al.* (Edit.), Toxic marine phytoplankton, 436-440. Elsevier, New York etc.
- YENTSCH, C.M. 1989a. Detection, numeration and quantification of cell properties by automated analysis. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 221-224. Elsevier, New York etc.
- YENTSCH, C.S. 1989b. Monitoring algal blooms, the use of satellietes and other remote sensing devices. In T. Okaichi *et al.* (Edit.), Red tides. Biology, environmental science, and toxicology, 181-184. Elsevier, New York etc.
- YOSHIMATSU, S. & ONO, C. 1986. The seasonal appearance of red tide organisms and Flagellates in the Southern Harima-Nada, Inland Sea of Seto. Bull. Akashiwo Res. Inst. Kagawa Prefecture (2) : 1-42 [en japonais].

Plusieurs espèces du phytoplancton, soit qu'elles prolifèrent au point de modifier l'aspect habituel de la mer : "efflorescences", "eaux colorées", "eaux rouges", etc., soit qu'elles demeurent peu abondantes, provoquent depuis une dizaine d'années diverses intoxications ou nuisances sur les côtes de France. Ces organismes sont passés en revue sous les aspects suivants : morphologie, cytologie, physiologie, biochimie, répartition, exigences écologiques et conditions d'apparition en mer, toxicité (le cas échéant), nuisances et prévention. Il s'agit principalement des Dinoflagellés *Dinophysis* spp., *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* (= *Gyrodinium* cf. *aureolum*) et *Alexandrium minutum* et de la Prymnesiophycée *Phaeocystis* spp. ; en outre, le cas de trois espèces suspectes et d'apparition récente en France est examiné : les Dinoflagellés *Prorocentrum minimum* et *Gymnodinium spirale* et le Silicoflagellé *Dictyocha*. Les intoxications et nuisances dues aux algues unicellulaires marines semblent, en France comme dans le reste du monde, gagner en étendue et en fréquence. Ceci justifie le maintien ou l'extension d'un réseau de surveillance permanent et le développement de recherches pluridisciplinaires coordonnées.

*Several phytoplankton species, whether bloom-forming or not, have caused fish kills or human intoxications or other nuisances on the coasts of France for the past ten years. The present review considers them under the following aspects : morphology, cytology, physiology, biochemistry, geographical distribution, ecological requirements, toxicity and/or nuisances. These are principally the Dinoflagellates *Dinophysis* spp., *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* (= *Gyrodinium* cf. *aureolum*) and *Alexandrium minutum*, and the Prymnesiophyte *Phaeocystis* spp. ; in addition, three presumably toxic species which were recently found on the French coasts are examined, namely : the Dinoflagellates *Prorocentrum minimum* and *Gymnodinium spirale* and the Silicoflagellate *Dictyocha*. Toxic and/or noxious unicellular marine algae seem to extend both in space and time, as they seem to do in the rest of the world. Hence the need for maintaining or developing the national monitoring network of permanent stations and for carrying on multi-disciplinary and coordinated basic research.*

Service de la Documentation
et des Publications (S.D.P.)
IFREMER - Centre de Brest
BP 70 - 29280 PLOUZANÉ
Tél. 98 22 40 13 - Télex 940 627 F

ISSN - 2-9054 34-30-9

© Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, 1991