Intergovernmental
Oceanographic
Commision

Manuals and Guides

41

POTENTIALLY HARMFUL MICROALGAE OF THE WESTERN INDIAN OCEAN

– a guide based on a preliminary survey

MICROALGUES POTENTIELLEMENT NUISIBLES DE L'OCÉAN INDIEN OCCIDENTAL

- Guide basé sur une étude préliminaire

by Gert Hansen, Jean Turquet, Jean Pascal Quod,
Loïc Ten-Hage, Charles Lugomela, Margareth Kyewalyanga,
Mira Hurbungs, Peter Wawiye, Bernard Ogongo, Shandrack Tunje
& Henri Rakotoarinjanahary

2001 UNESCO

The designations employed and the presentations of the material in this publication do not imply the expression of any opinion whatsoever on the part of the Secretariats of UNESCO and IOC concerning the legal status of any country or territory, or its authorities, or concerning the delimitations of the frontiers of any country or territory.

For bibliographic purposes, this document should be cited as follows:

Potentially Harmful Microalgae of the Western Indian Ocean– a guide based on a preliminary survey
IOC Manuals and Guides No. 41,
Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 2001
(English / French only)

The preparation of this publication was supported by the Danish International Development Assistence, DANIDA.

Published in 2001
by the United Nations Educational,
Scientific and Cultural Organization
7, Place de Fontenoy, 75352 Paris 07 SP

Printed in UNESCO's Workshops

© UNESCO 2001

Printed in France

(SC-2002/WS/29)

Contents - Sommaire

Preface and Acknowledgement - Préface et remerciements. 3

Introduction - Introduction 5

Study area, sampling and individual methods - Sites d'étude, échantillonnage et méthodes individuelles 8

General methods - Méthodes générales 13

Fixation - Fixation 13

Acid cleaning of diatoms - Nettoyage des diatomées à l'acide 14

Staining of thecate dinoflagellates - Coloration pour les dinoflagellés thèqués. 14

Collection and quantitative estimation of dinoflagellates on dead corals - Prélèvements et estimation quantitative des dinoflagellés sur coraux morts. 16

Potentially harmful algae observed during this survey - Algues potentiellement nuisibles observées pendant cette étude 16

Illustrated guide to selected species - Guide illustré de certaines espèces 20

Dinoflagellates - Dinoflagellés 20

Diatoms - Diatomées 64

Haptophytes (Prymnesiophytes) - Haptophytes (Prymnesiophytes). 69

Silicoflagellates - Silicoflagellés 72

Cyanobacteria/ blue-green algae - Cyanobactéries – Algues bleues 73

Algal toxins– a brief overview - Toxines algales - brève synthèse. 77

Toxins affecting human health - Toxines affectant la santé humaine 78

Fish-killing toxins - Toxines affectant les poissons 86

Human health problems in the Western Indian Ocean region due to seafood poisoning - Problèmes de santé publique dus à l'intoxications par des produits marins dans la région de l'océan Indien occidental 89

References - Références 93

Preface and acknowledgement

The preparation of this guide to potentially toxic marine microalgae of Western Indian Ocean coastal waters is a result of a co-operative research project, WIOHAB, to conduct a basic study of the occurrence and distribution of potentially harmful marine microalgae in the region. Up to now, there have been no comprehensive publications on harmful algae in the Western Indian Ocean.

WIOHAB was implemented between 1998 and 2000 by the Kenya Marine and Fisheries Research Institute (Mombasa), Institute of Marine Science, (Zanzibar), Albion Fisheries Research Centre (Mauritius), Centre National de Recherche Océanographique (Madagascar), Agence pour la Recherche et la Valorisation Marines (Réunion Island), and the IOC Science and Communication Centre on Harmful Algae at the University of Copenhagen (Denmark).

The project was initiated and implemented within the framework of the IOC Sub-commission for the Western Indian Ocean, IOCINCWIO, and was funded through the IOC by Sweden (SAREC) and Denmark (DANIDA).

It has since the beginning of the IOC Harmful Algal Bloom (HAB) Programme in 1992, been a main priority for the IOC to develop regional components of the Programme. The nature and scope of regional components of the global IOC programmes have to be designed with careful consideration of the regional scientific resource base and the specific needs of the region. In the case of IOCINCWIO, it was agreed among the participating institutions, that first priority was a base line study of the distribution of potentially harmful microalgae in the region. Fortunately, the marine research institutions in the region had a critical mass of scientists with the required background for further training in the identification of harmful algae. The preparation for the WIOHAB project therefore began with a training course in HAB species identification held at the University of Mauritius in February 1996. A second training and intercalibration workshop was held at IMS, Zanzibar, in January 1999, and the processing of samples was finalized and manuscripts drafted at a

Préface et remerciements

L'élaboration de ce guide sur les microalgues marines potentiellement toxiques (HAB) des eaux côtières de l'océan Indien occidental (WIO) est le résultat d'un projet de recherche en collaboration, WIOHAB, qui a effectué une étude de base sur l'apparition et la distribution de microalgues marines potentiellement nuisibles dans la région. Il n'existait jusqu'ici aucune étude approfondie des algues nuisibles de l'océan Indien occidental.

Le projet WIOHAB a été mis en œuvre entre 1998 et 2000 par le Kenya Marine and Fisheries Research Institute (Mombasa), l'Institute of Marine Science, (Zanzibar), Albion Fisheries Reseach Centre (Maurice), le Centre national de recherche océanographique (Madagascar), l'Agence pour la recherche et la valorisation marines (île de La Réunion), et le Centre de recherche et de communication sur les efflorescences algales nuisibles de la COI à l'Université de Copenhague (Danemark).

L'initiative et la mise en œuvre du projet s'inscrivait dans le cadre du Comité de la COI pour l'océan Indien occidental, IOCINCWIO, et a été financé sur des fonds versés par la Suède (SAREC) et le Danemark (DANIDA) à la COI.

Depuis qu'elle a lancé, en 1992, son programme sur les Efflorescences algales nuisibles (HAB), la COI s'est efforcé de mettre en place des activités régionales sur ce sujet. La nature et les objectifs des composantes régionales des programmes mondiaux de la COI doivent être soigneusement identifiés et prendre en compte les besoins spécifiques et les ressources scientifiques existantes sur place. Dans le cas de l'IOCINCWIO, les institutions participantes sont convenues que la priorité devrait être accordée à la réalisation d'une étude de référence sur la distribution des microalgues potentiellement nuisibles dans la région. Heureusement, les institutions de recherche marine de la région possédaient une masse critique de scientifiques ayant l'expérience requise pour suivre une formation avancée en matière d'identification des algues nuisibles. La préparation du projet WIOHAB débuta par un atelier de formation sur l'identification des espèces de HAB, qui s'est tenu à l'Université de Maurice en février 1996. Un second atelier de formation et de calibration s'est ensuite tenu à l'IMS de Zanzibar, en janvier 1999, puis le traitement des échantillons et les grandes lignes du manuscrit ont

concluding workshop at ARVAM, Réunion Island, in March 2000. WIOHAB scientists also attended training courses and had working visits at the IOC Science and Communication Centre on Harmful Algae, University of Copenhagen.

The information in this publication, as well as the research capacity built up during the WIOHAB Project, is intended to assist IOCINCWIO Member States in future related research and monitoring of harmful algae in relation to fisheries, aquaculture and safety of seafood products. We hope this Guide will become a useful tool in the planning and implementation of rational and sustainable monitoring and management policies for the exploitation of marine living resources. It may also serve as supplementary teaching material.

We thank all the participating scientists and institutions for their contribution to the preparation of this publication and for the good friendships that have been established. We also wish to acknowledge the very valuable support from Sven Janson, Department of Marine Sciences, University of Kalmar, Sweden, for assisting in identification of *Trichodesmium*; Dr. Jane Lewis, University of Westminster, United Kingdom, and Prof. Øjvind Moestrup, Botanical Institute, University of Copenhagen, Denmark, for reviewing and improving the manuscript.

Patricio Bernal
Executive Secretary IOC

été mis au point au cours d'un dernier atelier à l'ARVAM, à la Réunion, en mars 2000. Certains scientifiques du WIOHAB ont participé à des ateliers de formation et ont pu se rendre au Centre de recherche et de communication sur les efflorescences algales nuisibles de la COI, à l'Université de Copenhague.

Le contenu de cette publication, ainsi que les compétences scientifiques acquises durant le projet WIOHAB, sont destinés à assister les Etats membres de l'IOCINCWIO dans leurs activités futures de recherches et de surveillance sur les algues nuisibles en relation avec la pêche, l'aquaculture et la sécurité alimentaire des produits marins. Nous espérons que ce Guide deviendra un instrument de grande utilité pour la planification et la mise en œuvre de politiques de surveillance et de gestion rationnelle et durable de l'exploitation des ressources marines. Il peut aussi servir de support pédagogique d'appoint.

Nous remercions tous les participants scientifiques et institutionnels de leur contribution à la préparation de cette publication et des relations amicales qu'ils ont établies entre tous les partenaires. Nous désirons aussi remercier vivement Sven Janson, du Département Sciences océanographiques à l'Université de Kalmar, Suède, de son assistance, en particulier pour l'identification des *Trichodesmium* ; le Dr. Jane Lewis, de l'Université de Westminster au Royaume-Uni, et le Prof. Øjvind Moestrup, de l'Institut de Botanique à l'Université de Copenhague au Danemark, qui ont bien voulu revoir et améliorer le manuscrit.

Patricio Bernal
Secrétaire exécutif de la COI

Introduction

Marine microalgae are important constituents of the marine foodweb. By converting carbon dioxide and water into organic matter by photosynthesis, these organisms form the base for the higher levels of the foodweb. The quantity of primary production by marine microalgae determines the production of consumable fish, mussels, oysters, prawns and other seafood.

Sometimes certain microalgae form masssive monospecific blooms, which may cause discoloration of the water. Except for a decrease in the recreational value of areas with such blooms, they are generally harmless. However, they occasionally grow so dense, that fish leave or avoid the bloom area. During the decay of such blooms bacterial respiration may reach levels that lead to anoxic conditions and cause mortality of caged fish and/or bottom fauna (e.g Lam & Yip 1990, Paerl *et al.* 1998). Planktonic species, which often bloom in the Indian Ocean region, are *Noctiluca scintillans*, *Peridinium quinquecorne* and *Trichodesmium erythraeum* (e.g. Devassy 1989, Devassy *et al.* 1978, pers. obs.).

A limited number of microalgae, about 60-80 species, or 2% of the world flora (Sournia 1995), may be harmful, as they are capable of producing toxins, which may result in human and/or marine faunal intoxication. It is difficult to define a cell concentration that constitutes a harmful algal bloom (HAB), as some species are so toxic that their presence, even in relatively low numbers, may be harmful. Thus, the recommended concentration limits for species like *Dinophysis acuminata* and *Alexandrium* spp. are only 500 cells/L in Danish waters (Andersen 1996). Harmful algal blooms may instead be defined as "events where the concentration of one or several harmful algae reach a level, which can cause harm to other organisms in the sea e.g. by killing fish and shellfish" (Andersen 1996).

Harmful algal blooms constitute an ancient and natural phenomenon. One of the first reported fatal human intoxications following ingestion of shellfish affected the crew members of George Vancouver's expedition to British Colombia in 1793. Captain Vancouver noted that it was taboo for local Indian tribes to eat shellfish when the waters became phosphorescent such phosphorence can be caused by

Introduction

Les microalgues sont un maillon important de la chaîne alimentaire marine. En convertissant le dioxyde de carbone et l'eau en composés organiques par photosynthèse, ces organismes constituent la base des niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire. L'importance de la production primaire liée aux microalgues marines conditionne la production de poissons, de moules, d'huîtres, de crevettes et d'autres produits de la mer.

Quelquefois, certaines microalgues forment des « efflorescences » massives et monospécifiques, qui peuvent entraîner une coloration des eaux. Hormis le fait que ces efflorescences peuvent entraîner une baisse des qualités touristiques de certaines zones, elles ne sont pas souvent nuisibles. Toutefois, elles sont parfois si denses que les poissons les fuient. Lorsqu'elles se manifestent, la respiration bactérienne peut atteindre des niveaux tels qu'elles provoquent des conditions anoxiques, lesquelles peuvent entraîner la mortalité de poissons d'élevage et de la faune benthique (cf. Lam & Yip 1990, Paerl *et al.* 1998). Dans la région de l'océan Indien, les espèces planctoniques, qui prolifèrent souvent, sont *Noctiluca scintillans*, *Peridinium quinquecorne* and *Trichodesmium erythraeum* (cf. Devassy 1989, Devassy *et al.* 1978, obs. pers.).

Un nombre limité de microalgues, environ 60 à 80 espèces, soit 2% de la flore mondiale (Sournia 1995), peuvent être nuisibles, car elles sont capables de produire des toxines pouvant empoisonner les humains et la faune marine. Il s'avère difficile de donner une concentration limite pour définir une prolifération d'algues nuisibles (HAB). Certaines espèces sont si toxiques que même en faible nombre elles peuvent entraîner des nuisances. Ainsi, les concentrations limites recommandées pour des espèces comme *Dinophysis acuminata* et *Alexandrium* spp. sont seulement de 500 cellules/l dans les eaux danoises (Andersen, 1996). Les proliférations d'algues nuisibles doivent être plutôt définies comme « des évènements au cours desquels la concentration d'une ou plusieurs algues nuisibles atteint un niveau susceptible de nuire aux autres organismes marins, par exemple en tuant des poissons et des coquillages » (Andersen 1996).

Les proliférations d'algues nuisibles constituent un phénomène ancien et naturel. Une des premières descriptions d'intoxication humaine mortelle faisant suite à la consommation de coquillages concerne les membres d'équipage de l'expédition de George Vancouver en Colombie Britannique en 1793. Le

dinoflagellate blooms (as cited in Hallegraeff 1995). However, there is an ongoing debate whether the apparent global increase in the occurrence of harmful algal blooms is due to an increase in anthropogenic enrichment of the marine environment, increased aquacultural activities, transportation of dinoflagellate cysts via ships' ballast water, translocations of shellfish stocks from one area to another, and/or increased public and scientific awareness (Hallegraeff 1995). The answer to most of these questions is likely to be yes!

Few long-term investigations have been made that illustrate the effect of increased eutrophication on the occurrence of HABs. Results from Tolo Harbour, Hong Kong, from the period 1976-86 showed an 8-fold increase in red-tide outbreaks concurrent with a 6-fold increase in human population and 2.5-fold increase in nutrient enrichment (as cited in Smayda 1990). Similarly, between 1965 and 1976 red-tide outbreaks increased progressively about 7-fold in the Seto Inland Sea, Japan, accompanied by a 2-fold increase in the chemical oxygen demand (COD) during 1962-69. In the mid-1970s initiatives to reduce COD were taken and during 1976-1985 the number of red-tide outbreaks decreased by 50% (as cited in Smayda 1990). These scenarios indicate that eutrophication may in some cases be an important factor in the occurrence of algal blooms.

With world-wide problems of over-fishings, many countries have increased aquacultural activities. These systems may function as sensitive "bioassay systems" for harmful algal species not previously known to cause problems. The increase in shellfish farming has probably led to more reports of paralytic, diarrhetic, neurotoxic or amnesic shellfish poisoning. Likewise the increase in finfish aquaculture has drawn attention to algal species that may damage gill tissue of fish. Either physically, for example the spines or setae of certain species of the diatom genus *Chaetoceros* (e.g. *C. concavicornis* and *C. convolutus)* or by producing haemolytic substances, for example certain raphidophytes like *Heterosigma akashiwo* and *Chattonella antiqua*, the dinoflagellate *Karenia mikimotoi* (=*Gymnodinium mikimotoi*) and the haptophytes *Chrysochromulina polylepis* and *Prymnesium parvum* (Hallegraeff 1993, 1995).

From Australian waters there is substantial evidence that toxic dinoflagellate species, like *Gymno-*

Capitaine Vancouver nota qu'il était tabou, pour les Indiens locaux, de consommer des coquillages lorsque les eaux devenaient phosphorescentes, ce phénomène pouvant être dû à une prolifération de dinoflagellés (voir Hallegraef 1995). Toutefois, on ne sait toujours pas si l'apparente augmentation des phénomènes de prolifération d'algues nuisibles est due à un accroissement des apports anthropiques au milieu marin, au développement des activités aquacoles, au transport de cystes de dinoflagellés par le ballast de navires, à la délocalisation de coquillages d'une zone à une autre, et/ou à la sensibilisation croissante du public et des scientifiques (Hallegraeff 1995). La réponse à la plupart de ces questions est probablement oui !

Quelques rares études sur le long terme confirment les effets de l'eutrophisation croissante sur l'apparition des HAB. Les résultats obtenus à Tolo Harbour, Hong Kong, entre 1976 et 1986 montrent une multiplication par 8 du nombre de marées rouges, corrélée avec une multiplication par 6 du chiffre de la population humaine et une multiplication par 2,5 de l'enrichissement en nutriments (voir Smayda 1990). De même, entre 1965 et 1976, les cas de marées rouges ont été progressivement multipliés par 7 dans la mer intérieure de Seto au Japon, accompagnés par une multiplication par 2 de la demande chimique en oxygène (DCO) entre 1962 et 1969. Des initiatives prises au milieu des années 1970 pour réduire la DCO ont permis de constater une réduction de 50 % du nombre de marées rouges (cité dans Smayda 1990). Ces scénarios montrent que l'eutrophisation peut dans certains cas être un important facteur pour expliquer la survenue d'une prolifération algale.

En raison des problèmes mondiaux de surexploitation des pêches, de nombreux pays ont accru leurs activités aquacoles. Ce sont là des « systèmes tests » pour les espèces nuisibles n'ayant pas encore posé de problèmes. L'augmentation de la conchyliculture est probablement à l'origine d'un nombre accru de cas d'intoxications provoquant paralysies, diarrhées, maladies nerveuses ou amnésies. De même, l'augmentation de la pisciculture a attiré l'attention sur les espèces algales pouvant endommager les branchies des poissons. Ces dommages peuvent être d'origine physique, dus par exemple aux épines ou soies de certaines espèces de diatomées du genre *Chaetoceros* (ex. *C. concavicornis* et *C. convolutus*), ou dus à la production de substances hémolytiques, comme par exemple chez certaines raphidophytes, telles que *Heterosigma akashiwo* et *Chattonella antiqua*, chez le dinoflagellé *Karenia mikimotoi* (=*Gymnodinium mikimotoi*) et

dinium catenatum and *Alexandrium catenella*, have been introduced as viable cysts in ships' ballast water (Hallegraeff 1995).

It is clear and expected that adverse effects of HABs on human health and damage to aquacultural activities are receiving increased public and scientific attention. Actually, HAB literature doubles every 2-2.5 years (Maclean 1993, as cited in Hallegraeff 1995). The known distribution of particular harmful species keeps expanding. For example until 1988, *Alexandrium minutum* was known only from Egypt but has now been reported from Australia, Ireland, France, Spain, Portugal, Italy, Turkey, the east coast of North America, Thailand, New Zealand, Taiwan and Japan (Hallegraeff 1995). To some extent distribution maps of toxic algal species reflect the distribution of research groups. For example, the entire African region is a white spot with regard to the occurrence of harmful algal species, with the exception of the South African area, where a few well-established phytoplankton research groups exist.

In tropical areas a seafood poisoning involving coral reef fishes (ciguatera) is caused by benthic dinoflagellates that are epiphytic on algal turfs, coral rubble or macroalgae. The dinoflagellates produce potent neurotoxins, which accumulate in herbivorous marine animals and then transferred to higher levels of the food chain by carnivorous fish (e.g. Bagnis *et al.* 1992). These microalgae are natural inhabitants of coral reefs but may become problematic when densities reach critical levels. It has been suggested that disturbances (man-made or natural) which cause mass mortality of corals may lead to an increase in ciguatera, due to an increase in dead coral surfaces, which form a good substrate for algal turfs an associated epiphytes (e.g. Kohler 1992, Quod *et al.* 2000).

Whatever the causes of HABs, efficient monitoring systems have to be established in order to minimise public health risks and damage to aqua-culture. Most developed countries have monitoring programmes for HABs (see Andersen 1996). However, in many third world countries the existing capacity and funding are too limited to allow establishment of monitoring programmes, which is particularly true of the East-African region. This is critical, as the people of coastal areas in this region are highly

chez les haptophytes *Chrysochromulina polylepis* et *Prymnesium parvum* (Hallegraeff 1993, 1995).

Dans les eaux australiennes, il existe des preuves que des espèces de dinoflagellés toxiques, comme *Gymnodinium catenatum* et *Alexandrium catenella*, ont été introduites par les eaux de ballast de navires (Hallegraeff 1995).

On s'attend évidemment que les effets des HAB sur la santé humaine et les dommages aux activités aquacoles retiennent de plus en plus l'attention du public et des scientifiques. Actuellement, la littérature concernant les HAB double tous les 2 ans à 2 ans et demi (Maclean 1993, cité dans Hallegraeff 1995). La distribution connue d'espèces particulières continue de s'étendre. Ainsi, jusqu'en 1988, *Alexandrium minutum* n'était connu qu'en Egypte, mais il est maintenant signalé en Australie, en France, en Espagne, au Portugal, en Italie, en Turquie, sur la côte est de l'Amérique du nord, en Thaïlande, en Nouvelle Zélande, à Taïwan et au Japon (Hallegraeff 1995). D'une certaine manière, les cartes de répartition des HAB reflètent la distribution des efforts de recherche. Par exemple, l'ensemble de l'Afrique est un secteur vide en matière d'algues nuisibles à l'exception des côtes de l'Afrique du Sud, où il existe quelques groupes bien établis de recherche sur le phytoplancton.

Dans les zones tropicales, une intoxication par les poissons des récifs coralliens (ciguatera) est causée par des dinoflagellés benthiques épiphytes de gazons algaux, de débris coralliens et de macroalgues. Ces dinoflagellés produisent de puissantes neurotoxines, qui s'accumulent chez les animaux marins herbivores et sont transférés vers les niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire par les poissons carnivores (cf. Bagnis *et al.* 1992). Ces microalgues sont des habitants naturels des récifs coralliens mais peuvent poser un problème lorsque leur densité atteint des niveaux critiques. On suppose que les perturbations (d'origine naturelle ou anthropique) qui conduisent à une mortalité importante des coraux, peuvent entraîner un accroissement de la ciguatera, dû a une augmentation des surfaces coralliennes mortes, lesquelles constituent des substrats favorables pour les gazons algaux et les épiphytes qui y sont associés (cf. Kohler 1992, Quod *et al.* 2000).

Quelles que soient les causes des HAB, des systèmes de surveillance efficaces doivent être mis en place afin de réduire les risques pour la santé publique et les dommages aux activités aquacoles. La plupart des pays développés disposent de programmes de surveillance des HAB (cf. Andersen 1996). Cependant, dans de nombreux pays du Tiers-monde, les capacités existantes et les financements

dependent on artisanal fishery and are thus vulnerable to any incident that may affect seafood availability. There is also a developing aquaculture industry, in Kenya, Madagascar and Tanzania, which will need to consider toxic algal problems.

Although the epiphytic dinoflagellates of the region have recently been extensively studied (Quod 1994, Quod *et al.* 1999, Turquet 1997, Ten Hage *et al.* 2000a-c) and records of species now considered to be potentially toxic may be found in earlier plankton surveys (e.g. Taylor 1976 and references therein), no collective studies on harmful algae have been made for this region.

In order to develop a local scientific expertise for identification of HAB species, SAREC and IOC-DANIDA decided to support a baseline study on the diversity of potentially toxic microalgae in the East African region with sampling scheduled from 1998 to 1999. Organisations participating were: IOC-DANIDA Science & Communication Centre on Harmful Algae, Denmark; Agence pour la Recherche et la Valorisation Marines (ARVAM) Réunion; Institute of Marine Research (IMR), Zanzibar, Tanzania; Albion Fisheries Research Centre (AFRC), Albion, Mauritius; Kenya Marine Fisheries Research Institute (KMFRI), Mombassa, Kenya and Centre National de Recherche Océanographique (CNRO), Nose-Bé, Madagascar. This bilingual guide is one of the results of this study.

Study area, sampling and individual methods

Kenya (Fig. 1)

Shirazi Creek: This creek is situated approximately 80 km south of Mombasa Island. It is the site of the 'Shirazi Oyster Project,' run by the Shaza Women's group, and set up as a community oyster farm. Shirazi creek receives freshwater from the perennial Ramisi River. There are no large industrial activities near the creek, but sport fishing, as well as artisanal

sont trop limités pour permettre la mise en place de tels programmes, ce qui est particulièrement vrai dans la région de l'Afrique de l'Est. Cette situation apparaît critique car les populations côtières de cette région sont fortement dépendantes des pêches artisanales et sont de ce fait vulnérables à tout incident qui peut affecter la disponibilité en produits de la mer. L'aquaculture se développe également au Kenya, en Tanzanie et à Madagascar, et obligera à prendre en considération la question des algues toxiques.

Bien que les dinoflagellés épiphytes de la région aient été largement étudiés récemment (Quod 1994, Quod *et al.* 1999, Turquet 1997, Ten-Hage *et al.* 2000a-c) et que des observations d'espèces, maintenant considérées comme potentiellement toxiques, aient été faites au cours d'études plus anciennes du phytoplancton (cf. Taylor 1976 et références citées), aucune étude de l'ensemble des algues nuisibles n'a été entreprise dans cette région.

Afin de développer les compétences des scientifiques locaux dans l'identification des espèces nuisibles, SAREC et la COI associée à DANIDA ont décidé de lancer et de financer une étude de base sur la diversité des microalgues potentiellement nuisibles dans la région Est de l'Afrique, la collecte des échantillons s'étalant sur une période allant de 1998 à 1999. Les organismes participant en étaient : le Centre de recherche et de communication sur les efflorescences algales nuisibles de la COI-DANIDA, Danemark; l'Agence pour la recherche et la valorisation marines (ARVAM), à la Réunion ; l'Institute of Marine Research (IMR), Zanzibar, Tanzania; l'Albion Fisheries Research Centre (AFRC), d'Albion à Maurice; le Kenya Marine Fisheries Research Institute (KMFRI) de Mombasa au Kenya et le Centre national de recherche océanographique (CNRO) de Nosy Bé à Madagascar. Ce guide bilingue constitue l'un des résultats de cette étude.

Sites d'étude, échantillonnage et méthodes particulières.

Kenya (Fig.1)

Crique de Shirazi: Ce site se situe approximativement à 80 km au sud de l'île de Mombasa. C'est le site du « Projet ostréicole de Shirazi », conduit par le groupe de femmes Shaza, et géré comme une ferme ostréicole coopérative. La Crique de Shirazi reçoit les eaux douces de la rivière pérenne Ramisi. Il n'y a pas d'activité industrielle importante à proximité de la crique, mais la pêche de loisir et artisanale y est

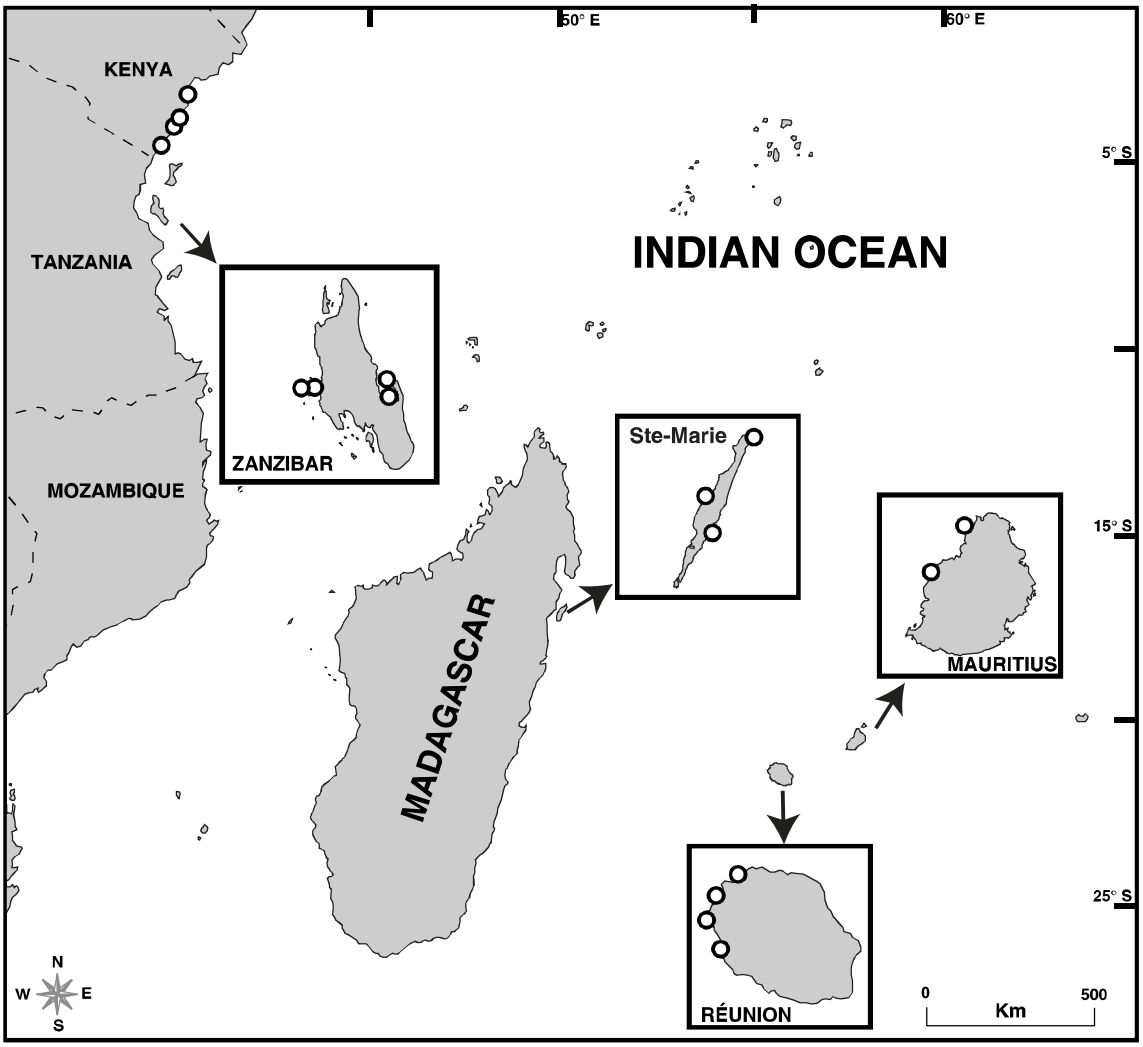


Fig. 1. Sampling localities

Fig. 1. Secteurs échantillonnées.

fishing, is common. Five fixed stations were chosen at this site.

Kilindini/Port Reitz Creek**:** This creek is situated for Mombasa and has high pollution levels due to sea traffic as it is the main port of Mombasa. It is further influenced by industrial and human waste from Mombasa Island. Three rivers feed the creek: Chasimba, Mwachi and Mombona. Seven stations were chosen along this creek. The inner stations support much local artisanal fishing.

Kilifi Creek: This site supports much artisanal as well as sport fishing. It is situated 60 km to the north of Mombasa Island. Two seasonal rivers, the large R. Rare and the much smaller R. Nzovuni, empty into Kilifi Creek. Five stations were chosen along this creek system.

Ngomeni Creek: This was the northernmost creek chosen. It is situated slightly above the permanent

pratiquée. Cinq stations fixes ont été choisies sur ce site.

Crique de Kilindini/Port Reitz: Ce site se situe à Mombasa et se distingue par un niveau élevé de pollution due à l'intensité du trafic maritime ; c'est en effet le bassin principal du port de Mombasa. De plus, cette zone de l'île de Mombasa est influencée par les rejets de l'industrie et l'homme. Trois rivières se jettent dans la crique : Chasimba, Mwachi, et Mombona. Sept stations ont été choisies le long de cette crique. Les stations les plus centrales sont les plus exploitées par la pêche artisanale.

Crique de Kilifi: Ce site fait l'objet d'une exploitation par la pêche artisanale aussi bien que de loisir. Il est situé à 60 km au nord de l'île de Mombasa. Deux rivières saisonnières, la grande Rare et la petite Nzovuni, se jettent dans la crique Kilifi. Cinq stations ont été choisies le long de cette crique.

Crique de Ngomeni: c'est parmi les sites choisis celui qui se situe le plus au nord. Il se situe juste au-

river Sabaki, about 150 km north of Mombasa Island. Waters from this creek feed a saltworks where a periodic recurrent bloom of *Microcystis* spp. has been noted since the first reported incidence in 1992 (Munga *et al.* 1992). Three stations were chosen along this creek.

Monthly plankton samples were collected from September 1998 to April 1999 at all stations. Surface water samples were collected using a bucket and a measured volume of water (12 litre) was filtered through a 20-µm mesh size plankton net. The sample was fixed in Lugol's solution or in neutralised formalin apart from a small fraction, which was used for examination of live cells. Cells were counted using a Sedgwick Rafter slide on an inverted microscope.

Madagascar (Fig. 1)

Ste. Marie: A small island situated near the north-east coast of the main island. Coral reefs are well developed particularly on the north and the south-east coasts. The western part of the island is characterised by small sandy bays and basaltic rocks. Scattered coral patches are also present.

Net (mesh size 20-µm) and benthic samples were collected and preserved in neutralised formalin. Only a few samples of benthos and plankton were analysed from this island..

Mauritius (Fig. 1)

Albion: This site is located on the western coast of Mauritius. It is enclosed by a fringing reef situated 800 m offshore. The reef extends inshore in the northern and southern direction, enclosing an area of about 1.7 km^2. The sampling stations were located at the outlet of aquaculture ponds and near the Marine Conservation Centre of AFRC. Marine macroalgae were abundant at the sampling area.

Trou aux Biches: This site is located in the north-west of Mauritius. It is a popular public beach used for recreational activities and it has extensive hotel compounds. Two stations were sampled during the survey period.

Sampling was carried out monthly between March 1998 and December 1999. For isolation of epiphytic dinoflagellates samples of macroalgae, e.g. *Jania*

dessus de la rivière permanente de Sabaki, à environ 150 km au nord de l'île de Mombasa. Les eaux de cette crique sont utilisées par des salines où des proliférations récurrentes et périodiques de *Microcystis* spp sont relevées depuis 1992, date de la première observation (Munga *et al.* 1992). Trois stations ont été choisies dans cette crique.

Les échantillons de plancton ont été collectés mensuellement de septembre 1998 à avril 1999 dans toutes les stations. Les échantillons d'eau de surface ont été collectés à l'aide d'un seau et un volume donné (12 litres) a été filtré au travers d'un filet à plancton de 20 µm. L'échantillon est fixé avec une solution de Lugol ou dans du formol neutralisé, mis à part une petite fraction utilisée pour l'observation de cellules vivantes. Les cellules sont comptées avec une lame Sedgwick Rafter sous un microscope inversé.

Madagascar (Fig. 1)

Sainte-Marie: Une petite île située à proximité de la côte nord-est de la grande île. Les récifs coralliens y sont bien développés en particulier sur les côtes nord et sud-est. La partie ouest de l'île est caractérisée par de petites baies sableuses encadrées de rochers basaltiques. Présence de zones de coraux épars.

Des échantillons prélevés au filet (vide de maille de 20 µm) ou benthiques ont été collectés et préservés dans du formol neutralisé.

Seuls quelques échantillons de benthos et de plancton ont été analysés pour cette île.

Maurice (Fig. 1)

Albion: Ce site est localisé sur la côte ouest de l'île Maurice. Il est entouré d'un récif frangeant situé à 800 m du rivage. Ce récif s'étend à la côte vers le nord et le sud, délimitant une surface d'environ 1,7 km^2. Les stations d'échantillonnage sont situées au niveau du rejet des bassins d'aquaculture et à proximité du Marine Conservation Centre de l'AFRC. Les macroalgues marines sont abondantes dans l'aire d'échantillonnage.

Trou aux Biches: Ce site est situé sur la côte nord-ouest de l'île Maurice. C'est une plage publique populaire où sont pratiquées de nombreuses activités de loisir et où les constructions hôtelières sont en expansion. Deux stations ont été échantillonnées au cours de la période de l'étude.

L'échantillonnage a été effectué mensuellement de mars 1998 à décembre 1999. Pour isoler les dinoflagellés épiphytes, des échantillons de macroalgues,

spp., *Gracilaria* spp. and *Hypnea* spp., were collected and placed in polyethylene ziplock bags containing sea water from the same locality. The bags were transported to the laboratory in a cooler with ice packs. The ziplock bags were then shaken vigorously to dislodge epiphytic dinoflagellates. The content was then passed successively through 150-µm and 20-µm mesh size sieves. The residue on the 20 µm sieve was collected in a beaker and diluted to 50 ml with sea water. One ml of this solution was counted using a Sedgwick Rafter slide, and the number of the epiphytic dinoflagellates expressed as numbers per gram wet weight of macroalgae. Samples were observed live and after fixation in Lugol's solution.

Plankton samples were collected with a 20-µm mesh plankton net and fixed in Lugol's solution.

Réunion (Fig. 1)

The Saint-Leu reef: This study area is located at the northern tip of St Leu reef, at Réunion Island (55°17′40″E and 21°09′12″S). To the east it is limited by an overflow channel and to the west by a compact reef flat, which receives high wave-energy. In this zone, the moderate current activity allows scleractinian corals to grow as scattered colonies. Branching corals are predominant in the reef community, and algal turfs often cover the dead coral branches. In January 1989, 99% of the corals were destroyed by hurricane Firinga, but in 1996 about 30% of the area had been re-colonised by living corals. At St. Leu reef, variations in qualitative and quantitative composition of the macroalgal complex has been reported, while in algal turfs modification in species abundance and floristic composition was minimal (Payri 1985). Benthic dinoflagellates have been monitored since 1992.

La Saline reef: This reef is limited by two channels, corresponding to 2 torrent mouths. It constitutes the southern part of the largest fringing reef of the island. The study site ("Trois chameaux") is more exposed to antropogenic perturbation with large urban developments on the coast (55°13'00"E and 21°04'87"S).

Saint-Paul Bay: This site is a sandy bay located at the north-west of Réunion Island (55°15'23"E and 21°00'72"S). Fishing activities are important, especially fish of the Clupeidae family. Only

comme *Jania* spp., *Gracilaria* spp. et *Hypnea* spp., ont été prélevés et placés dans des sacs en polyéthylène à fermeture éclair contenant de l'eau de mer de la même localité. Les sacs sont transportés au laboratoire dans une glacière avec des pains de glace. Chaque sac est agité vigoureusement afin de détacher les dinoflagellés épiphytes. Le contenu est ensuite passé au travers de tamis dont le vide de maille passe successivement de 150 µm à 20 µm. Le résidu du tamis de 20 µm est récupéré dans un gobelet et dilué à 50 ml avec de l'eau de mer. Un ml de cette solution est décompté avec une lame Sedgwick Rafter, et le nombre de dinoflagellés épiphytes est exprimé par gramme de macroalgues humides. Les échantillons sont observés vivants puis fixés dans une solution de Lugol.

Les échantillons de plancton sont prélevés avec un filet à plancton d'un vide de maille de 20 µm et fixés dans une solution de Lugol.

La Réunion (Fig. 1)

Le récif de Saint-Leu: Ce site d'étude est localisé dans la corne nord du récif de St-Leu, à l'île de la Réunion (55°17'40"E et 21°09'12"S). A l'est, il est délimité par le chenal de « vidange » du lagon et à l'ouest par le platier compact, soumis à une importante agitation par la houle. Dans cette zone, un courant modéré permet le développement de colonies éparses de coraux scléractiniaires. Les coraux branchus sont dominants dans cette communauté corallienne, et les gazons algaux couvrent les branches de coraux morts. En janvier 1989, 99 % des coraux ont été détruits par le cyclone Firinga; en 1996, environ 30 % de la zone a été recolonisé par des coraux vivants. Sur le récif de St-Leu, des variations qualitatives et quantitatives de la composition du complexe macroalgal ont été reportées, tandis que dans les gazons algaux, le nombre d'espèces ainsi que la composition floristique présentent peu de variations (Payri 1985). Les dinoflagellés benthiques y sont suivis depuis 1992.

Le récif de la Saline: Ce récif est délimité par deux passes, qui correspondent à l'embouchure de deux rivières. Il constitue la partie sud du récif frangeant le plus important de l'île. Le site d'étude (« Trois Chameaux ») est particulièrement exposé aux perturbations anthropiques en raison du développement urbain sur ce littoral (55°13'00"E et 21°04'87"S).

La Baie de Saint-Paul: Ce site est une baie sableuse située au nord-ouest de l'île de la Réunion (55°15'23"E et 21°04'87"S). Les activités de pêche y sont importantes, en particulier pour des poissons de la famille des Clupeidae. Seules les espèces de

planktonic species were studied from this site.

Possession Bay: This site (55°20'57"E and 20°55'65"S) is characterised by a plain of sand accumulation with a weak slope (3 to 4%). Marine vegetation, is predominantly *Caulerpa mexicana* and *Halophila stipulacea*. Basaltic sand is dominant. In the bottom of bay there is a small fringing coral reef. Fishing activities are important, especially fishes of the Clupeideae family. Only a few plankton samples were analysed from this site.

Planktonic and benthic samples were collected once per month from November 1998 to November 1999 and fixed in neutralised formalin. Dead corals covered with algal turf were collected by snorkeling. Live samples were also examined. Collections and quantitative estimates were in accordance with the general methods (see below).

Zanzibar (Fig. 1)

Chwaka Bay: This bay is located on the east coast of Unguja Island. It is shallow with an average depth of 2 m at mean sea level. It covers an area of approx. 35 km^2 and is fringed towards the south by a limestone reef covered by a dense mangrove forest of some 3,000 ha. A series of tidal creeks drains the forest, and these include Mapopwe Creek, where station I was located. On the seaward side, immediately adjacent to the forest, the bay connects with larger intertidal flats, which are covered by mixed assemblages of sea-grasses and algae. Seaweed farming is also practiced in this area. Station II was located there.

Zanzibar Town: Station III was located near Zanzibar ferry port, where there are several sewage outlets.

Bawi Island: Station IV was about 6 km from the shoreline, on the coral reef area near Bawi Island.

Plankton samples were collected using a 20-µm mesh plankton net and preserved in Lugols solution. Sampling occurred monthly at each station over a period of nine months (September 1998 – June 1999). Benthic samples (dead coral with algal turfs) were collected by diving at station IV during the months February, April and May 1999.

microalgues planctoniques ont été étudiées dans ce site.

La baie de La Possession: Ce site (55°20'57"E et 21°00'72"S) est caractérisé par une plaine d'accumulation de sable formant une pente douce (3 à 4 %). La végétation marine est principalement constituée par *Caulerpa mexicana* et *Halophila stipulacea*. Le sable basaltique est dominant. Un petit récif frangeant est présent au fond de la baie. Les activités de pêche y sont importantes, en particulier pour des poissons de la famille des Clupeidae. Seuls quelques échantillons de plancton ont été analysés pour ce site.

Les échantillons planctoniques et benthiques ont été prélevés une fois par mois de novembre 1998 à novembre 1999 et fixés avec du formol neutralisé. Les coraux morts recouverts de gazons algaux ont été prélevés en apnée. Des échantillons vivants ont aussi été observés. Le traitement des échantillons ainsi que l'estimation quantitative des dinoflagellés sont conformes aux méthodes détaillées ci-dessous.

Zanzibar (Fig. 1)

La baie de Chwaka: Cette baie est située sur la côte est de l'île Unguja. Elle est peu profonde, en moyenne 2 m à mi-marée. Elle couvre une surface approximative de 35 km^2 et est bordée au sud par un récif corallien fossile recouvert par une mangrove dense d'environ 3 000 ha. Une série de ruisseaux drainent la forêt, dont le ruisseau de Mapopwe, où la station I est localisée. Sur la façade maritime, juste en bordure de forêt, la baie est associée à de larges platiers intertidaux, recouverts par des assemblages mixtes d'herbiers et d'algues. La culture d'algues marines est pratiquée dans cette zone. La station II y est située.

Zanzibar Town: La station III est située a proximité du port de ferry de Zanzibar, où il y a de nombreux points de rejet d'eaux usées.

L'île de Bawi: La station IV est à environ 6 km du littoral, dans la zone récifale à proximité de l'île de Bawi.

Les échantillons de plancton sont prélevés à l'aide d'un filet à plancton de 20 µm et conservés dans une solution de Lugol. Un échantillonnage mensuel sur chaque station a été réalisé sur une période de neuf mois (de septembre 1998 à juin 1999). Des échantillons benthiques (coraux morts avec gazons algaux) ont été prélevés en plongée sous-marine sur la station IV pendant les mois de février, d'avril et de mai 1999.

General methods

Fixation

A large number of fixatives for phytoplankton preservation have been described, all more or less selective, and the method of choice will often depend on the organisms of interest as well as the subsequent methods applied, e.g. epifluorescence counting, SEM or TEM. For prolonged preservation and storage, fixation in either neutral or acid formaldehyde or Lugol's solution (KI plus iodine) are the most commonly used. Acetic conditions will dissolve calcified structures (e.g. coccoliths and calcareous dinoflagellate cysts), whereas silicified structures (diatoms) may dissolve to some extent in alkaline solutions (Throndsen 1978).

A formalin-based fixative is made from a 20 % stock solution of formaldehyde, which is neutralised with hexamethylenetetramine, sodiumborate or sodium carbonate or acidified with acetic acid. Final concentrations in fixed water samples should be about 0.4%. In dense net hauls the fixative should make up about one third of the volume (Throndsen 1978).

Lugol's solution is made by dissolving 100 g KI in one litre distilled water followed by 50 g crystalline iodine. Glacial acetic acid (100 ml) or sodium acetate is added for acid or alkaline solutions, respectively. The final concentration of the fixative should be enough to give the sample a weak brown or "sherry" colour (Throndsen 1978).

Samples fixed with neutral formaldehyde may be kept for years at room temperature and this usually preserve diatoms and dinoflagellates well. Flagellates often lose their flagella but may be identifiable. Acidic Lugol's solution is excellent for flagellates as they retain their flagella. Other phytoplankton organisms are usually also well fixed. This fixative will stain the cells brown, making them easier to observe during counting. The main disadvantages of Lugol's are that iodine is oxidised with time and fresh Lugol's has to be added regularly, and that many organisms are overstained, obscuring surface details e.g. thecal plates of dinoflagellates (Throndsen 1978). When fixed in Lugol's, samples should be stored in cold dark place, preferably a refrigerator, and plastic bottles should be avoided as they take up iodine from the solution.

Méthodes générales

Fixation

De très nombreux fixateurs ont été décrits pour préserver le phytoplancton, tous plus ou moins sélectifs. La méthode choisie dépendra des organismes cibles ainsi que des méthodes d'observations ultérieures, par exemple : comptage par épifluorescence, MEB (microscope électronique à balayage) ou MET (microscope électronique à transmission). Pour une conservation prolongée et le stockage, les fixateurs comme le formol neutre ou acide, ou la solution de Lugol (KI plus iodine) sont les plus couramment utilisés. Des solutions acides vont dissoudre les structures calcifiées (ex. coccolites et cystes calcaire de dinoflagellés), alors que les structures silicifiées (diatomées) peuvent êtres partiellement dissoutes dans des solutions alcalines (Throndsen 1978).

Le fixateur à base de formol est fabriqué à partir d'une solution stock de formaldéhyde à 20 %, neutralisé avec de l'hexaméthylène tétramine, du borate de sodium ou du carbonate de sodium, ou bien acidifié avec de l'acide acétique. La concentration finale dans un échantillon fixé à l'eau doit être d'environ 0,4 %. Dans les récoltes plus denses obtenues au filet, le fixateur peut représenter un tiers du volume (Throndsen 1978).

La solution de Lugol est fabriquée en dissolvant 100 g de KI dans 1 litre d'eau distillée puis 50 g d'iodine cristalline. De l'acide acétique glacial (100 ml) ou de l'acétate de sodium est ajouté pour respectivement acidifier ou alcaliniser la solution. La concentration finale de ce fixateur doit être suffisante pour donner à l'échantillon une légère coloration brune ou de la teinte du « sherry » (Throndsen 1978).

Les échantillons fixés avec du formol neutralisé peuvent être gardés plusieurs années à température ambiante et conservent généralement bien les diatomées et dinoflagellés. Les flagellés peuvent perdre leur flagelle, mais restent identifiables. La solution de Lugol acidifiée est excellente pour les flagellés car elle maintient leurs flagelles. D'autres microorganismes phytoplanctoniques sont aussi généralement bien fixés. Cette fixation va colorer en brun les cellules, facilitant leur observation durant les comptages. Le principal désavantage du Lugol est que l'iodine s'oxyde avec le temps, si bien que du Lugol frais doit être ajouté régulièrement. De plus, de nombreux organismes se retrouvent trop colorés, rendant peu lisibles les détails comme les plaques thècales des dinoflagellés (Throndsen 1978). Quand

Acid cleaning of diatoms

In order to observe details of the diatom frustule it is neccesary to oxidise the organic matter. The following method, based on Christensen (1988), is useful: the sample (max. 10 ml) is poured into a 100 ml Erlenmayer flask. One ml 10 % HCl is added, if the sample contains large amounts of Ca^{++}. Then, 2 ml of 30% H_2SO_4 and 10 ml saturated $KMnO_4$, are added. The mixture is left for 24h, during which the sample is shaken a few times. Then, 10 ml saturated oxalic acid is added. The sample will begin bubbling and slowly becomes transparent. If not, it should be left for a while or more oxalic acid added. The sample is then washed 3-4 times in distilled water (centrifugation followed by resuspension), and mounted (e.g. in Naphrax) for light microscopical examination, or on grids and/or stubs for TEM and SEM observations.

Staining of thecate dinoflagellates

It may be necessary to stain thecal plates of armoured dinoflagellates, particularly thin-walled species, like members of the genus *Alexandrium*. Two methods are useful:

Iodine-chloralhydrate

This method is a modification of the von Stosch's (1969) method. The staining solution is made as follows: 2.6 g iodine, 5.0 g potassium iodine and 4.0 g chloral hydrate dissolved in 10 ml distilled water (Imamura & Fukuyo 1987). Use half- and quarter strength solutions if overstaining is a problem. The method works best on empty thecae, as the protoplasma will also be stained, obscuring plate details. When the preparation has almost dried, the protoplasm may escape from the cell, if necessary following a light pressure on the coverslip. The plates are then stained by adding a small drop of staining solution to one side of the coverslip, excess water being removed from the opposite side. Sometimes it may be advantageous to stain the cell before squashing. Weak hypochlorite (bleach), may be used to assist plate separation.

ils sont fixés avec du Lugol, les échantillons doivent être conservés dans un endroit frais et sombre, de préférence au réfrigérateur. Les bouteilles en plastique doivent être évitées, car elles adsorbent l'iodine de la solution.

Nettoyage des diatomées à l'acide

Afin d'observer les détails de la frustule des diatomées il est nécessaire d'oxyder la matière organique. La méthode suivante, tirée de Christensen (1988), peut être utile : l'échantillon (max. 10 ml) est placé dans un Erlenmeyer de 100 ml. Si l'échantillon contient une grande quantité de Ca++, un ml d'HCl 10 % est ajouté. Puis, 2 ml de H_2SO_4 30 % et 10 ml de $KMnO_4$ saturé sont additionnés. La mixture est laissée durant 24h, pendant lesquelles elle est agitée plusieurs fois. 10 ml d'acide oxalique saturé sont ensuite ajoutés. L'échantillon va commencer à faire des bulles et deviendra peu à peu transparent, sinon il faudra attendre ou ajouter de l'acide oxalique. L'échantillon est ensuite rincé 3-4 fois avec de l'eau distillée (centrifugation suivie d'une resuspension), et monté (ex. Naphrax) pour l'observation sous microscope photonique, ou sur une grille et/ou un porte-objet pour les observations au MET et au MEB.

Coloration pour les dinoflagellés thèqués

Il est souvent nécessaire de colorer les plaques thécales des dinoflagellés à carapace, en particulier les espèces à thèques minces, comme les membres du genre *Alexandrium*. Deux méthodes peuvent être utilisées:

Chloralhydrate d'iodine

Cette méthode est une variante de celle de Von Stosch (1969). La solution de coloration est faite comme suit: 2,6 g d'iodine, 5 g d'iodine potassium et 4,0 g de chloral hydrate sont dissous dans 10 ml d'eau distillée (Imamura & Fukuyo 1987). Utiliser la moitié ou le quart de la solution-mère si la surcoloration est un problème. Cette méthode opère très bien sur les thèques vides, car le protoplasme sera lui aussi coloré, obscurcissant les détails des plaques. Quand la préparation sera bien sèche, le protoplasme peut être extrait de la cellule, si nécessaire en exerçant une légère pression sur la lamelle. Les plaques peuvent ainsi êtres colorées par addition d'une petite goutte de colorant sur un côté de la lamelle, l'excès d'eau étant enlevé de l'autre côté. Il peut être parfois intéressant de colorer les cellules avant l'écrasement. L'hypochlorite dilué (décolorant) peut être utilisé pour aider à la séparation des plaques.



Figs. 2-6. Collecting dead corals with algal turf for observation and enumeration of surface dwelling dinoflagellates some of which are potentially ciguateric (see text for details).

Figs.2-6. Prélèvements de coraux morts avec des gazons algaux pour l'observation et comptage de dinoflagellés épiphytes de la surface dont certains sont potentiellement ciguatériques (voir texte pour les détails).

CalcoFluor White

This method, first used on dinoflagellates by Fritz & Triemer (1985), requires an epifluoresence microscope equipped with a filter arrangement for 440 nm excitation and 500-520 nm emission. The advantage of this technique is that it primarily stains cellulosic material, i.e. the thecal plates, and it is therefore not necessary to remove the protoplasm. The method is also very useful to visualise the pore-pattern in species of *Prorocentrum*. A stock solution of 10 mg/ml Calcofluor White 2MR or the equivalent Fluorescent Brightener 28 (Sigma) made up in distilled water is used to prepare a working solution of about 2-10 µg/ml. Staining works best in neutralised Lugol's or formalin.

Le blanc de CalcoFluor

Cette méthode, utilisée pour la première fois sur les dinoflagellés par Fritz & Triemer (1985), requiert un microscope à épifluorescence équipé d'un jeu de filtres pour une excitation à 440 nm et une émission à 500-520 nm. L'avantage de cette technique est que premièrement elle colore le matériel cellulosique, c. à d. les plaques thècales, et ensuite qu'il n'est pas nécessaire d'enlever le protoplasme. Cette méthode est aussi très utile pour visualiser l'arrangement des pores chez les espèces de *Prorocentrum*. Une solution stock de 10 mg/ml de blanc de CalcoFluor 2MR ou de l'équivalent Fluorescent Brightener 28 (Sigma) complémenté par de l'eau distillée est utilisée pour préparer la solution de travail à environ 2–10 µg/ml. Les colorations réussissent mieux dans le Lugol ou le formol neutralisé.

Collection and quantitative estimation of dinoflagellates on dead corals

Dead coral branches covered with algal turf are collected by snorkeling (Fig. 2). Coral branches are picked up gently and placed underwater in plastic bags with as little disturbance as possible. A minimum of 10 coral branches are collected from each site. Samples are transported back to the laboratory in the dark at ambient water temperature. The coral pieces are scrubbed in filtered sea water in a plastic container, using a stiff household brush, in order to remove the dinoflagellates from the algal turf (Figs. 3-4). The suspension is then sieved or filtered through four sets filters with mesh-sizes of 850 µm, 125 µm, 38 µm and 20 µm, respectively, and washed several times in filtered sea water (Fig. 5). Metal sieves used for sediment grain size analysis are particularly useful for this purpose. Dinoflagellates retained in the fractions 38 and 20 µm, are then identified and counted using a light microscope (Fig. 6). The cells may be live or fixed before counting. The wet weight of the algal turf retained in the first fraction (850 µm) is determined and density expressed as number of cells counted/g algal turf.

Potentially harmful algae observed during this survey

A total of about 60 potentially harmful species were observed during the present survey (Table 1), belonging to 4 different classes. A brief summary of the results is given below:

Kenya

Potentially toxic algae were present at most sampling stations during the sampling period (Sep. 98- Apr. 99). The diatom *Pseudo-nitzschia pungens* occasionally occurred in high numbers, about 60000 cells/L at Shirazi (February) 7000 cells/L at Kilindini (February), and 7000 cells /L at Kilifi (November). A bloom of the non-toxic *Peridinium quinquecorne*, reaching about 215000 cells/L, was noted at Kilindini (St. 1) in September. Four species of *Alexandrium* were observed: *A. affine*, *A. leei*, *A.* cf. *tamarense* and *A. tamiyavanichii*. Strains of *A. tamiyavanichii* from Thailand waters have been shown to be toxic (Taylor *et al.* 1995). Although never observed in

Prélèvements et estimation quantitative des dinoflagellés sur coraux morts

Les branches de coraux morts recouverts d'un gazon algal sont prélevées en apnée (Fig. 2). Les branches de coraux sont détachées et placées immédiatement, et le plus délicatement possible, sous l'eau, dans un sac plastique. Un minimum de 10 branches coralliennes est prélevé par site. Les échantillons sont ramenés au laboratoire dans le noir et à température ambiante. Chaque pièce de corail est brossée dans un seau rempli d'eau de mer filtrée, en utilisant une brosse de type ménagère, afin de détacher les dinoflagellés des gazons algaux et les gazons algaux des coraux. (Fig. 3-4). La suspension est tamisée successivement au travers de quatre tamis de vide de mailles différents, 850 µm, 125 µm, 38 µm et 20 µm et rincée plusieurs fois avec de l'eau de mer filtrée (Fig. 5). Les tamis métalliques utilisés pour les analyses de granulométrie sédimentaire sont particulièrement bien adaptés à ces opérations. Les dinoflagellés retenus dans les résidus de tamis 38 µm et 20 µm, sont identifiés et comptés sous un microscope photonique (Fig. 6). Les cellules peuvent être vivantes ou fixées avant le dénombrement. Le poids frais des gazons algaux retenus dans la première fraction (850 µm) est déterminé et la densité est exprimée en nombre de cellules comptées/g de gazon algal.

Les algues potentiellement nuisibles observées pendant cette étude.

Un total d'environ 60 espèces potentiellement nuisibles ont été observées pendant la présente étude (Tableau 1), appartenant à quatre classes différentes. Un bref résumé des résultats est présenté cidessous:

Kenya

Des algues potentiellement toxiques sont présentes dans la plupart des stations échantillonnées durant la période (sept. 98 - avr. 99). La diatomée *Pseudo-nitzschia pungens* est observée occasionnellement en grand nombre, environ 60 000 cellules/l à Shirazi (février), 7 000 cellules/l à Kilindini (février) et 7 000 cellules/l à Kilifi (novembre). Une prolifération de *Peridinium quinquecorne* non toxique, atteignant environ 215 000 cellules/l a été observée à Kilindini (station I). Quatre espèces d'*Alexandrium* ont été observées: *A. affine*, *A. leei*, *A cf. tamarense et A. tamiyavanichii*. Des souches de *A. tamiyavanichii* des eaux thaïlandaises avaient montré un certain degré de toxicité (Taylor *et al.* 1995). Cependant,

Table 1. Potentially harmful algae observed during this survey

Tableau 1. Algues potentiellement nuisibles observées durant ce suivi.

Species Espèce	Country Pays					Toxic Toxique
	Kenya	Madagascar	Mauritius	Réunion	Zanzibar	
Cyanophytes						
Anabaena spp.	x				x	x
Lyngbya spp.					x	x
Oscillatoria spp.	x		x		x	x
Trichodesmium cf. *contortum*					x	
T. erythraeum		x	x		x	x
T. tenue					x	x
T. thiebautii					x	x
T. spp.	x			x	x	x
Diatoms						
Chaetoceros peruvianus				x		
Pseudo-nitzschia cf. *cuspidata*				x		
P. pungens	x					x
P. spp.	x				x	(x)
Dinoflagellates						
Alexandrium affine	x					
A. leei	x					
A. tamayavanichii	x					x
A. cf. *tamarense*	x					(x)
Amphidinium carterae		x	x		x	x
A. operculatum			x	x	x	x
Coolia monotis			x	x	x	
C. tropicalis				x		
C. sp			x	x		
Dinophysis acuminata	x					x
D. caudata	x					
D. doryphorum				x		
D. cf. *favus*				x		
D. hastata			x			x
D. cf. *infundibula*	x					
D. cf. *parvula*	x					
D. rapa						(x)
D. rotundata	x				x	x
D. schuettii		x				
D. spp.	x			x		
Gambierdiscus belizeanus				x		
G. toxicus			x	x	x	x
G. yasumotoi				x		x
Lingulodinum polyedrum	x					x
Ostreopsis heptagona				x	x	x
O. labens				x		
O. lenticularis			x	x		x
O. mascarenensis				x		x
O. ovata	x		x	x	x	
O. siamensis			x	x		x
O. spp.					x	
Prorocentrum arenarium		x		x		x
P. belizeanum			x	x	x	x
P. borbonicum					x	x
P. concavum		x	x	x	x	x
P. elegans			x	x	x	
P. emarginatum			x	x	x	
P. hoffmannianum			x	x		x
P. lima		x	x	x	x	x
P. maculosum					x	x
P. mexicanum	x		x	x	x	x
P. micans	x				x	
P. cf. *obtusum*	x					
P. panamensis				x		
P. sculptile				x		
P. spp.			x		x	(x)
Protoceratium reticulatum	x					x
Sinophysis canaliculata		x	x	x	x	
Haptophytes						
Prymnesium calathiferum				x		x
Silicoflagellates						
Dictyocha fibula	x					
Dictyocha speculum				x		

high cell concentrations, cells of *Alexandrium* spp. were present in 25% of the analysed samples from Shirazi, 46% from Kilindini, 43% from Kilifi and 25% from Ngomeni, indicating that *Alexandrium* species is a common component of the phytoplankton assemblage and may be a potential risk.

No sampling from Kenyan coral reef areas were made during this survey.

Madagascar

Very few samples were analysed from Madagascar. However, potentially toxic benthic or epiphytic species of dinoflagellates e.g. *Amphidinium* cf. *carterae*, *Prorocentrum arenarium* and *P. concavum* were observed. More extensive sampling will no doubt reveal a more diverse representation of potentially toxic algae.

Mauritius

Several potentially toxic species belonging to the genera *Amphidinium*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, and *Prorocentrum* were observed in the lagoons of Mauritius (Table 1). The following physico-chemical parameters were measured: temperature (range 22.5-28.0 °C), salinity (c. 34.5-35.5 PSU), pH (7.8-7.4), dissolved O_2 (5.8-10 mg/L), NO_3-N (less than 0.1 mg/L) and PO_4 (0.01-0.05 mg/L). There was little difference between the two stations monitored, Albion and Trou aux Biches.

Maximum cell densities (per g wet weight of macroalgae) of selected benthic or epiphytic dinoflagellates were: *Amphidinium* sp.: 18, *Coolia monotis*: 13, *Gambierdiscus toxicus*: 10, *Ostreopsis* spp.: 8, and *Prorocentrum* spp.: 50. Only a limited number of plankton samples were analysed but the blue-green alga *Trichodesmium erythraeum* and the dinoflagellate *Dinophysis hastata* were observed in samples from Grand Bay.

Réunion

21 species of benthic dinoflagellates, several of which are potentially toxic, were observed (Table 1).

The maximum cell densities of selected benthic or epiphytic dinoflagellates (per g wet weight of algal turf) were: *Gambierdiscus* spp.: 2963, *Ostreopsis* spp.: 5365, and *Prorocentrum* spp.: 13200.

Observations of plankton samples showed that the open waters of Réunion are generally characterised by extreme oligotrophic conditions and concentrations of planktonic microalgae were there-

jamais observées en grandes concentrations, les cellules d'*A.* spp. sont présentes dans 25 % des échantillons analysés de Shirazi, 46 % de Kilindini, 43 % de Kilifi et 25 % de Ngomeni, indiquant que les espèces d'*Alexandrium* sont une des composantes communes de l'assemblage phytoplanctonique et constituent donc un risque potentiel.

Aucun échantillonnage sur les récifs coralliens du Kenya n'a été effectué durant cette étude.

Madagascar

Très peu d'échantillons ont été analysés à Madagascar. Cependant, des espèces benthiques ou épiphytes potentiellement toxiques, ex. *Amphidinium* cf. *carterae*, *Prorocentrum arenarium* et *P. concavum* ont été observées. Un échantillonnage plus important devrait révéler une plus grande diversité en dinoflagellés potentiellement toxiques.

Maurice

Plusieurs espèces potentiellement toxiques appartenant aux genres *Amphidinium*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis* et *Prorocentrum* ont été observées dans les lagons de l'île Maurice (Tableau 1). Les paramètres physico-chimiques suivants ont été mesurés: température (22,5 à 28,0 °C), salinité (34,5-35,5 PSU), pH (7,8-7,4), O_2 dissous (5,8-10 mg/l), NO_3-N (moins de 0,1 mg/l) et PO_4 (0,01-0,05 mg/l). Il existe de petites différences entre les deux stations étudiées, Albion et Trou aux Biches. Les densités cellulaires maximales (par g de macroalgue humide) des espèces benthiques ou épiphytiques sélectionnées étaient : *Amphidinium* spp.: 18, *Coolia monotis*: 13, *Gambierdiscus toxicus* : 10, *Ostreopsis* spp.: 8 et *Prorocentrum* spp.: 50. Seuls quelques échantillons de plancton ont été analysés, mais la cyanobactérie *Trichodesmium erythraeum* et le dinoflagellé *Dinophysis hastata* ont été observés dans les échantillons de Grand Baie.

La Réunion

21 espèces de dinoflagellés benthiques, dont plusieurs sont potentiellement toxiques, ont été observées (Tableau 1). Les densités cellulaires maximales des espèces benthiques ou épiphytes sélectionnées (par g de gazon algal humide) étaient élevées: *Gambierdiscus* spp.: 2 963, *Ostreopsis* spp.: 5 365 et *Prorocentrum* spp.: 13 200.

Les observations faites sur les échantillons de plancton ont montré que les eaux au large de la Réunion sont généralement caractérisées par des conditions oligotrophes extrêmes, avec des concentrations en microalgues planctoniques qui sont donc très faibles. Les espèces potentiellement toxiques observées occasionnellement étaient *Trichodesmium* spp., *Dinophysis* spp. et *Pseudo-nitzschia* cf. *cuspidata*. Le nanoflagellé potentiellement toxique *Prym-*

fore very low. Potentially toxic species occasionally observed were *Trichodesmium* spp., *Dinophysis* spp. and *Pseudo-nitzschia* cf. *cuspidata*. The potentially toxic nanoflagellate *Prymnesium calathiferum* was found in an enrichment sample from St. Paul Bay.

Zanzibar

About 25 potentially toxic algal species were observed from September 1998 to June 1999. Species of *Pseudo-nitzschia* were observed in September-November and February-April at stations III & IV. Unfortunately, no detailed identification by the use of electron microscopy was made, and it is not known whether these species were toxic. Several potentially toxic blue-green algae for example *Anabaena* spp., *Lyngbya* spp., *Oscillatoria* spp. and four species of *Trichodesmium*: *T.* cf. *contortum*, *T. erythraeum*, *T. tenue*, and *T. thibautii* were present. Species of *Trichodesmium* appeared to be most abundant in January and February.

Although sampling of dead coral was done only in February, March and April, and only at one station, a high diversity of potentially toxic benthic dinoflagellagellates was found. Nine different species of *Prorocentrum* were observed, together with *Gambierdiscus toxicus*, *Ostreopsis heptagona*, *O. ovata*, and *Coolia* cf. *monotis*.

Conclusion

The present study has shown that several potentially toxic algae occur in the Western Indian Ocean (WIO). Under certain environmental conditions these may constitute a potential risk to human health and/or economic losses to the fishery and aquaculture industry. In Réunion Island an efficient monitoring programme has been conducted since 1992. Here ciguatera fish poisoning is common, 477 cases of intoxication having been reported during the period 1986-1994, and a rich and diverse assemblage of potentially benthic toxic dinoflagellates has been recorded (Quod & Turquet 1996, Turquet *et al.* 1998, Ten-Hage 2000). The same diversity almost certainly occurs in neighbouring countries. It is noteworthy that the maximum abundance of potentially ciguateric dinoflagellates is generally 200-500 times higher in Réunion than in Mauritius. Abundance of ciguateric dinoflagellates may be very patchy and large differences may occur even within small areas. However, the differences observed may also

nesium calathiferum a été trouvé dans un échantillon enrichi de la baie de Saint-Paul.

Zanzibar

Environ 25 espèces d'algues potentiellement toxiques ont été observées de septembre 1998 à juin 1999. Des espèces de *Pseudo-nitzschia* ont été observées en septembre-novembre et février-avril dans les stations III et IV. Malheureusement, aucune identification précise par l'utilisation d'un microscope électronique n'a été réalisée. Le caractère toxique de ces espèces n'est donc pas confirmé. Plusieurs cyanobactéries potentiellement toxiques, telles que *Anabaena* spp., *Lyngbya* spp., *Oscillatoria* spp. et quatre espèces de Trichodesmium: *T.* cf. *contortum*, *T. erythraeum*, *T. tenue*, et *T. thibautii* étaient présentes. Les espèces de *Trichodesmium* semblent plus abondantes en janvier et février.

Bien que l'échantillonnage des coraux morts ait été effectué seulement en février, mars et avril, et uniquement sur une station, une grande diversité de dinoflagellés benthiques potentiellement toxiques a été trouvée. Neuf espèces différentes de *Prorocentrum* ont été observées, associées à *Gambierdiscus toxicus*, *Ostreopsis heptagona*, *O. ovata* et *Coolia* cf. *monotis*.

Conclusion

La présente étude montre que plusieurs algues potentiellement toxiques sont présentes dans la région ouest de l'océan Indien (WIO). Sous certaines conditions environnementales, elles peuvent constituer un risque potentiel pour la santé humaine et/ou de pertes économiques pour les industries de pêche et d'aquaculture. A l'île de la Réunion, un programme d'observation efficace est conduit depuis 1992. L'intoxication par *ciguatera* y est commune, 477 cas ont été signalés durant la période 1986-1994, et un assemblage riche et diversifié de dinoflagellés benthiques potentiellement toxiques a été noté (Quod & Turquet 1996, Turquet *et al.* 1998, Ten-Hage 2000). La même diversité doit certainement être présente dans les pays voisins. Il est remarquable que l'abondance maximale en dinoflagellés potentiellement toxiques soit généralement 200 à 500 fois plus forte à la Réunion qu'à l'île Maurice. L'abondance en dinoflagellés ciguatériques peut être très variable, de grandes différences pouvant se rencontrer même entre de petites zones. Cependant, les écarts observés peuvent êtres dus à des stratégies d'échantillonnages différentes, prélèvement manuel de macroalgues à

be due to different sampling strategies, handpicked macroalgae in Mauritus as opposed to dead coral with algal turf in Réunion. It would be interesting to further investigate this issue.

The present survey did not include the nanoplankton fraction, i.e. organisms less than 20 µm. Potentially toxic organisms within this fraction include species of *Chrysochromulina* and *Prymnesium*. The finding of *Prymnesium calathiferum* in an enrichment sample from Réunion indicates that this group may also be significant in tropical waters. This size-fraction has been relatively little studied in tropical areas.

Illustrated guide to selected species

The species in the following are primarily selected based on the their potentially toxicity. However, non-toxic species resembling toxic (e.g. *Dinophysis* spp., *Prorocentrum* spp. and *Sinophysis caniculata*), or which may be harmful due to physical damage to gill tissue of fish, have also been included. Toxic species, which most likely occur in the region but for some reason were not observed during the present survey, have not been included. The most obvious examples of this category are *Pyrodinium bahamense* and various species of raphidophytes. Finally, only species for which we have photographic documentation have been included.

Dinoflagellates

This group of algae or protists includes the most toxic species (e.g. Sournia 1995), with representatives responsible for PSP, NSP, DSP, ciguatera (CFP), and fish-kills.

The majority of dinoflagellates are free-living unicellular flagellates, which may be found in fresh, brackish and marine environments. Species may be planktonic, benthic or epiphytic, some live as symbionts, for example the zooxanthella of corals and other invertebrates, and some are obligate parasites. About 50% of the ca. 2500 described species are heterotrophic, i.e. obtain their organic carbon entirely

Maurice par opposition aux coraux morts recouverts de gazon algal à la Réunion. Il serait intéressant d'examiner ce fait à l'avenir.

Cette présente étude n'incluait pas la fraction nanoplanctonique, c. à d. les organismes inférieurs à 20 µm. Les organismes potentiellement toxiques contenus dans cette fraction incluent entre autres les espèces de *Chrysochromulina* et *Prymnesium*. L'observation de *Prymnesium calathiferum* dans un échantillon enrichi de la Réunion montre que ce groupe doit être significatif dans les eaux tropicales. Cette fraction de petite taille est très peu étudiée en zone tropicale.

Guide illustré de quelques espèces.

Les espèces suivantes ont été principalement sélectionnées sur la base de leur toxicité potentielle. Cependant, des espèces non toxiques ressemblant aux toxiques (ex. *Dinophysis* spp., *Prorocentrum* spp. et *Sinophysis canaliculata*), ou qui peuvent être nuisibles par les dommages physiques qu'elles causent aux tissus branchiaux des poissons, ont aussi été incluses. Les espèces toxiques, qui sont certainement présentes dans la région mais qui, pour plusieurs raisons, n'ont pas été observées durant cette étude, n'ont pas été décrites. L'exemple le plus marquant pour cette catégorie est *Pyrodinium bahamense* et diverses espèces de raphidophytes. Enfin, seules les espèces pour lesquelles nous avions une illustration photographique ont été décrites.

Dinoflagellés

Ce groupe d'algues ou de protistes inclut la plupart des espèces toxiques (cf. Sournia 1995) responsables des mortalités massives de poissons et des intoxications humaines de type PSP, NSP, DSP et ciguatérique.

La majorité des dinoflagellés sont des organismes unicellulaires, flagellés, libres, qui peuvent être trouvés dans les eaux douces, saumâtres ou marines. Les espèces peuvent être planctoniques, benthiques ou épiphytiques, certaines sont symbiotiques, comme par exemple les zooxanthelles associées aux coraux ou à d'autres invertébrés, d'autres sont strictement parasites .

Environ 50% des 2 500 espèces décrites sont

by feeding on other organisms (Gaines & Elbrächter 1987), predominantly other protists. Although the remaining species are phototrophic, i.e. have chloroplasts, there is increasing evidence that many of these are mixotrophic, i.e. they are also able to feed on particulate organic matter for example other pro-tists (e.g. Bocksthaler & Coats 1993, Jacobson & Anderson 1996, Skovgaard 1996a,b, Stoecker *et al.* 1997). Typical photosynthetic pigments include chlorophyll a, c_2, β,β-carotene, dinoxanthin, diadinoxanthin and peridinin. However, pigments typical of chlorophytes, chrysophytes, cryptophytes and haptophytes occur in some species (Jeffrey & Vesk 1997).

Dinoflagellates are characterised by the presence of two dissimilar flagella, one is ribbon-shaped and encircles the cell in a semi-helical fashion, the transverse flagellum, the second is whip-like and trails behind the cell, the longitudinal flagellum. In most species flagella are situated in furrows on the cell body, the transverse furrow, cingulum, and the longitudinal furrow, sulcus. The side of the cell from which the flagella originate is by convention termed the ventral side, with left and right sides as in humans (Taylor 1987). In a few groups, like the prorocentroids (see below), the flagella arise anteriorly and the cingulum and sulcus are absent (Taylor 1987). Most dinoflagellates have a distinct nucleus, and the permanently condensed chromosomes are usually visible as either discrete "points" or short rods under the light microscope.

Dinoflagellates may be divided into armoured and unarmoured species based on the presence or absence of thecal plates. The taxonomy of armoured dinoflagellates is primarily based on the arrangement and number of the thecal plates (see below), whereas the taxonomy of the unarmoured species has primarily been based on cell shape and cingular and sulcal arrangement (see below).

Unarmoured species

A combination of characters is used to identify the unarmored dinoflagellates to genera and species: 1) size, shape and proportions of the cell, 2) cingular

hétérotrophes, c. à. d. qu'elles obtiennent leur carbone organique en se nourrissant d'autres organismes, principalement d'autres protistes (Gaines & Elbrächter 1987). Bien que les espèces restantes soient phototrophes, c. à d. qu'elles possèdent des chloroplastes, beaucoup d'entre elles sont mixotrophes, c. à d. qu'elles sont aussi capables de se nourrir de matière organique particulaire (cf. Bocksthaler & Coats 1993, Jacobson & Anderson 1996, Skovgaard 1996 a,b, Stoecker *et al.* 1997). Les pigments photosynthétiques rencontrés chez les dinoflagellés sont les chlorophylles a, c2, ß, le ß carotène, la dinoxanthine, la diadinoxanthine et la péridinine. Cependant, on rencontre des pigments caractéristiques des Chlorophytes, Chrysophytes, Cryptophytes & Haptophytes chez certaines espèces (Jeffrey & Vesk 1997).

Les dinoflagellés sont caractérisés par la présence de deux flagelles bien différents, l'un appelé flagelle transversal, a une forme de ruban qui entoure la cellule, l'autre, appelé flagelle longitudinal, est en forme de fouet et oriente vers l'arrière de la cellule. Chez la plupart des espèces, les flagelles sont situés dans des gouttières ou sillons. On distingue la gouttière transversale ou cingulum et la gouttière longitudinale ou sulcus. Par définition, la face ventrale est déterminée par la zone d'insertion des flagelles à droite et à gauche comme chez l'homme (Taylor 1987). Chez quelques groupes, comme les prorocentroïdes (voir plus bas), le cingulum et le sulcus sont absents et les deux flagelles sont insérés antérieurement (Taylor 1987). La plupart des dinoflagellés ont un noyau très particulier, qui se caractérise par des chromosomes toujours condensés quel que soit le stade du cycle cellulaire. Au microscope photonique, ces chromosomes sont habituellement visibles et forment de petites tâches ou de courtes bandes.

On distingue parmi les dinoflagellés les espèces thèquées et non thèquées, caractérisées par la présence ou l'absence de plaques thècales. La taxinomie des dinoflagellés thèqués est principalement basée sur l'arrangement et le nombre des plaques thècales (voir plus bas), tandis que celle des espèces non thèquées est principalement basée sur la forme cellulaire et le déplacement cingulaire et sulcal (voir plus bas).

Les espèces non thèquées

Un ensemble de caractères est utilisé pour identifier les genres et les espèces de dinoflagellés non thèqués: (1) la taille, la forme et les proportions cellulaires,

position and displacement, 3) sulcal placement and intrusion on the epicone, 4) presence/absence of an apical groove and its shape, and 5) presence and location of organelles e.g. nucleus, nuclear capsule, chloroplasts, pyrenoid, nematocysts, stigma or ocelloid (see also Steidinger & Tangen 1996). In order to observe any of these characters it is usually necessary to observe live cells, as most unarmored dinoflagellates are very delicate and will not withstand normal fixations like Lugol's solution or formalin.

Cingular position and displacement have been used as a main character at the generic level (Fig. 7). For example the genera *Gymnodinium* and *Gyrodinium* have been separated only on the degree of cingular displacement, which in *Gymnodinium* must not exceed 20% of the body length, whereas in *Gyrodinium* it is more than 20 % (Kofoid & Swezy 1921). However, in many species the displacement is around this borderline, making their generic affiliation difficult. Furthermore, culture studies have shown that cingular displacement may vary considerably within a clone (Kimball & Wood 1965). This illustrates that cingular displacement is not a reliable generic character. Recent progress in ultrastructural and molecular sequence analysis has shown that *Gymnodinium*/*Gyrodinium*, as presently defined, are polyphyletic, and *Gymnodinium* has been split into several new genera (see Daugbjerg *et al.* 2000). *Gymnodinium sensu stricto* is now characterised by (1) the presence of a horseshoe-shaped apical groove (Fig. 8), which runs in an anticlockwise direction around the apex of the cell, (2) distinct chambers in the nuclear envelope, and (3) a nuclear fibrous connective, which interlinks the nucleus and the flagellar apparatus. The important neurotoxic and/or fish-killing species *Gymnodinium breve* and *G. mikimotoi* have been transferred to a new genus *Karenia*, which is characterised by the presence of a straight apical groove (Fig. 8), absence of nuclear chambers and absence of a nuclear fibrous connective. The major carotenoids of *Karenia* are fucoxanthin, 19-hexanoyl-oxyfucoxanthin and/or 19-butanoyl-oxyfucoxanthin.

Amphidinium

The cingulum is strongly displaced towards the apex of the cell, and the epicone is therefore often very small, tongue-shaped, or appearing as a small cap.

(2) la position et le déplacement cingulaire, (3) la position du sulcus et parfois son intrusion au niveau de l'épicone, (4) la présence/absence d'un sillon apical et sa forme, et (5) la présence et la position des organites c. à d. le noyau, la capsule nucléaire, les chloroplastes, le pyrénoïde, les nématocystes, le stigma ou ocelloïde (voir aussi Steidinger & Tangen 1996). Pour déterminer ces caractères, il est préférable d'observer ces organismes vivants. La plupart de ces espèces sont fragiles et résistent mal à la fixation par le lugol ou le formol.

La position du cingulum et son déplacement ont été choisis comme un des principaux caractères au niveau générique (Fig. 7). Par exemple, les genres *Gymnodinium* et *Gyrodinium* se distinguent uniquement par le degré de déplacement du cingulum, qui ne doit pas excéder chez *Gymnodinium* 20% de la longueur de la cellule, tandis qu'il les dépasse chez *Gyrodinium* (Kofoid & Swezy 1921). Cependant, pour de nombreuses espèces, le déplacement se situe autour de cette limite, ce qui rend difficile l'affiliation au genre. De plus, des études sur des souches en culture ont montré que le déplacement cingulaire peut varier considérablement au sein d'un même clone (Kimball & Wood 1965). Le déplacement cingulaire n'est donc pas un caractère générique fiable. Les progrès récents dans les études ultrastructurales et moléculaires ont montré que le complexe *Gymnodinium*/*Gyrodinium* tel qu'il est défini actuellement est polyphylétique. Ainsi, le genre *Gymnodinium* a été partagé en plusieurs nouveaux genres (voir Daugbjerg *et al.* 2000). *Gymnodinium* « stricto sensu » est maintenant caractérisé par (1) la présence d'un sillon apical en forme de fer à cheval (Fig. 8), qui tourne autour de l'apex dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, (2) l'existence de chambres marquées dans l'enveloppe nucléaire, et (3) la présence d'un connectif nucléaire fibreux, qui relie le noyau à l'appareil flagellaire. Les espèces neurotoxiques et ichtyotoxiques *Gymnodinium breve* et *G. mikimotoi* ont été transférées dans un nouveau genre, le genre *Karenia*, qui est caractérisé par la présence d'un sillon apical droit (Fig. 8), par l'absence de chambres nucléaires, et l'absence d'un connectif nucléaire fibreux. Les caroténoïdes majeurs du genre Karenia sont la fucoxanthine, le 19-hexanoyl-oxyfucoxanthin et/ou le 19-butanoyl-oxyfucoxanthin.

Amphidinium

Le cingulum est situé dans la région antérieure de la cellule. De ce fait, l'épicone est généralement très réduit, en forme de langue ou se présente comme un capuchon. Les données ultrastructurales et molécu-

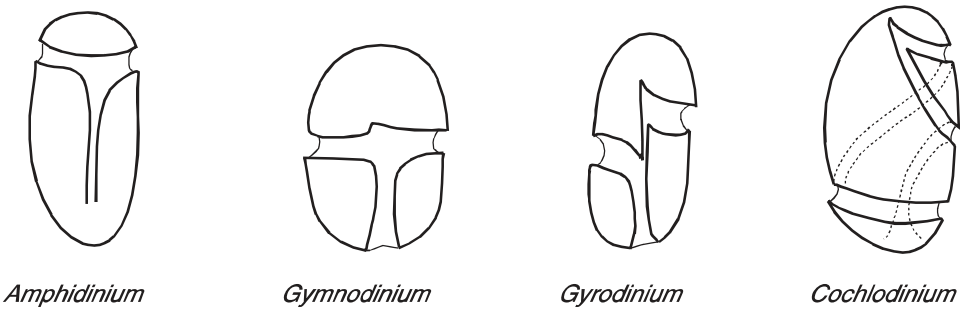


Fig. 7. Unarmoured dinoflagellates classified according to cingular displacement.

Fig. 7. Dinoflagellés non thèqués classés selon le déplacement cingulaire.

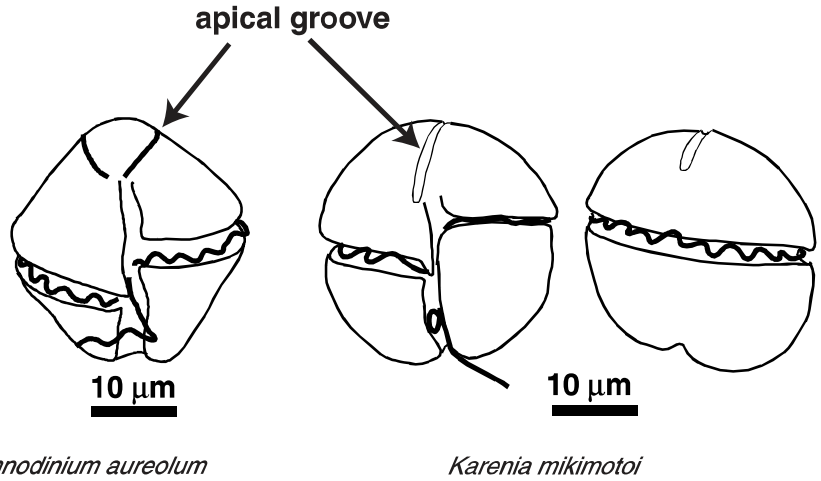


Fig. 8. Unarmored dinoflagellates classified according to type of apical groove (from Daugbjerg *et al.* 2000).

Fig. 8. Dinoflagellés nus classés selon l'aspect du sillon apical (d'après Daugbjerg *et al.* 2000).

Ultrastructural and molecular data suggest that the genus, as presently defined, is polyphyletic (see Daugbjerg *et al.* 2000). About 100 photo- and heterotrophic species have been described. Most species are found in brackish and marine environments and many are benthic (Taylor *et al.* 1995).

laires suggèrent que le genre, tel qu'il est défini aujourd'hui, est polyphylétique (voir Daugbjerg *et al.* 2000). Environ 100 espèces, photo- ou hétérotrophes, ont été décrites. La plupart vivent dans les eaux marines ou saumâtres, et beaucoup sont benthiques (Taylor *et al.* 1995).

Amphidinium cf. *carterae* Hulburt

Plate 1 A

Cells more or less oval and dorso-ventrally flattened. The epicone is small and slightly displaced to the left. It may not be particularly clear in fixed material. The single chloroplast is located peripherally, usually perforated, and connects to a large central pyrenoid. Length 10-20 µm, width 8-10 µm.

Les cellules sont plus ou moins ovales et aplaties dorso-ventralement. L'épicone est réduit et légèrement décalé sur la gauche. Il peut être difficilement observable sur des cellules fixées. L'unique chloroplaste, généralement perforé, est situé à la périphérie, et connecté à un large pyrénoïde central. Longueur 10-20 µm, largeur 8-10 µm.

Remarks: This species is very similar to *Amphidinium operculatum*, which has numerous chloroplast lobes radiating from a central pyrenoid and the cell size is usually considerably larger than *A. carterae* (see below). The exact arrangement of the chloroplast was not apparent in the fixed material in this study, resulting in the uncertainty of the identification.

Distribution: Cosmopolitan. Very common in benthic habitats but may occasionally occur in the plankton.

Toxicology: Compounds with haemolytic activity, hemolysins, have been isolated from this species and ichthyotoxicity is also known (Yasumoto *et al.* 1987)

Remarques: Cette espèce est très proche d'*Amphidinium operculatum*, mais cette dernière possède un plaste central multilobé, contenant un pyrénoïde, et la taille des cellules est habituellement beaucoup plus large que celle *d'A. carterae* (voir plus bas). La forme du plaste n'est pas visible sur des cellules fixées, ce qui rend difficile son identification.

Distribution: Cosmopolite. Très commun dans les habitats benthiques mais se trouve occasionnellement dans le plancton.

Toxicologie: Des composés à activité hémolytique, les hémolysines, ont été isolés à partir de cette espèce. Cet organisme est également connu pour son ichtyotoxicité (Yasumoto *et al.* 1987).

Amphidinium cf. *operculatum* Claparède et Lachmann

Plate 1 B

Synonym: *Amphidinium klebsii* Kofoid et Swezy 1921

This species is similar to *A. carterae* but distinguished by chloroplast shape and larger size (see above). Length 30-35 µm, width 20-25 µm.

Remarks: Kofoid & Swezy (1921) considered *Amphidinium operculatum* as depicted by Klebs, (1884) a new species, which they named *Amphidinium klebsii*. However, in our opinion the *Amphidinium* of Klebs is *A. operculatum* (see Taylor 1971 for a different view).

Distribution: Cosmopolitan.

Toxicology: Compounds with haemolytic and antifungal activity, amphidinols, have been isolated from this species (e.g. Paul *et al.* 1996). Sometimes ichthyotoxic (Yasumoto *et al.* 1987).

Synonyme: *Amphidinium klebsii* Kofoid et Swezy 1921

Cette espèce est proche de *A. carterae* mais se distingue par sa taille généralement plus grande et par la forme de son plaste (voir plus bas). Longueur 30-35 µm, largeur 20-25 µm.

Remarques: Kofoid & Swezy (1921) ont considéré *l'Amphidinium operculatum* de Klebs (1884) comme une nouvelle espèce, qu'ils ont appelée *Amphidinium klebsii*. Cependant, nous pensons que l'espèce décrite par Klebs est *A. operculatum* (voir Taylor 1971 pour un point de vue différent).

Distribution: Cosmopolite.

Toxicologie: Des composés à activités hémolytique et antifongique, les amphidinols, ont été isolés à partir de cette espèce (cf. Paul *et al.* 1996). Parfois ichthyotoxique (Yasumoto *et al.* 1987).

Armored species

Dinophysoids

Cells of dinophysoids are laterally compressed and the cingulum located near the anterior end of the cell. The cells have relatively few thecal plates.

Sinophysis

Species of the genus *Sinophysis* are characterised by ovate to sub-circular cell shape. Cells are laterally flattened. The sulcus is long. This genus differs from *Dinophysis* in shape, lack of sulcal wings, and shape of the ventral hypothecal plates. The species are distinguished mainly by cell shape and size, relative size of the sulcus and ornamentation of the thecal surface.

The genus *Sinophysis* comprises five species: *S. microcephalus* Adachi et Fukuyo (the type species), *S. canaliculata* Quod, Ten-Hage, Turquet, Mascarell et Couté, *S. ebriolum* (Herdman) Balech, *S. grandis* Hoppenrath and *S. stenosoma* Hoppenrath. The two first are considered tropical (Faust 1993a, Quod *et al.* 1999) whereas the three other are temperate species (Hoppenrath 2000). All known *Sinophysis* species are heterotrophic.

Espèces thèquées

Les dinophysoïdes

Les cellules des dinophysoïdes sont compressées latéralement et le cingulum est placé dans la région apicale de la cellule. La thèque des cellules est composée de relativement peu de plaques.

Sinophysis

Les espèces du genre *Sinophysis* sont caractérisées par des cellules de forme allant de l'ovale au sub-circulaire, et aplaties latéralement. Le sulcus est long. Ce genre se différencie du genre *Dinophysis* par la forme des cellules, l'absence d'ailettes sulcales, et la forme des plaques hypothècales ventrales. Les espèces se distinguent principalement par la forme et la taille des cellules, par la taille relative du sulcus et par l'ornementation de la surface thècale.

Le genre *Sinophysis* comprend 5 espèces : *S. microcephalus* Adachi et Fukuyo (l'espèce type), *S. canaliculata* Quod, Ten-Hage, Turquet, Mascarell et Couté, *S. ebriolum* (Herdman) Balech, *S. grandis* Hoppenrath and *S. stenosoma* Hoppenrath. Les deux premières sont considérées comme des espèces tropicales (Faust 1993, Quod *et al.* 1999) tandis que les trois autres sont des espèces tempérées (Hoppenrath 2000). Toutes les espèces connues de *Sinophysis* sont hétérotrophes.

***Sinophysis canaliculata* Quod, Ten-Hage, Turquet, Mascarell et Couté**
Plate 1 C-E.

This species resembles *S. microcephalus* in surface ornamentation and shape, but it is more rounded and larger (45-57 µm long) and the sulcus is shorter. There is a long, narrow, thecal cut in the middle of the left hypothecal plate (for morphological details, see Quod *et al.* 1999). The nucleus is located posteriorly.

Distribution: This species occurs in benthic samples from Zanzibar, Réunion and Sainte-Marie islands and has previously been reported in sediment, macroalgal turf surfaces or coral rubbles from the south-western Indian Ocean region (Quod *et al.*, 1999) and Twin-Cays, Belize, Central America (Faust, pers. com.).

Toxicology: Unknown.

Cette espèce ressemble à *S. microcephalus* par l'ornementation de sa surface thècale et sa forme, mais les cellules sont plus arrondies et plus larges (45-57 µm de long), et le sulcus est plus court. Il y a une longue et fine fente thècale située au centre de la plaque hypothècale gauche (pour plus de détail, voir Quod *et al.* 1999). Le noyau est placé dans la partie postérieure de la cellule.

Distribution: Cette espèce est présente dans les échantillons benthiques provenant de Zanzibar, de la Réunion et de Sainte-Marie et a été précédemment signalée dans des sédiments, à la surface de macroalgues filamenteuses et sur des débris coralliens dans la région du sud-ouest de l'océan Indien (Quod *et al.* 1999) et à Twin-Cays, Bélize, Amérique Centrale (Faust, com. pers.).

Toxicologie: Inconnue.

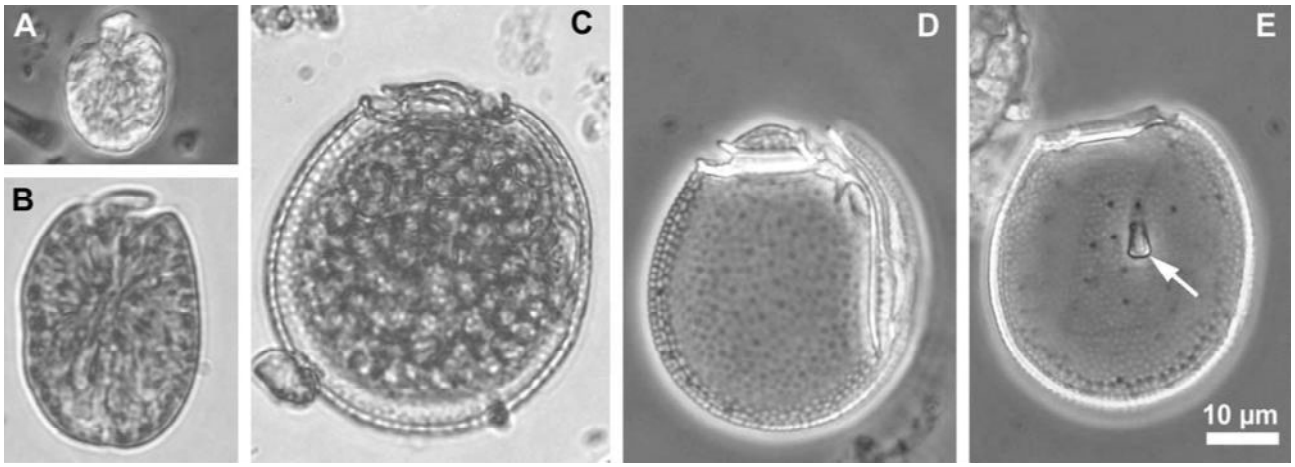


Plate 1. *Amphidinium* & *Sinophysis*. Fig. A. *Amphidinium* cf. *carterae*, fixed cell (St. Marie, Madagascar). Fig. B. *Amphidinium* cf. *operculatum* (St Leu, Réunion). Figs C-E. *Sinophysis canaliculata* (St Marie, Madasgascar & St. Leu, Réunion). Notice the slit-like pore in left valve (arrow).

Planche 1. *Amphidinium* & *Sinophysis*. Fig. A. *Amphidinium* cf. *carterae*, cellule fixée (Ste-Marie, Madagascar). Fig. B. *Amphidinium* cf. *operculatum* (St Leu, Réunion). Figs. C-E. *Sinophysis canaliculata* (Ste-Marie, Madagascar & St Leu, Réunion). Noter le pore en forme de gouttière sur la valve gauche (flèche).

Dinophysis

Several species of *Dinophysis* are associated with diarrhetic shellfish poisoning (DSP). The toxins produced by some *Dinophysis* species include okadaic acid (OA), dinophysis toxins DTX (1 & 2), and pectenotoxins (PTX2) (Lee *et al.* 1989). Species of *Dinophysis* are widely distributed, but rarely form blooms (Larsen & Moestrup 1992), particularly in oligotrophic tropical waters. It has been reported that concentrations as low as 200 cells/L of *Dinophysis fortii* may cause shellfish to become sufficiently toxic to cause human intoxication (Yasumoto *et al.* 1980b).

Dinophysis typically possesses 18 thecal plates: 4 epithecal, 4 hypothecal, 4 cingular, 4 sulcal and two platelets surrounding the apical pore. Two of the hypothecal plates are very large while all other plates are small. The plate pattern or tabulation is remarkably constant within the dinophysoid lineage and is normally not used in species identification. Important characters for species identification are: shape and size of the cell seen in lateral view, the morphology of the left sulcal list and the ribs supporting it, the shape and size of the cingular lists, the size of the epicone, presence/absence of chloroplasts, and presence/absence of an antapical spine or horn(s) (Fig. 9).

About 200 species have been described, several of which are heterotrophic, exclusively from brack-

Dinophysis

Plusieurs espèces de *Dinophysis* sont associées aux intoxications diarrhéiques par les fruits de mer (DSP). Les toxines produites par certaines espèces de *Dinophysis* sont l'acide okadaïque (AO), les dinophysis toxines DTX (1 & 2), et les pecténotoxines (PTX2) (Lee *et al.* 1989). Les espèces de *Dinophysis* sont largement distribuées, mais forment rarement des efflorescences (Larsen & Moestrup 1992), ce qui est particulièrement vrai dans les eaux tropicales. Une concentration aussi faible que 200 cellules/l de *Dinophysis fortii* peut rendre les coquillages suffisamment toxiques pour entraîner une intoxication humaine (Yasumoto *et al.* 1980).

Le genre *Dinophysis* possède habituellement 18 plaques thècales : 4 épithècales, 4 hypothècales, 4 cingulaires, 4 sulcales et deux petites plaques qui entourent le pore apical. Deux des plaques hypothècales sont très larges, tandis que toutes les autres sont petites. L'organisation des plaques ou la tabulation est constante dans le groupe des dinophysoïdes, et de ce fait n'est pas utilisée dans l'identification des espèces. Les caractères importants pour l'identification spécifique sont : la forme et la taille des cellules en vue latérale, la morphologie de la bordure gauche du sulcus et des côtes la supportant, la forme et la taille des bordures du cingulum, la taille de l'épicone, la présence/absence de chloroplastes, et la présence/absence d'une épine antapicale ou de corne(s) (Fig. 9).

Environ 200 espèces ont été décrites, exclusivement à partir d'eaux marines ou saumâtres. Plus-

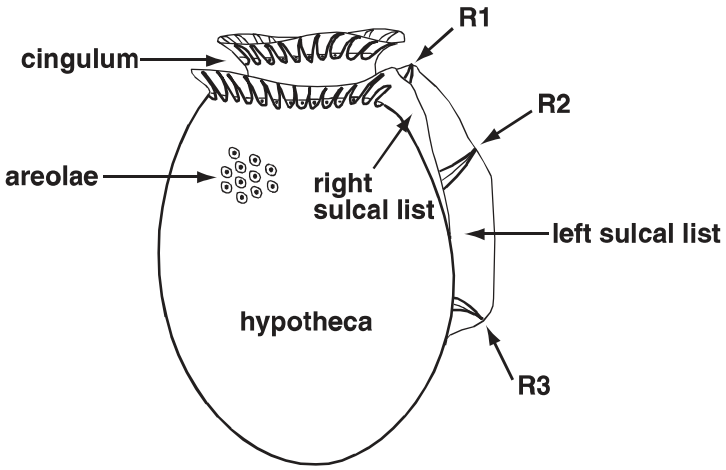


Fig. 9. *Dinophysis* (redrawn from Steidinger & Tangen 1996)

Fig. 9. *Dinophysis* (redessiné d'après Steidinger & Tangen 1996). (left sulcal list = bordure sulcale gauche, right sulcal list = bordure sulcale droite, areolae = aréole, Hypotheca = hypothèque)

ish and marine waters (Larsen & Moestrup 1992).

In older literature two genera are distinguised: *Dinophysis* with a reduced epitheca, and *Phalachroma* with a dome-shaped epitheca protruding over the margin of the upper girdle list (Hallegraeff & Lucas 1988). Abé (1967) and Balech (1976) united the two genera because of identical plate tabulation and intergrading morphology. This view has subsequently been generally accepted. However, recent investigations on physiological and ecological parameters partially support the original separation. Thus, *Dinophysis* mostly comprises photosynthetic, neritic species, whereas *Phalachroma* mostly comprises heterotrophic, oceanic species (Hallegraeff & Lucas 1988).

ieurs espèces sont hétérotrophes (Larsen & Moestrup 1992).

Anciennement, on distinguait deux genres: *Dinophysis* avec une épithèque réduite, et *Phalacroma* avec une épithèque en forme de dôme, dépassant de la partie haute de la bordure supérieure du cingulum (Hallegraeff & Lucas 1988). Les deux genres, de morphologie proche et possédant la même tabulation, ont été réunis par Abé (1967) et Balech (1967). Ce point de vue a été généralement accepté. Cependant, les recherches récentes en physiologie et en écologie soutiennent la séparation en deux genres. Ainsi, *Dinophysis* comprend principalement des espèces néritiques photosynthétiques, tandis que le genre *Phalacroma* possède des espèces majoritairement océaniques hétérotrophes (Hallegraeff & Lucas 1988).

Dinophysis cf. *acuminata* Claparède et Lachmann
Plate 2 I

Cells are somewhat oval or ellipsoid. Epicone barely visible in lateral view. Thecal plates with distinct areolae. Chloroplast present. Length about 30-40 µm, width about 20 µm.

Remarks: This species varies considerably in size and shape, and it is usually identified by its small size and oval outline. *Dinophysis acuminata* most likely comprises a species complex, but a detailed morphometric and plate pattern analysis has so far not provided a precise definition of this species (see Balech 1976, Lassus & Bardouil 1991). The specimen illustrated from Killindini, Kenya is rather narrow and has a slightly dome-shaped epicone not

Les cellules sont plus ou moins ovales ou ellipsoïdales. Epicone à peine visible en vue latérale. Plaques thècales aréolées. Chloroplaste présent. Longueur environ 30-40 µm. Largeur environ 20 µm.

Remarques: La forme et la taille de cette espèce varient considérablement, et elle est habituellement identifiée grâce à sa petite taille et son contour ovale. *Dinophysis acuminata* appartient à un complexe spécifique. Des analyses morphométriques détaillées et des analyses de l'organisation des plaques n'ont pas encore apporté de définition précise de cette espèce (voir Balech 1976, Lassus & Bardouil 1991). Le spécimen illustré de Killindini, Kenya, est plutôt étroit et possède un épicone légèrement en forme de

seen in "typical" *D. acuminata* cells. It may represent a different species.

Distribution: Cosmopolitan.

Toxicology: *Dinophysis acuminata* has been found to be an okadaic acid producer (Lee *et al.* 1989).

dôme, non observé chez les cellules "types" de *D. acuminata*. C'est peut-être une espèce différente.

Distribution: Cosmopolite.

Toxicologie: *Dinophysis acuminata* est un producteur d'acide okadaïque (Lee *et al.* 1989).

Dinophysis caudata Saville-Kent
Plate 2 E

This species has a characteristic finger-like posterior process. The ventral margin is generally straight, the dorsal contour more or less curved. Chloroplast present. Length about 80 µm.

Remarks: This species may vary considerably and several forms have been described (e.g. Jörgensen 1923, Böhm 1935). Some of these forms may resemble *D. tripos*, which has an additional dorso-posterior projection, others may resemble *D. diegensis*, which has a shorter posterior process. The latter species has been suggested to represent gametes of *D. tripos* (Moita & Sampayo 1993).

Distribution: Widely distributed in neritic warm temperate to tropical waters. Has previously been recorded from southwestern Indian Ocean, Mozambique Channel and Madagascar (see Taylor 1976 and references therein).

Toxicology: Has been reported to form blooms associated with fish-kills (Fukuyo *et al.* 1990).

Cette espèce possède une expansion caractéristique en forme de doigt. La marge ventrale est généralement droite, le contour dorsal plus ou moins courbe. Chloroplastes présents. Longueur d'environ 80 µm.

Remarques: La morphologie de cette espèce peut varier considérablement et plusieurs formes ont été décrites (cf. Jörgensen 1923, Böhm 1935). Certaines de ces formes ressemblent à *D. tripos*, qui possède une projection dorso-postérieure additionnelle. *D. diegensis* est une autre espèce très proche, ayant une projection postérieure plus courte. Cette dernière espèce a été décrite comme gamètes de *D. tripos* (Moita & Sampayo 1993).

Distribution: Largement distribuée depuis les eaux tropicales jusqu'aux eaux tempérées néritiques chaudes. A été signalée précédemment dans le sud-ouest de l'océan Indien, dans le Canal du Mozambique et à Madagascar (voir Taylor 1976 et références sur le sujet).

Toxicologie: A été signalée comme responsable d'efflorescences associées à des mortalités de poissons (Fukuyo *et al.* 1990).

Dinophysis doryphorum (Stein) Abé
Plate 2 B

Synonym: *Phalachroma doryphorum* Stein

This species is characterised by a distinct triangular ribless posterior spine. The distal end of the spine may be thickened and the shape may vary from clavate to acute. The cell body is subovate and slightly tapered towards the posterior. The epitheca is raised above the upper cingular list. Chloroplasts absent. Length: c. 50 µm.

Synonyme: *Phalacroma doryphorum* Stein

Cette espèce est caractérisée par une épine postérieure triangulaire sans côte. La partie distale de l'épine peut être épaissie en forme de massue qui peut varier. Le corps cellulaire est subovale et légèrement effilé vers la région postérieure. L'épithèque s'élève au dessus de la bordure supérieure du cingulum. Chloroplastes absents. Longueur: c. 50 µm.

Distribution: Tropical to warm temperate waters. Has previously been recorded off the coast of East Africa (Taylor 1976).

Toxicology: Unknown.

Distribution: Des eaux tropicales aux eaux tempérées chaudes. A été signalée au large des côtes de l'Afrique orientale (Taylor 1976).

Toxicologie: Inconnue.

Dinophysis favus (Kofoid et Michener) Balech
Plate 2 D

Synonym: *Phalachroma favus* Kofoid et Michener

This species is characterised by a constricted antapical projection. Chloroplasts absent. Length approx. 60 µm.

Remarks: Taylor (1976) noted variability in the constriction of the antapex and the length of the R3 rib. Food vacuoles have been observed (Hallegraeff & Lucas 1988). *Dinophysis favus* is distinguished from *D. mitra/rapa* by its antapical constriction. *Dinophysis hindmarchii* is very similar to *D. favus* but has a more prominent epitheca.

Distribution: Widely distributed in tropical and subtropical waters (Taylor 1976) and possibly in temperate waters (Abé 1967).

Toxicology: Unknown.

Synonyme: *Phalocroma favus* Kofoid et Michener

Cette espèce est caractérisée par un rétrécissement antapical. Chloroplastes absents. Longueur approximative: 60 µm.

Remarques: Taylor (1976) a signalé la variabilité dans le rétrécissement de l'antapex et dans la longueur de la côte R3. Des vacuoles alimentaires ont été observées (Hallegraeff & Lucas 1988). *Dinophysis favus* se différencie de *D. mitra/rapa* par son rétrécissement antapical. *Dinophysis hindmarchii* est très proche de *D. favus* mais possède une épithèque plus proéminente.

Distribution: Largement distribuée dans les eaux tropicales et subtropicales (Taylor 1976) et signalée aussi dans les eaux tempérées (Abé 1967).

Toxicologie: Inconnue.

Dinophysis hastata Stein
Plate 2 A

Cell outline somewhat ovoid and slightly asymmetrical, the dorsal margin being more convex than the ventral margin. Characteristic left sulcal list with a downwardly curved R3 rib. Prominent ventrally positioned and directed posterior spine with central rib. Chloroplasts absent. Length about 85 µm. Width about 75 µm.

Remarks: This species is very similar to *Dinophysis odiosa* and some workers consider the two to be synomous, while others maintain them as separate species (see Larsen & Moestrup 1992). Another closely related species is *D. uracantha*. However, in this species the posterior spine has a dorso-antapical position.

Le contour cellulaire est plutôt ovoïde et légèrement asymétrique, la marge dorsale étant plus convexe que la marge ventrale. Bordure sulcale gauche caractéristique avec la côte R3 courbe. Présence d'une épine postérieure en position ventrale, possédant une côte centrale. Chloroplastes absents. Environ 85 µm de long et 75 µm de large.

Remarques: Cette espèce est très proche de *Dinophysis odiosa*, et certains auteurs considèrent ces deux espèces comme synonymes, tandis que d'autres les maintiennent séparées (voir Larsen & Moestrup 1992). Une autre espèce très proche est *D. uracantha*. Cependant, chez cette espèce, l'épine postérieure a une position dorso-antapicale.

Distribution: Cosmopolitan, but appears to prefer neritic warm temperate to tropical waters (Steidinger & Tangen 1996).

Toxicology: Unknown.

Distribution: Cosmopolite, mais semble préférer les eaux tempérées chaudes ou tropicales (Steidinger & Tangen 1996).

Toxicologie: Inconnue.

Dinophysis infundibula Schiller
Plate 2 K

Synonym: *Dinophysis parva* Schiller

This species is characterised by its relatively small size, max. length 30 µm, but usually 21-26 µm (Taylor 1976). In lateral view the greatest width is median or post median. The apex is not as rounded as the antapex. The left sulcal list teminates approx. in the median position. Chloroplast present.

Remarks: *Dinophysis recurva* is somewhat similar, but generally larger and more elongated in shape, and the left sulcal list terminates in a postmedian position (Taylor 1976). Only one specimen observed from Kilindini, Kenya.

Distribution: The species has been reported from Adriatic, British Columbia, North Atlantic and the Indian Ocean (Maldives) (see Taylor 1976) and is probably cosmopolitan.

Toxicology: Unknown.

Synonyme: *Dinophysis parva* Schiller

Cette espèce est caractérisée par sa taille relativement petite, longueur max. 30 µm, mais généralement 21-26 µm (Taylor 1976). En vue latérale, la plus grande largeur est en position médiane ou post-médiane. L'apex n'est pas aussi arrondi que l'antapex. La bordure gauche du sulcus se termine approximativement dans la région médiane. Chloroplaste présent.

Remarques: *Dinophysis recurva* est morphologiquement proche, mais généralement plus large, présente une forme plus allongée, et la bordure gauche du sulcus se termine en position postmédiane (Taylor 1976). Seulement un spécimen observé à Kilindini, Kenya.

Distribution: Cette espèce a été signalée dans la mer Adriatique, en Colombie Britannique, dans l'Atlantique Nord et dans l'océan Indien (Maldives) (voir Taylor 1976). Elle est probablement cosmopolite.

Toxicologie: Inconnue.

Dinophysis cf. *parvula* (Schütt) Balech
Plate 2 J

Synonym: *Phalachroma parvulum* (Schütt) Jörgensen

A relatively small ovoid species with raised epicone. Chloroplasts? Length c. 30 µm.

Remarks: Only one specimen observed from Kilindini, Kenya. It had an aberrant? indistinct left sulcal list and missing ribs but showed some resemblance to *D. parvula*.

Synonyme: *Phalacroma parvulum* (Schütt) Jörgensen

Une espèce dont les cellules sont de forme ovoïde, de taille relativement petite, avec un épicone relevé. Chloroplaste absent ? Longueur c. 30 µm.

Remarques: Seule un spécimen a été observé en provenance de Kilindini, Kenya. Sa bordure sulcale était de forme aberrante et il n'y avait pas de côtes, mais le spécimen présentait tout de même une certaine ressemblance avec *D. parvula*.

Distribution: Has previously been recorded from the Indian Ocean, Mediterranean and also the Atlantic and Pacific Oceans (see Taylor 1976 and references therein).

Toxicology. Not known.

Distribution: A déjà été signalée dans l'océan Indien, la Méditerranée et aussi dans les océans Pacifique et Atlantique (voir Taylor 1976 et références sur le sujet).

Toxicologie: Non connue.

Dinophysis rapa (Stein) Abé
Plate 2 G

Synonym: *Phalachroma rapa* Stein

This species is very similar to and may be conspecific with *D. mitra*. However, they may distinguished from each other by *D. rapa* having a more angular projection of the ventral margin adjacent to the R3 rib of the left sulcal list. As a result, the sulcal area has a straight to concave outline. In *D. mitra* this area is more convexly rounded (Taylor 1976). Based on these criteria we refer our material to *D. rapa*. Thecal plates coarsely areolated. Chloroplasts absent. Length: c. 70 µm. Width: c. 80 µm.

Distribution: Worldwide, temperate to tropical waters (Steidinger & Tangen 1996).

Toxicology: Unknown, but *D. mitra* has been found to produce DTX-1 toxin Lee *et al.* 1989)

Synonyme: *Phalacroma rapa* Stein

Cette espèce est très proche de *D. mitra* et pourraient former ensemble un complexe spécifique. Cependant, il est possible de distinguer *D. rapa* des autres espèces par l'existence d'une projection très anguleuse adjacente à la côte R3 de la bordure sulcale gauche. Il en résulte une région sulcale au contour droit à concave. Chez *D. mitra*, cette région est arrondie de manière convexe (Taylor 1976). En se basant sur ces critères, nous avons classé notre matériel comme étant *D. rapa*. Plaques thècales grossièrement aréolées. Chloroplastes absents. Longueur: c. 70 µm. Largeur: c. 80 µm.

Distribution: Cosmopolite (Steidinger & Tangen 1996).

Toxicologie: Inconnue, mais il a été montré que *D. mitra* produisait de la DTX-1 (Lee *et al.* 1989).

Dinophysis cf. *rotundata* Claparede et Lachmann
Plate 2 F

Cell-shape usually round-oval in lateral view. Epicone small. Left sulcal list extends more than half (up to 3/4) the length of the hypotheca. Chloroplasts absent. Length 36-56 µm (Larsen & Moestrup 1992).

Remarks: The present material (one specimen from St. Paul B., Réunion), deviates from typical *D. rotundata* by being less rounded and having a wider left sulcal list and R3 rib. It may represent another species.

Distribution: Cosmopolitan.

Les cellules sont de forme ronde-ovale en vue latérale. Epicone petit. La bordure gauche du sulcus s'étend sur plus de la moitié (jusqu'au 3/4) de la longueur de l'hypothèque. Chloroplastes absents. Longueur 36-56 µm (Larsen & Moestrup 1992).

Remarques: Le matériel présenté ici (un spécimen récolté à St-Paul, la Réunion), se différencie de la forme typique de *D. rotundata*. Il est moins arrondi, possède une bordure sulcale gauche plus large et une côte R3. Ce pourrait être une autre espèce.

Distribution: Cosmopolite.

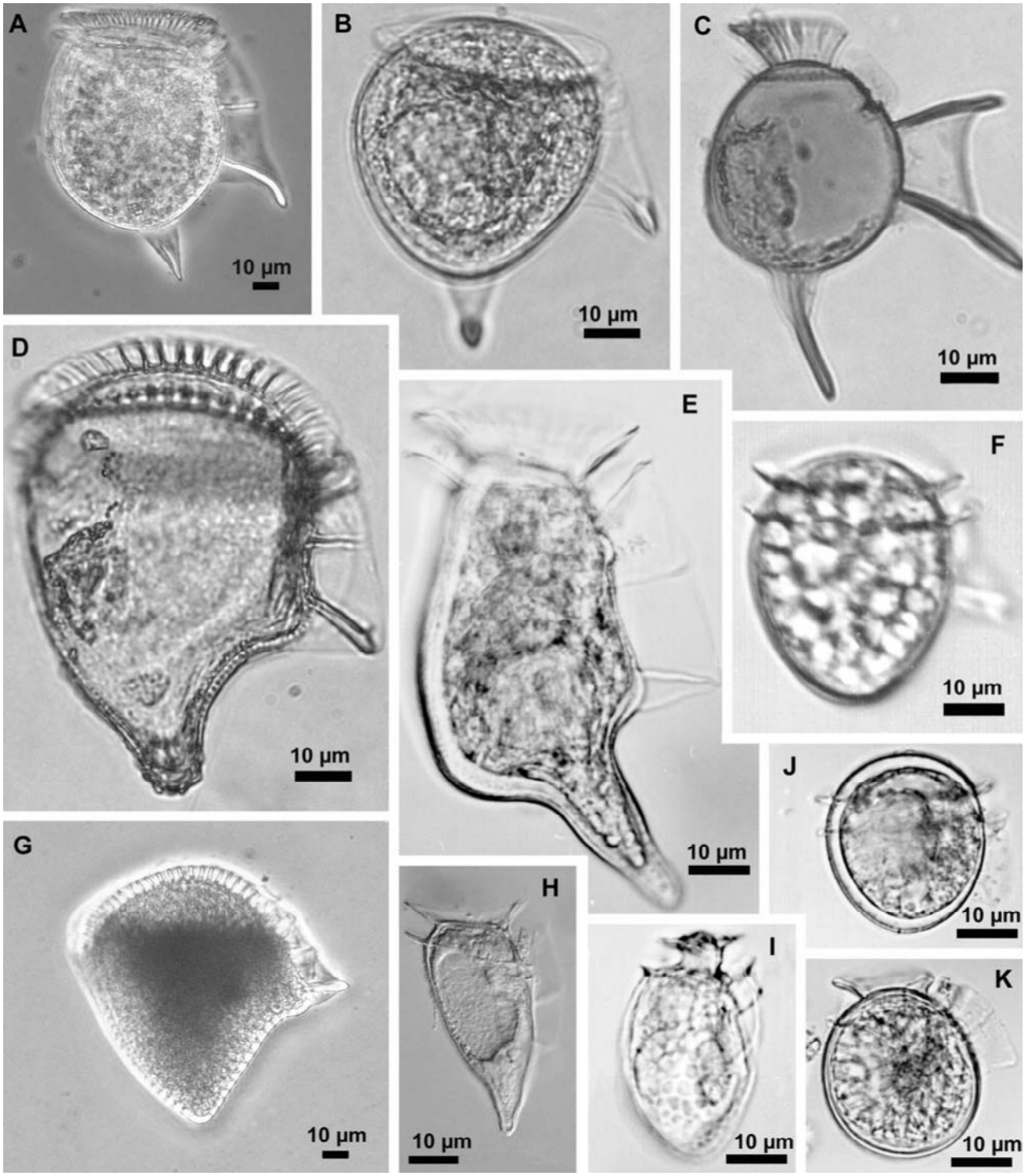


Plate 2. *Dinophysis.* Fig. A. *Dinophysis hastata* (Grand Bay, Mauritius). Fig. B. *D. doryphorum* (St. Paul, Réunion). Fig. C. *D. schuettii*, iodine-stained cell. The R1 rib is missing in this specimen (Ste Marie, Madagascar). Fig. D. *D.* cf. *favus* (St. Paul, Réunion). Fig. E. *D. caudata* (Kilifi, Kenya). Fig. F. *D.* cf. *rotundata* (St. Paul, Réunion). Fig. G. *D. rapa* (St. Paul, Réunion). Fig. H. *D.* sp. (Kilifi, Kenya). Fig. I. *D.* cf. *acuminata* (Kilindini, Kenya). Fig. J. *D.* cf. *parvula* (Kilindini, Kenya). Fig. K. *D. infundibula* (Kilindini, Kenya).

Planche 2. *Dinophysis*. Fig. A. *Dinophysis hastata* (Grand-Baie, Maurice). Fig. B. *D. doryphorum* (St-Paul, Réunion). Fig. C. *D. schuettii*, cellule fixée à l'iodine. La côte R1 est absente sur ce spécimen (Ste-Marie, Madagascar). Fig. D. *D.* cf. *favus* (St-Paul, Réunion). Fig. E. *D. caudata* (Kilifi, Kenya). Fig. F. *D.* cf. *rotundata* (St-Paul, Réunion). Fig. G. *D. rapa* (St-Paul, Réunion). Fig. H. *D.* sp. (Kilifi, Kenya). Fig. I. *D.* cf. *acuminata* (Kilindini, Kenya). Fig. J. *D.* cf. *parvula* (Kilindini, Kenya). Fig. K. *D. infundibula* (Kilindini, Kenya).

Toxicology: DTX-1 production has been demonstrated in Japanese strains (Lee *et al.* 1989), while North American strains were non-toxic (Cembella 1989).

Toxicologie: La production de DTX-1 a été démontrée à partir de souches japonaises (Lee *et al.* 1989), tandis que les souches nord-américaines sont non-toxiques (Cembella 1989).

Dinophysis schuettii Murray et Whitting
Plate 2 C

Round to subovoid cell shape. Prominent posterior spine (c. 4/5 cell length) with central rib. Large left sulcal list. Very high, funnel-shaped upper cingular list. Chloroplasts absent. Length c. 35 µm.

Les cellules sont de forme ronde à subovoïde. Présence d'une épine postérieure très proéminente, avec une côte centrale. Large bordure sulcale gauche. Bordure cingulaire supérieure très haute, en forme d'entonnoir. Chloroplastes absents. Longueur: c. 35 µm.

Remarks: *Dinophysis schuettii* is very similar to *D. swezyae*, but differs in the lack of an accessory lobe on the left sulcal list below the R3 rib (Taylor 1976). In typical *D. schuettii* cells, the posterior spine is located in a more dorsal position than in the specimen illustrated from St Paul, Réunion. This cell also lacks the R1 rib, which is probably an abnormal feature.

Remarques: *Dinophysis schuettii* est très proche de *D. swezyae*, mais se distingue par l'absence d'un lobe accessoire sur la bordure sulcale gauche, en dessous de la côte R3 (Taylor 1976). L'épine postérieure est placée plus en arrière sur les cellules typiques de *D. schuettii*, en comparaison avec les spécimens récoltés à St-Paul, la Réunion. De plus, ces spécimens ne présentent pas de côte R1, ce qui est probablement un caractère anormal.

Distribution: Widely distributed in tropical and warm temperate waters (Taylor 1976).

Distribution: Largement distribuée dans les eaux tropicales et tempérées chaudes (Taylor 1976).

Toxicology: Unknown.

Toxicologie: Inconnue

Dinophysis sp.
Plate 2 H

This species had a very characteristic shape. The cell body was relatively narrow, the ventral margin convexly curved, the dorsal margin with a distinct posterior indentation. A large dorsally located nucleus is present. Cingulum wide. Chloroplasts? Length: c. 35 µm. Width: c. 16 µm.

Cette espèce présente une forme très caractéristique. Le corps cellulaire est relativement fin, la marge ventrale est convexe, la marge dorsale possède une indentation postérieure. Présence en position dorsale d'un large noyau. Cingulum large. Chloroplastes? Longueur : c. 35 µm. Largeur : c. 16 µm.

Remarks: It may represent a gamete or other life cycle stage from another *Dinophysis* spp. Only one specimen observed from Kilifi, Kenya.

Remarques: Seulement un spécimen observé à Kilifi, Kenya.

Toxicology: Unknown.

Toxicologie: Inconnue.

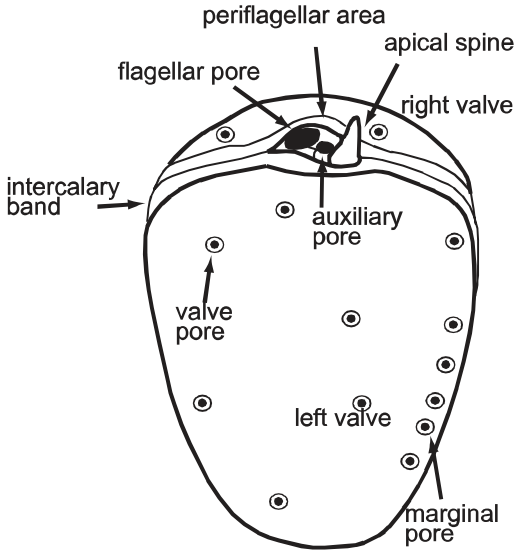


Fig. 10. *Prorocentrum* (redrawn from Faust *et al.* 1999)

Fig. 10. *Prorocentrum* (redessiné d'après Faust *et al.* 1999). (left valve = valve gauche, right valve = valve droite, valve pore = pore valvaire, marginal pore = pore marginal, auxiliary pore = pore auxiliaire, flagellar pore = pore flagellaire, periflagellar area = zone périflagellaire, intercalary band = bande interca-laire, apical spine = épine apicale).

Prorocentrum

Species of this genus are characterised by the presence of two anteriorly inserted flagella and two opposing thecal plates or valves. One valve, designated the right valve, has a small apical indentation, where 5-14 (usually 8) small periflagellar platelets are located, forming the flagellar and auxiliary pores (Fig. 10). Almost all species occur in marine habitats and all species possess chloroplast(s). Most species have been described from the plankton but there is increasing awareness of their diversity and importance in benthic habitats (e.g. Faust *et al.* 1999). Species without an apical spine were previously placed in the genus *Exuviaella*. Following Abé (1967) and Dodge & Bibby (1973) this name has been considered a synonym of *Prorocentrum*, a view which has recently been challenged, and it has been suggested the genus *Exuviaella* be reinstalledfor benthic species (McLachlan *et al.* 1997). However, separation into two or more genera appears premature, before more cytological, biochemical and genetic information has been obtained (Faust *et al.* 1999). Many planktonic species can form extensive blooms, but only a few have been reported harmful (Faust *et al.* 1999). However, several of the benthic species can produce DSP toxins such as okadaic acid, dinophysis toxins, and water soluble fast acting toxins (FAT)

Prorocentrum

Les espèces de ce genre sont caractérisées par la présence de deux flagelles insérés antérieurement et par une thèque composée principalement de deux plaques opposées ou valves. La valve droite présente une petite encoche apicale où se trouvent de 5 à 14 (généralement 8) petites plaques périflagellaires, qui forment le pore flagellaire et le pore auxiliaire (Fig. 10). Presque toutes les espèces sont marines et possèdent toutes un ou plusieurs chloroplastes. La plupart des espèces ont été décrites à partir du plancton, mais leur importante diversité dans l'habitat benthique est maintenant reconnue (cf. Faust *et al.* 1999). Les espèces sans épine apicale étaient précédemment placées dans le genre *Exuviaella*. Ce nom de genre a été considéré, suite au travaux de Abé (1967) et Dodge & Bibby (1973), comme synonyme de *Prorocentrum*. Ce point de vue a été récemment contesté, et il a été suggéré de restaurer le genre *Exuviella* pour les espèces benthiques (McLachlan *et al.* 1997). Cependant, la séparation du genre *Prorocentrum*, tel qu'il est défini actuellement, en deux genres distincts est prématurée tant que n'ont pas été obtenues des données complémentaires de caractère cytologique, biochimique et génétique (Faust *et al.* 1999). De nombreuses espèces planctoniques sont capables de former d'importantes efflorescences, mais très peu ont été signalées nuisibles (Faust *et al.* 1999). En revanche, de nombreuses espèces benthiques produisent des toxines de type DSP comme

like prorocentrolide (Faust *et al.* 1999).

Characters used for species identification are: cell shape and size, morphology and ornamentation of the apical area, presence/absence of an apical spine, surface ornamentation, number and distribution of valve pores and/or areolae, and details of the intercalary band (see Faust *et al.* 1999, for a recent guide to identification of *Prorocentrum* species).

About 21 species were considered to be planktonic by Dodge (1975) and 21 species to be benthic by Ten-Hage (2000). During this survey, we have observed 10 species.

l'acide okadaïque, les dinophysistoxines, ou encore des toxines hydrosolubles à action rapide (« fast-acting toxins » ou FAT) comme les prorocentrolides (Faust *et al.* 1999).

Les caractères utilisés pour l'identification au niveau spécifique sont : la forme et la taille des cellules, la morphologie et l'ornementation de la région apicale, la présence/absence d'une épine apicale, l'ornementation de la surface thècale, le nombre et le type de distribution des pores valvaires et des aréoles, et les détails de la bande intercalaire (pour un guide d'identification récent des *Prorocentrum*, voir Faust *et al.* 1999).

Il existe 21 espèces de *Prorocentrum* planctoniques selon Dodge (1975) et 21 benthiques selon Ten-Hage (2000). Dix espèces ont été observées durant cette étude.

Prorocentrum arenarium Faust
Plate 3 A-C, Plate 6 A

Cells are nearly circular in valve view and measure about 30-32 µm in diameter. Thecal surface is smooth with scattered somewhat kidney-shaped valve poroids (65-73 per valve) and marginal poroids (50-57 per valve) (see Faust, 1994). The periflagellar area is an unornamented, broad triangle in which a large flagellar pore and a smaller auxiliary pore are situated. The intercalary band is smooth.

Remarks: The thecal surface of this species is similar to *P. lima*. According to Faust (1994), *P. arenarium* is distinguished from *P. lima* by the rounded cell shape, the kidney-shaped valve poroids and the apical area, which is less complex than other *Prorocentrum* species.

Distribution: This species was observed in benthic samples from Sainte-Marie , Madagascar and Réunion. *P. arenarium* was associated with sand and coral rubble in Belize and on islands of the south-western Indian Ocean (Ten-Hage 2000).

Toxicology: Production of okadaic acid was recently described from a strain of *P. arenarium* isolated from Europa Island (Mozambique Channel) (Ten-Hage *et al.* 2000a).

Les cellules sont presque circulaires en vue valvaire et mesurent environ 30-32 µm de diamètre. La surface thècale est lisse, perforée de pores valvaires réniformes (65-73 par valve) et de pores marginaux (50-57 par valve) (voir Faust 1994). La région périflagellaire est un large triangle sans ornementation. Le pore flagellaire est plus large que le pore auxiliaire. La bande intercalaire est lisse.

Remarques: La surface thècale de cette espèce est semblable à celle de *P. lima*. D'après Faust (1994), *P. arenarium* se distingue de *P. lima* par sa forme plus arrondie, par ses pores valvaires réniformes et par sa région apicale de structure plus simple que chez les autres espèces de *Prorocentrum*.

Distribution: Cette espèce a été observée dans les échantillons benthiques de Sainte-Marie, Madagascar et la Réunion. *P. arenarium* était associée au sable et aux débris coralliens à Bélize et dans les îles du sud-ouest de l'océan Indien (Ten-Hage 2000).

Toxicologie: La production d'acide okadaïque par *P. arenarium* a été récemment décrite à partir d'une souche provenant de l'île d'Europa (canal du Mozambique) (Ten-Hage *et al.* 2000a).

Prorocentrum belizeanum Faust
Plate 3 E, Plate 6 C

Cells are round to slightly oval in valve view and both valves are concave in lateral view. The thecal surface is completely covered with areolae, some of which are perforated by a pore. The centre on both valves is void of pores. The periflagellar area is wide and V-shaped, located on the right valve, and has a smooth and curved collar. The intercalary band is horizontally striated. Chloroplasts with pyrenoid are present. Length 55-60 µm, width 50-55 µm.

Remarks: *Prorocentrum belizeanum* may be confused with *P. hoffmannianum* and *P. concavum*. However, *P. hoffmannianum* has deeper areolae, which are easily observed in the marginal region in the light microscope. *Prorocentrum concavum* lacks marginal pores and cells are pyriform in valve view.

Distribution: Benthic. This species was observed on algal turf in samples from Réunion and Zanzibar islands. *Prorocentrum belizeanum* is a major component of benthic toxic dinoflagellate assemblages in mangrove detritus and macroalgae in Belize (see Faust 1993b, Faust *et al.* 1999).

Toxicology: Okadaic acid production was found in *Prorocentrum belizeanum* from Belize (Morton *et al.* 1998) and in the southwestern Indian Ocean (Turquet 1997).

Les cellules sont rondes à légèrement ovales en vue valvaire. Les deux valves sont concaves en vue latérale. La surface thècale est totalement recouverte d'aréoles, certaines d'entre elles sont perforées par un pore. La région centrale des valves est dépourvue de pores. La région périflagellaire, localisée sur la valve droite, est large, en forme de V et possède une collerette lisse et courbe. La bande intercalaire est striée horizontalement. Présence de chloroplastes avec pyrénoïde. Longueur 55-60 µm. Largeur 50-55µm.

Remarques: *Prorocentrum belizeanum* peut être confondu avec *P. hoffmannianum* et *P. concavum*. Cependant, *P. hoffmannianum* a des aréoles plus profondes, bien visibles dans la région marginale au microscope photonique. *P. belizeanum* ne possède pas de pores marginaux et les cellules sont pyriformes en vue valvaire.

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée sur des gazons algaux dans les échantillons récoltés à Zanzibar et à la Réunion. *P. belizeanum* est une des espèces principales dans les communautés de dinoflagellés benthiques toxiques rencontrées à Bélize sur les supports détritiques de mangrove et sur les macroalgues (voir Faust *et al.* 1999).

Toxicologie: La production d'acide okadaïque a été mise en évidence à partir de souches de *Prorocentrum belizeanum* provenant de Bélize (Morton *et al.* 1998) et du sud-ouest de l'océan Indien (Turquet 1997).

Prorocentrum borbonicum Ten-Hage, Turquet, Quod, Puiseux-Dao et Couté
Plate 3 D, Plate 6 B

Cells are 18–24 µm long and 16–20 µm wide. Broadly ovate. The thecal depressions are numerous (950–1020 per valve). Two sizes of valve pores were recognized: large pores, scattered on the valve surface except in the central area, and smaller pores, which are localized chiefly in the centre of the valve and at the periphery, along the intercalary band. The periflagellar area is V-shaped, and accommodates a flagellar pore and an auxiliary pore, the latter being the smaller of the two. *Prorocentrum borbonicum*

Les cellules, largement ovales, ont une longueur de 18-24 µm et une largeur de 16-20 µm. Les dépressions thècales sont nombreuses (950-1020 par valve). Des pores valvaires de deux tailles différentes sont présents : larges, éparpillés sur la surface valvaire excepté dans la région centrale, et plus petits, localisés principalement au centre des valves et dans la périphérie, le long de la bande intercalaire. La région périflagellaire est en forme de V. Le pore flagellaire est plus grand que le pore auxiliaire. Le plaste de *P. borbonicum* est de couleur brun-doré, et possède un

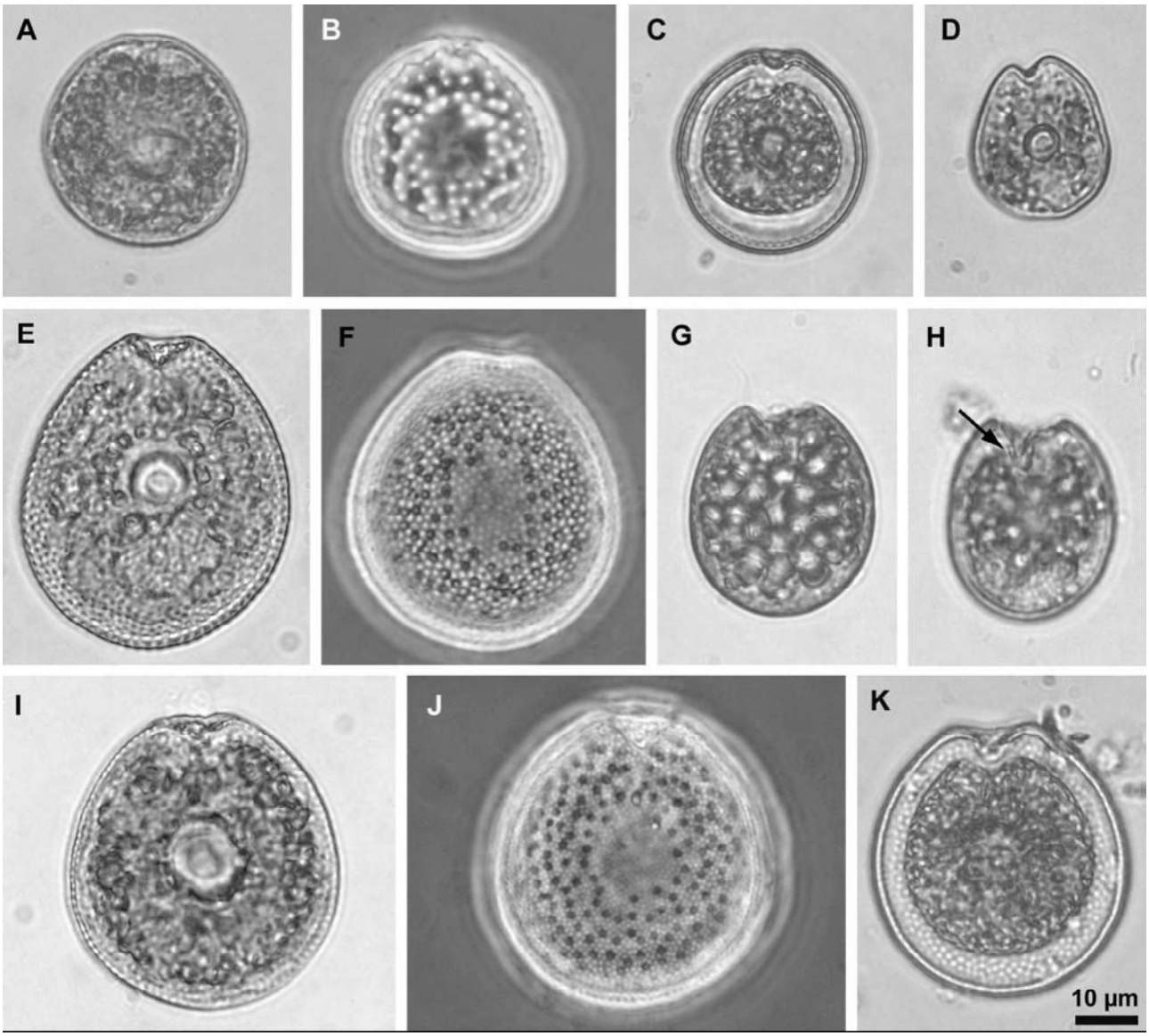


Plate 3. *Prorocentrum*, benthic species. Figs A-C. *Prorocentrum arenarium* (Figs A & B: St. Leu, Réunion, culture, Fig. C: Ste. Marie, Madagascar). Fig. D. *P. borbonicum* (St. Leu, Réunion, culture). Fig. E. *P. belizeanum* (St. Leu, Réunion). Fig. F. *P. concavum* (St. Marie, Madagascar). Figs G & H. *P. emarginatum* (St. Leu, Réunion). Notice apical indentation (arrow). Figs I-K. *P. hoffmanianum* (St. Leu, Réunion, culture). Fig. J shows the poroids (inner valve view), Fig. K the areolae.

Planche 3. *Prorocentrum*, espèces benthiques. Figs A-C. *Prorocentrum arenarium* (Figs A & B: St-Leu, Réunion, culture, Fig. C: Ste-Marie, Madagascar). Fig. D. *P. borbonicum* (St-Leu, Réunion, culture). Fig. E. *P. belizeanum* (St-Leu, Réunion). Fig. F. *P. concavum* (Ste-Marie, Madagascar). Figs G & H. *P. emarginatum* (St-Leu, Réunion). La flèche indique la dépression apicale. Figs I-K. *P. hoffmannianum* (St-Leu, Réunion, culture). Fig. J. Pores valvaires (vue par la face intérieure de la valve). Fig. K. Les aréoles.

contains a golden brown chloroplast with a centrally located pyrenoid (Ten-Hage *et al.* 2000b).

Distribution: Benthic. This species was observed in benthic samples from Zanzibar and Réunion islands.

Toxicology: *P. borbonicum* produces toxic compounds that are lethal to mice. The symptoms induced in mice by methanolic crude extracts indicate neurotoxicity (Ten-Hage *et al.* 2000b).

pyrénoïde central (Ten-Hage *et al.* 2000b).

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée dans des échantillons benthiques récoltés à Zanzibar et à la Réunion.

Toxicologie: *P. borbonicum* produit des composés létaux pour la souris. Les symptômes produits par l'injection chez la souris d'un extrait brut méthanolique de *P. borbonicum* laissent supposer la présence de composés neurotoxiques (Ten-Hage *et al.* 2000b).

Prorocentrum concavum Fukuyo
Plate 3 F, Plate 6 D

Cells are ovoid to pyriform in valve view and both valves are concave in lateral view. The thecal surface is covered with a number of shallow areolae, some of which are perforated by a pore. Cells lack marginal pores. The centre of both valves is flattened and void of pores. The periflagellar area is narrow and V-shaped, and located in the right valve. The intercalary band is horizontally striated and granulated. Pyrenoid and chloroplasts are present. Length 45-55 µm, width 38-45 µm.

Remarks: *Prorocentrum concavum* may be confused with *P. hoffmannianum*, *P. belizeanum* (see above) and with *P. lima*. However, the thecal surface of *P. concavum* is areolated and cells are larger than *P. lima*.

Distribution: Benthic. This species was observed on algal turfs in samples from Sainte-Marie (Madagascar), Réunion and Zanzibar islands. *Prorocentrum concavum* occurs in all tropical regions, associated with macroalgae, sediments, algal turfs in coral reefs and floating detritus in mangrove ecosystems (Fukuyo 1981, Carlson & Tindall 1985, Bomber *et al.* 1988, Faust 1990, Turquet *et al.* 1998, Ten-Hage 2000).

Toxicology: *Prorocentrum concavum* produces three diol esters of okadaic acid (Hu *et al.* 1993), a fast acting toxin (FAT) (Tindall *et al.* 1984) and an unnamed component (Tindall *et al.* 1989). Production of okadaic acid by this species, originally described by Dickey *et al.* (1990) is now attributed to *P. maculosum* (Zhou & Fritz, 1993). The toxigenic potential of *P. concavum* in the western Indian Ocean region is unknown.

Les cellules sont ovoïdes à pyriformes en vue valvaire. Les deux valves sont concaves en vue latérale. Les valves sont couvertes de dépressions peu profondes perforées ou non par un pore central. Les cellules ne possèdent pas de pores marginaux. La région centrale de chacune des deux valves est plate, sans porulation. La zone périflagellaire forme une dépression en forme de V dans la région apicale. La bande intercalaire est granuleuse et striée horizontalement. Présence de chloroplastes avec pyrénoïde. Longueur 45-55 µm, largeur 38-45 µm.

Remarques: *Prorocentrum concavum* peut être confondu avec *P. hoffmannianum*, *P. belizeanum* et *P. lima*. Cependant, la surface thècale de *P. concavum* est aréolée et les cellules sont plus grandes que celle de *P. lima*.

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée sur des gazons algaux dans les échantillons provenant de Ste-Marie (Madagascar), La Réunion et Zanzibar. *Prorocentrum concavum* est présente dans toutes les régions tropicales, associée avec des sédiments, des macroalgues, des gazons algaux dans les récifs coralliens et des détritus flottants dans les écosystèmes de type mangrove (Fukuyo 1981, Carlson & Tindall 1985, Bomber *et al.* 1988, Faust 1990, Turquet *et al.* 1998, Ten-Hage 2000).

Toxicologie: *Prorocentrum concavum* produit trois diolesters d'acide okadaïque (Hu *et al.* 1993), une toxine de type FAT (Tindall *et al.* 1984) et un composé non nommé (Tindall *et al.* 1989). La souche de *P. concavum* décrite comme productrice d'acide okadaïque (Dickey *et al.* 1990) s'est avérée en fait être une souche de *P. maculosum* (Zhou & Fritz 1993). Le potentiel de toxicité de *P. concavum* dans l'ouest de l'océan Indien est inconnu.

Prorocentrum emarginatum Fukuyo
Plate 3 G, H, Plate 6 E

Cells are ovate in valve view and both valves are concave in lateral view. The thecal surface is smooth and has pores arranged in radial rows. Marginal pores are present. The centre of both valves is flat-

Les cellules sont ovales en vue valvaire. Les deux valves sont concaves en vue latérale. La surface thècale est lisse et percée de pores arrangés de manière rayonnante. Des pores marginaux sont présents. La région centrale des valves est plate et dépourvue de

tened and void of pores. The periflagellar area is deep, V-shaped and located on the right valve. One of the apical plates appears a rectangular, a characteristic of this species. The left valve is also indented. The intercalary band is transversally striated. Chloroplasts are present but a pyrenoid is absent. Length 30-40 µm, width 30-35 µm.

Remarks: *Prorocentrum emarginatum* may be confused with *P. sculptile* (Faust 1994). However, *P. sculptile* has small areolae, the rectangular structure in the apical region is less pronounced and the pores are evenly distributed on the valve surface.

Distribution: Benthic. This species was observed on algal turf in Réunion and Zanzibar islands. *Prorocentrum emarginatum* is common in all tropical regions, associated with macroalgae, sediments, algal turfs in coral reefs and floating detritus in mangrove ecosystems (Fukuyo 1981, Carlson 1984, Faust 1990, Turquet *et al.* 1998, Ten-Hage 2000).

Toxicology: *Prorocentrum emarginatum* is potentially toxic. Turquet (1997) found low haemolytic and fibroblast activity in crude extract of cells from the southwestern Indian Ocean. It is apparently non-toxic in Belize (Morton *et al.* 2000).

pores. La zone périflagellaire forme une profonde échancrure en forme de V à l'apex de la valve droite. Une des plaquettes apicales forme une structure rectangulaire caractéristique. La valve gauche présente également une échancrure apicale. La bande intercalaire est striée transversalement. Des chloroplastes sans pyrénoïde sont présents. Longueur 30-40 µm, largeur 30-35 µm.

Remarques: *Prorocentrum emarginatum* peut être confondu avec *P. sculptile* (Faust 1994). Cependant, *P. sculptile* est légèrement aréolé, sa structure apicale rectangulaire est de taille moins importante, et ses pores valvaires sont distribués de façon homogène sur la surface thécale.

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée sur des gazons algaux à la Réunion et à Zanzibar. *Prorocentrum emarginatum* est une espèce commune dans toutes les régions tropicales, associée à des macroalgues, des sédiments ou des gazons algaux dans les récifs coralliens et des détritus flottants dans les écosystèmes de type mangrove (Fukuyo 1981, Carlson 1984, Faust 1990, Turquet *et al.* 1998, Ten-Hage 2000).

Toxicologie: *Prorocentrum emarginatum* est une espèce potentiellement toxique. Turquet (1997) a signalé une faible activité hémolytique et cytotoxique des extraits bruts de souches provenant du sud-ouest de l'océan Indien. L'espèce est apparemment non toxique à Bélize (Morton *et al.* 2000).

Prorocentrum hoffmannianum Faust
Plate 3 I-K, Plate 6 F

Synonym: *Exuviaella hoffmannianum* (Faust) McLachlan et Boalch

Cells are oval in valve view and both valves are concave in lateral view. The thecal surface is completely covered with deep areolae, some of which have a pore. The centre on both valves is void of pores. Marginal pores are present. Areolae are easily observed in the light microscope. The periflagellar area is wide, V-shaped and located on the right valve. It has a flared collar. The intercalary band is smooth. Pyrenoid and chloroplasts are present. Length 45-55 µm, width 40-45 µm.

Synonyme: *Exuviaella hoffmannianum* (Faust) McLachlan et Boalch

Les cellules sont ovales en vue valvaire. Les deux valves sont concaves en vue latérale. La surface thècale est profondément aréolée. Les valves sont perforées par de nombreux pores localisés dans les aréoles. Les aréoles sont facilement observables au microscopie photonique. La région centrale des valves est dépourvue de pores. Des pores marginaux sont présents. La zone périflagellaire est large en forme de V et localisée à l'apex de la valve droite. Le pore flagellaire est surmonté par un col apical. La bande intercalaire est lisse. Présence de chloroplastes avec pyrénoïde. Longueur 45-55 µm, largeur 40-45 µm.

Remarks: *Prorocentrum hoffmannianum* may be confused with *P. belizeanum* and *P. concavum* (see above). The deep marginal areolae around the cells, which are visible in the light microscope, are a characteristic of this species.

Distribution: Benthic. This species was observed on algal turf at Réunion Island. *Prorocentrum hoffmannianum* is present in floating detritus in mangroves in Belize (Faust 1990) and is also present in sediment and coral reef habitats in the Caribbean Sea (Tindall *et al.* 1984, Heil *et al.* 1993).

Toxicology: *Prorocentrum hoffmannianum* produces okadaic acid in Belize (Morton & Bomber 1994), AO and FAT in Virgin Island (USA) and in the southwestern Indian Ocean (Aikman *et al.* 1993, Turquet 1997).

Remarques: *Prorocentrum hoffmannianum* peut être confondu avec *P. belizeanum* et *P. concavum* (voir plus haut). Les profondes aréoles marginales, bien visibles au microscope photonique, sont caractéristiques de *P. hoffmannianum*.

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée sur des gazons algaux à la Réunion. *P. hoffmannianum* a été signalée sur des détritus flottants dans la mangrove de Bélize (Faust 1990) et dans les sédiments et les habitats coralliens de la mer des Caraïbes (*Tindall et al.* 1984, Heil *et al.* 1993).

Toxicologie: *Prorocentrum hoffmannianum* produit de l'acide okadaïque à Bélize (Morton & Bomber 1994), de l'AO et des FAT dans les Iles Vierges (USA) et dans le sud-ouest de l'océan Indien (Aikman *et al.* 1993, Turquet 1997).

Prorocentrum lima (Ehrenberg) Dodge
Plate 5 A-D, Plate 6 G

Synonyms: *Cryptomonas lima* Ehrenberg, *Exuviaella marina* Cienkowski, *Dinopyxis laevis* Stein, *E. lima* (Ehrenberg) Bütschli, *E. laevis* (Stein) Schröder, *E. cincta* Schiller, *E. ostenfeldii* Schiller, *E. caspica* Kiselev, *Prorocentrum marinum* Dodge et Bibby.

Cells are oval to oblong in valve view and both valves are concave in lateral view. The thecal surface is smooth and pierced by pores except in the centre of the valves. Marginal pores are present. The periflagellar area is V-shaped and located on the right valve. The intercalary band is smooth. Pyrenoid and chloroplasts are present. Length 35-50 µm, width 25-45 µm.

Remarks: *Prorocentrum lima* may show variation in morphological features. Yoo *et al.* (1997) have introduced three morphotypes (ovoid, elongate and roundish) with regard to shape and the number of marginal pores. A recent study on clonal cultures from different islands in the southwestern Indian Ocean showed that variation in morphological features of clones within and between sites was minimal and not significant (Bouaïcha *et al.* 2001). Cells are most commonly elongated (see Plate 5 A-D).

Synonymes: *Cryptomonas lima* Ehrenberg, *Exuviaella marina* Cienkowski, *Dinophysis laevis* Stein, *E. lima* (Ehrenberg) Bütschli, *E. laevis* (Stein) Schröder, *E. cincta* Schiller, *E. ostenfeldii* Schiller, *E. caspica* Kiselev, *Prorocentrum marinum* Dodge et Bibby.

Les cellules sont ovales, allongées en vue valvaire et les deux valves sont concaves en vue latérale. La surface thècale est lisse et percée de nombreux pores, excepté dans la région centrale des valves. Des pores marginaux sont présents. La région périflagellaire est en forme de V et localisée à l'apex de la valve droite. La bande intercalaire est lisse. Présence de chloroplastes avec pyrénoïde. Longueur 35-50 µm, largeur 25-45 µm.

Remarques: La morphologie de *Prorocentrum lima* peut présenter quelques variations. Yoo *et al.* (1997) ont défini trois morphotypes (ovoïde, allongé et arrondi), tout en s'intéressant à la forme et au nombre de pores marginaux. La morphologie de plusieurs souches provenant de différentes îles du sud-ouest de l'océan Indien a été étudiée récemment et aucune variation significative n'a été mise en évidence (Bouaïcha *et al.* 2001). Les cellules sont de type allongé (voir planche 5 A-D).

Le cycle de vie complet de *P. lima* est connu et un

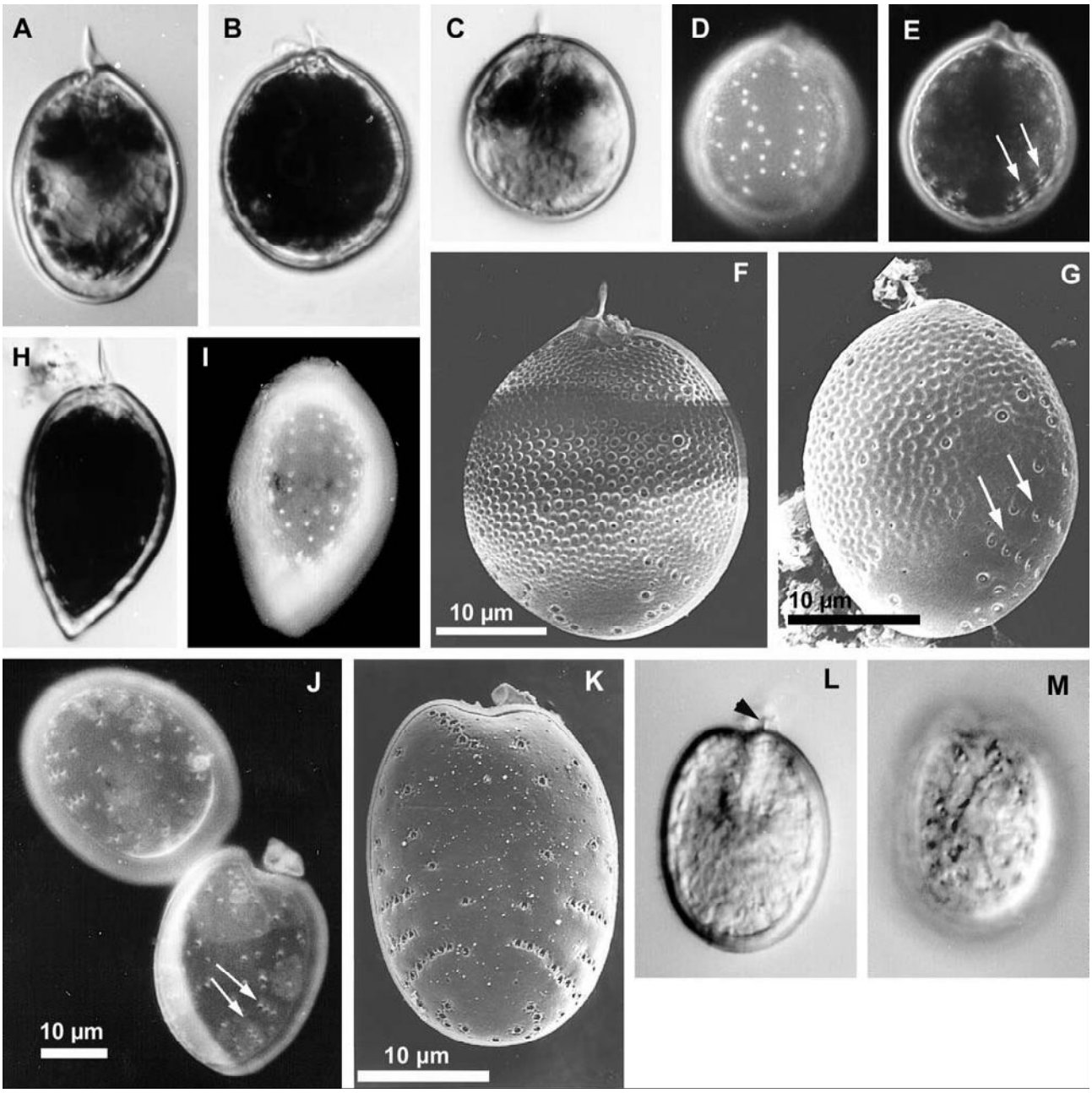


Plate 4. *Prorocentrum*, planktonic species. Figs A-G. *Prorocentrum* cf. *obtusum* (Kilindini, Kenya). Notice the variation in cell shape from ovoid (Fig. A) to rounded (Fig. C). Figs D & E. Calcofluor-stained cell, high and low focus, respectively. Notice the poroids, arrows. Figs F & G. Scanning electron micrographs. Arrows indicate the rows of poroids. Figs H & I. *Prorocentrum micans* (Kilifi, Kenya). The pore pattern is visible in the Calcofluor-stained cell (Fig. I). Figs J-M. *Prorocentrum mexicanum* (Shirazi, Kenya, Fig. K: Réunion). Notice the numerous rows of poroids in the stained cell (Fig. J, arrows) and the short apical spine (Fig. L, arrowhead).

Planche 4. *Prorocentrum*, espèces planctoniques. Figs A-G. *Prorocentrum* cf. *obtusum* (Kilindini, Kenya). La forme des cellules varie de l'ovale (Fig. A) à l'arrondi (Fig. C). Figs D & E. Cellule traitée au Calco-fluor, en vue superficielle et en coupe optique, respectivement. Noter les pores, flèches. Fig. F & G. Cellule observée au microscopie électronique à balayage. Les flèches indiquent les rangées de pores. Figs H & I. *Prorocentrum micans* (Kilifi, Kenya). La distribution des pores est visible sur des cellules traitées au Calco-fluor (Fig. I). Figs. J-M. *Prorocentrum mexicanum* (Shirazi, Kenya, Fig. K : La Réunion). Noter les nombreuses rangées de pores (Fig. J, flèches) et la courte épine apicale (Fig. L, tête de flèche).

The sexual life cycle of *P. lima* and a new type of asexual reproduction has been described (Faust 1993c, d).

nouveau type de reproduction asexuée a été mis en évidence (Faust 1993 c, d).

Distribution: During this survey *Prorocentrum lima* was only observed in benthic samples, never in the plankton. *P. lima* is cosmopolitan, observed in a number of tropical and temperate regions (Steidinger 1993), on all kinds of benthic substrates (Fukuyo 1981, Carlson & Tindall 1985, Faust 1991) and in plankton (Maranda *et al.* 1999). It is the most frequent species in the southwestern Indian Ocean (50% of the benthic dinoflagellate assemblage on algal turf) (Turquet *et al.* 1998, 2000b).

Toxicology: *Prorocentrum lima* produces okadaic acid (Murakami *et al.* 1982), DTX-1 (Lee *et al.* 1989), DTX-2 (Hu *et al.* 1993), a prorocentrolide (Torigoe *et al.* 1988) and a FAT (Tindall *et al.* 1984). In the southwestern Indian Ocean production of OA, DTX-1 and 2 has been confirmed (Turquet 1997).

Distribution: Durant cette étude, *Prorocentrum lima* a été retrouvé uniquement dans des échantillons benthiques. *P. lima* est une espèce cosmopolite, observée dans de nombreuses régions tropicales et tempérées (Steidinger 1993), sur tous les types de substrats benthiques (Fukuyo 1981, Carlson & Tindall 1985, Faust 1991) et dans le plancton (Maranda *et al.* 1999). C'est l'espèce benthique la plus fréquente dans la partie occidentale de l'océan Indien (50 % de la communauté de dinoflagellés benthiques associés aux gazons algaux) (Turquet 1998, 2000).

Toxicologie: *Prorocentrum lima* produit de l'acide okadaïque (Murakami *et al.* 1982), la DTX-1 (Lee *et al.* 1989), de la DTX2 (Hu *et al.* 1993), un prorocentrolide (Torigoe *et al.* 1988) et une FAT (Tindall et al. 1984). La production d'AO, de DTX-1 et –2 par des souches du sud ouest de l'océan Indien a été mise en évidence (Turquet 1997).

Prorocentrum micans Ehrenberg
Plate 4 H, I

Cells are rounded anteriorly and taper towards the posterior. Laterally compressed. A distinct apical spine is present. No spines are present on the valves but scattered and short rows of valve pores are present, more or less perpendicular to the edge of the valve. Length: ca. 40 µm.

Remarks: Size and shape may vary considerably. *Procentrum micans* may be confused with the closely related species *P. gracile* and *P. triestinum*. However, *P. gracile* usually has a very robust apical spine and a larger length:width ratio than *P. micans*. *P. triestinum* is smaller than the two other species and has only a few scattered valve pores (Larsen & Moestrup 1989).

Distribution: Planktonic. Cosmopolitan.

Toxicology: *Prorocentrum micans* readily forms "red tides", but there are a few reports of harmful events (see Faust *et al.* 1999) and its potential toxicity needs confirmation.

Les cellules sont arrondies antérieurement et fuselées dans leur partie postérieure. Elles sont compressées latéralement. Une épine apicale bien marquée est présente. Il n'y a pas d'épines sur la surface des valves mais de courtes rangées de pores valvaires, plus ou moins perpendiculaires au bord de la cellule, sont présentes. Longueur: ca. 40 µm.

Remarques: La taille et la forme des cellules peut varier considérablement. Il est possible de confondre *P. micans* avec les espèces proches *P. gracile* et *P. triestinum*. Cependant, *P. gracile* possède une épine apicale plus robuste et son rapport longueur/largeur est plus important que celui de *P. micans*. Les cellules de *P. triestinum* sont plus petites que les deux autres espèces et ne possèdent que peu de pores valvaires épars (Larsen & Moestrup 1989).

Distribution: Planctonique. Cosmopolite.

Toxicologie: *Prorocentrum micans* forme des « marées rouges » (ou eaux colorées), mais peu d'événements nuisibles y sont associés (voir Faust *et al.* 1999) et la toxicité éventuelle de l'espèce reste à démontrer.

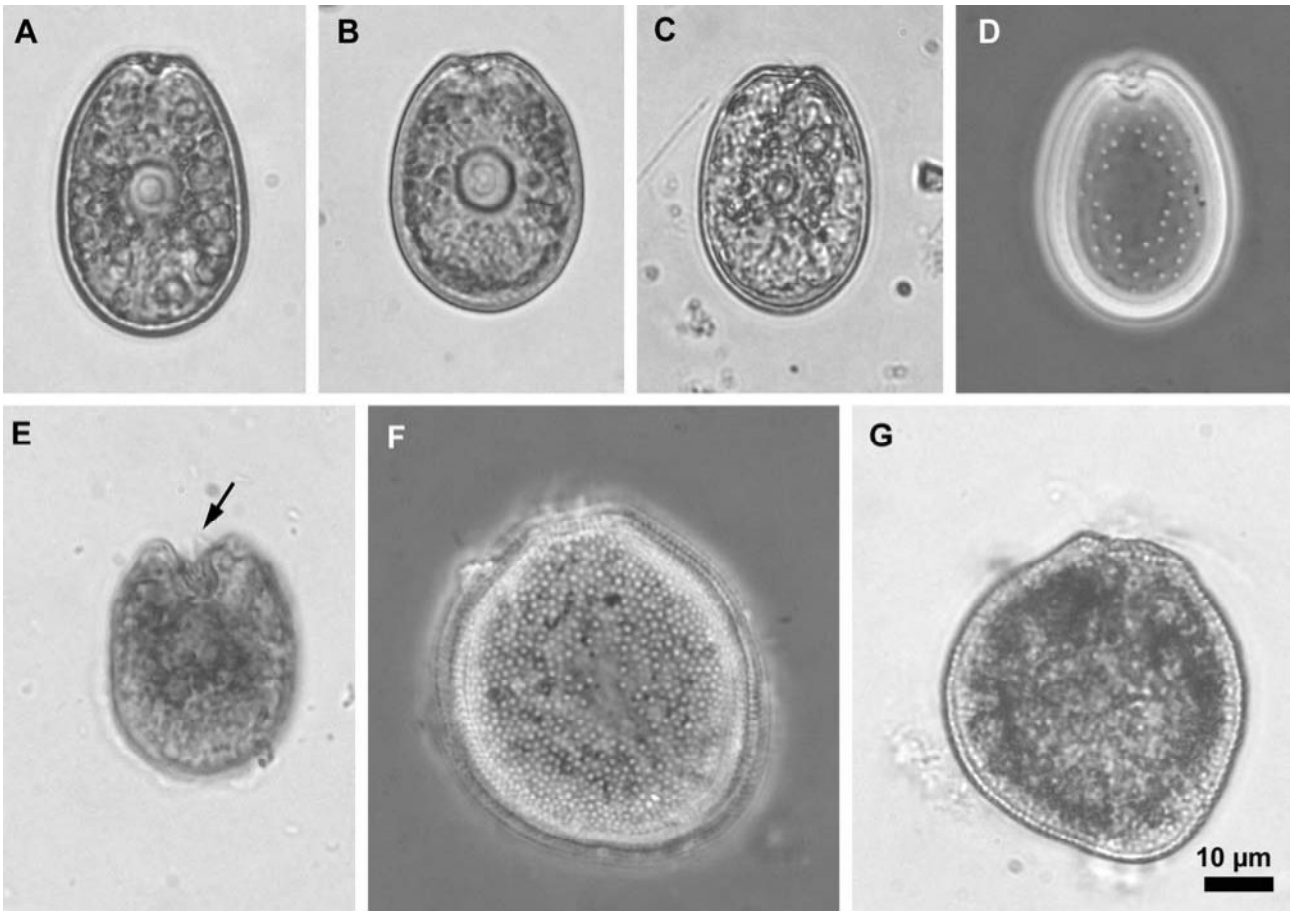


Plate 5. *Prorocentrum*, benthic species. Figs A-D. *Prorocentrum lima* (Figs A, B, & D: St. Leu, Réunion, Fig. C: St. Marie, Madagascar). Fig. E. *P. sculptile* (St. Leu, Réunion). Notice the short apical spine (arrow). Figs F-G. *P panamensis* (Réunion, culture).

Planche 5. *Prorocentrum*, espèces benthiques. Figs A-D. *Prorocentrum lima* (Figs A, B, & D : St-Leu, Réunion, Fig. C. Ste -Marie, Madagascar). Fig. E. *P. sculptile* (St-Leu, Réunion). La flèche indique la courte épine apicale. Figs F-G. *P. panamensis* (Réunion, culture).

Prorocentrum mexicanum Tafall
Plate 4 J-M

Synonym: *P. rhathymum* Loeblich, Sherley et Schmidt

Cells are oval in valve view and lenticulate to ellipsoidal in lateral view. The valve surface is smooth or slightly rugose and trichocyst pores are radially arranged from the centre, perpendicular to the valve margin. The apical area is V-shaped when seen from the right. One of the apical plates may appear like a short spine. The intercalary band is transversally striated. Pyrenoid is absent but chloroplasts present. Length 30-40 µm, width 20-25 µm.

Distribution: This species was observed in plankton samples from Kenya and benthic samples from Zanzibar and Réunion. *P. mexicanum* is common in tem-

Synonyme: *P. rhathymum* Loeblich, Sherley et Schmidt

Les cellules sont ovales en vue valvaire et lenticulaires à ellipsoïdales en vue latérale. La surface valvaire est lisse ou légèrement rugueuse et les pores à trichocystes sont disposés en rayons perpendiculaires au bord valvaire. La région périflagellaire est en forme de V. Une des plaquettes apicales forme une courte épine. La bande intercalaire est striée transversalement. Chloroplastes présents sans pyrénoïde. Longueur 30-40 µm, largeur 20-25 µm.

Distribution: Cette espèce a été observée dans les échantillons de plancton récoltés au Kenya et dans les échantillons benthiques récoltés à Zanzibar et à la Réunion. *P. mexicanum* est une espèce com-

perate and tropical regions. Its habitat is benthic (on seaweeds, algal turfs on dead coral, macroalgae) and planktonic.

Toxicology: *P. mexicanum* produces haemolytic toxins (Nakajima *et al.* 1981) and a water-soluble fast acting toxin (FAT) (Tindall *et al.* 1989). The toxin nature and structure are unknown. The single clone from Réunion Island tested for toxicity was found to be non-toxic (Turquet 1997).

munément rencontrée dans les régions tempérées et tropicales. Son habitat est benthique (macrophytes, coraux morts) ou planctonique.

Toxicologie: *P. mexicanum* produit des toxines hémolytiques (Nakajima *et al.* 1981) et des toxines hydrosolubles de type FAT (Tindall *et al.* 1989). La nature et la structure des toxines restent inconnues. La seule souche testée provenant de la Réunion s'est avérée non toxique (Turquet 1997).

Prorocentrum cf. *obtusum* Ostenfeld
Plate 4 A-G

Cell shape varies from almost circular to elliptical. A distinct apical spine is present. The apical area has a raised collar or flange, which is clearly seen in Calcoflour White stained cells and in the scanning electron microscope. Valves are areolated with a few scattered pores, as well as pores arranged in rows perpendicular to the valve margin in the posterior half of the valve. Length: 28-37 µm. Width: c. 26 µm.

Remarks: This species appear to be similar to "*Prorocentrum obtusum*?" of Balech *et al.* (1984) from the South-West Atlantic, which in turn bears some resemblance to *P. obtusum* described from the Aral Sea by Ostenfeld (1908). According to Ostenfeld, *P. obtusum* was distinguished from *P. micans* and *P. scutellum* by the rounded antapex and ovoid outline of the valves. The thecal wall was reported to be finely porulate and starch-like grains were present in the antapical part of the cell. It is not clear whether the "black dots" in Ostenfeld's illustration represent starch grains or poroids. Dodge (1975), considered *P. obtusum* to be a junior synonym of *Procentrum maximum* (Gourret) Schiller, but this species has a distinct apical depression, lacks an apical spine and the shape is also different (Gourret 1883), and we find it less likely that these two species are synonymous.

The pattern of poroids or alveolae of the present material shows some resemblance to *P. mexicanum*, but our material differs from this species by its more prominent spine.

Les cellules sont de forme circulaire à elliptique. Une épine apicale est présente. La région apicale présente une collerette, bien visible sur des cellules traitées au calco-fluor ou en microscopie électronique à balayage. Les valves sont aréolées, perforées par quelques pores épars ainsi que par des pores distribués en rangées perpendiculaires à la marge valvaire, dans la moitié postérieure de la cellule. Longueur: 28-37 µm. Largeur: c. 26 µm.

Remarques: Cette espèce est proche de « *Prorocentrum obtusum* ? » observée dans le sud-ouest de l'Atlantique par Balech *et al.* (1984), et qui ressemble au *P. obtusum* décrite en mer d'Aral par Ostenfeld (1908).

D'après Ostenfeld, *P. obtusum* se différencie de *P. micans* et *P. scutellum* par son antapex arrondi et le contour ovoïde des valves. De petites protubérances en forme de verrue sont présentes dans la partie antérieure des valves. La thèque est également finement porulée. Il est difficile de savoir si les « points noirs » illustrés par Ostenfeld représentent des pores ou les protubérances en forme de verrue. Dodge (1975) considérait *P. obtusum* comme un synonyme de *P. maximum* (Gourret) Schiller, mais cette espèce a une forme différente, possède une dépression apicale bien marquée et est dépourvue d'épine apicale (Gourret 1883). Il nous apparaît finalement peu vraisemblable que ces deux espèces soient les mêmes.

La distribution des pores ou des aréoles du matériel récolté ici ressemble à celle rencontrée chez *P. mexicanum*, mais notre matériel se distingue par la présence d'une épine apicale plus proéminente.

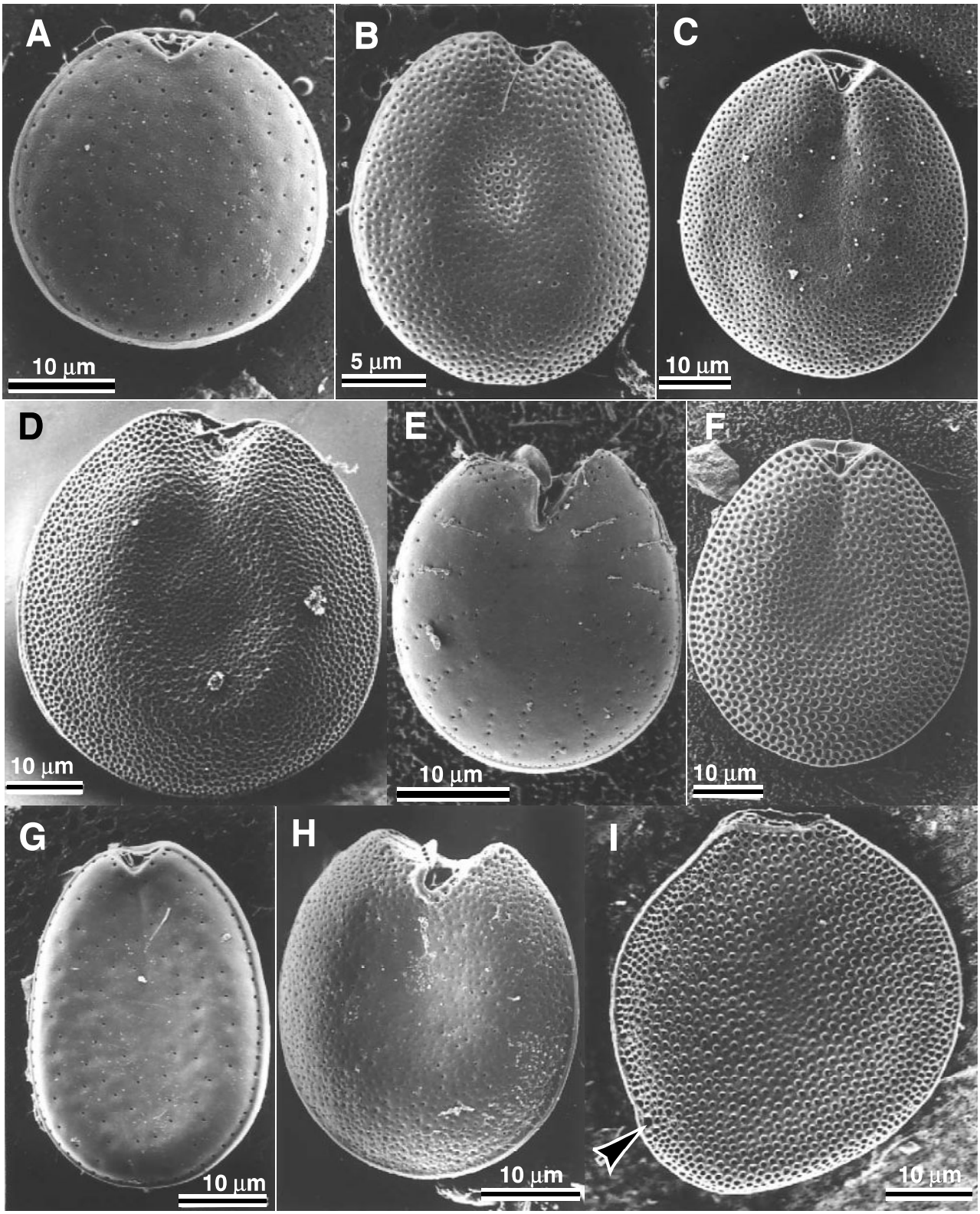


Plate 6. *Prorocentrum*, benthic species (SEM). Fig. A. *P. arenarium* (Europa I.), Fig. B. *P. borbonicum* (Réunion), Fig. C. *P. belizeanum* (Réunion), Fig. D. *P. concavum* (Europa I.), Fig. E. *P. emarginatum* (Réunion), Fig. F. *P. hoffmanianum* (Europa I.), Fig. G. *P. lima* (Réunion), Fig. H. *P. sculptile* (Réunion), I. *P. panamensis* (Réunion), notice the depression (arrowhead).

Planche 6. *Prorocentrum*. espèces benthiques (MEB). Fig. A. *P. arenarium* (Ile d'Europa), Fig. B. *P. borbonicum* (Réunion), Fig. C. *P. belizeanum* (Réunion), Fig. D. *P concavum* (Ile d'Europa), Fig. E. *P. emarginatum* (Réunion), Fig. F. *P. hoffmannianum* (Ile d'Europa), Fig. G. *P. lima* (Réunion), Fig. H. *P. sculptile* (Réunion), Fig. I. *P. panamensis* (Réunion). Noter la dépression (tête de flèche).

Distribution: Kilindini, Kenya, South-West Atlantic?, Aral Sea?

Toxicology: Unknown.

Distribution: Kilindini, Kenya, sud-ouest de l'Atlantique ?, mer d'Aral ?

Toxicologie: Inconnue.

Prorocentrum panamensis Grzebyk, Sako et Berland
Plate 5 F, G, Plate 6 I

Cell-shape somewhat irregular in valve view and both valves are flat in lateral view. The thecal surface is covered with deep areolae, which tend to be shallower in the centre. Pores are evenly distributed. The bottom part of the right valve has a large depression, which looks like a sieve. This feature has not been observed in other *Prorocentrum* species. The intercalary band is transversally striated. Pyrenoid and chloroplasts are present. Length 46-52 µm, width 43-46 µm.

Remarks: The shape of the cell is unique for a benthic *Prorocentrum*.

Distribution: Benthic. This species was observed in black sand and algal turf samples from Réunion Island only. *Prorocentrum panamensis* has been described from coral reef habitat in Panama (Grzebyk *et al.* 1998).

Toxicology: Non-toxic species in Réunion Island (Ten-Hage 2000).

Les cellules ont une forme de cœur en vue valvaire et sont très aplaties latéralement. La surface valvaire est profondément aréolée, à l'exception de la région centrale où les dépressions sont moins marquées. Les pores valvaires sont situés dans les aréoles et distribués de manière aléatoire. La valve droite possède dans sa région basale une large dépression perforée à la manière d'un tamis. Cette ornementation est unique chez le genre. La bande intercalaire est striée transversalement. Présence de chloroplastes avec pyrénoïde. Longueur 46-52 µm, largeur 43-46 µm.

Remarques: La forme des cellules est unique chez le genre *Prorocentrum*.

Distribution: Benthique, cette espèce a été observée dans les échantillons de sable noir et de gazons algaux de la Réunion uniquement. *Prorocentrum panamensis* a été décrit au Panama dans des habitats coralliens (Grzebyk *et al.* 1998).

Toxicologie: Espèce non toxique à la Réunion (Ten-Hage 2000).

Prorocentrum sculptile Faust
Plate 5 E, Plate 6 H

Cells are oval in valve view and both valves are concave in lateral view. The thecal surface is covered with depressions, some of which have a pore. The pores are evenly distributed on the valve surface. The periflagellar area is located on the right valve, it is deep, V-shaped and has a little apical plate. The intercalary band is smooth. Chloroplasts are present, but a pyrenoid is absent. Length 32-37 µm, width and 30-32 µm.

Remarks: *Procentrum sculptile* may be confused with *P. emarginatum* (see above).

Les cellules sont ovales en vue valvaire et les deux valves sont concaves en vue latérale. La surface thècale est couverte de petites dépressions dont certaines possèdent un pore. Ces pores sont distribués de façon homogène sur chacune des valves. La région périflagellaire est située sur la valve droite. Elle est profonde, en forme de V et présente une petite plaque apicale. Présence de chloroplastes sans pyrénoïde. Longueur : 32-37 µm. Largeur : 30-32 µm.

Remarques: *Prorocentrum sculptile* peut être confonduë avec *P. emarginatum* (voir plus haut).

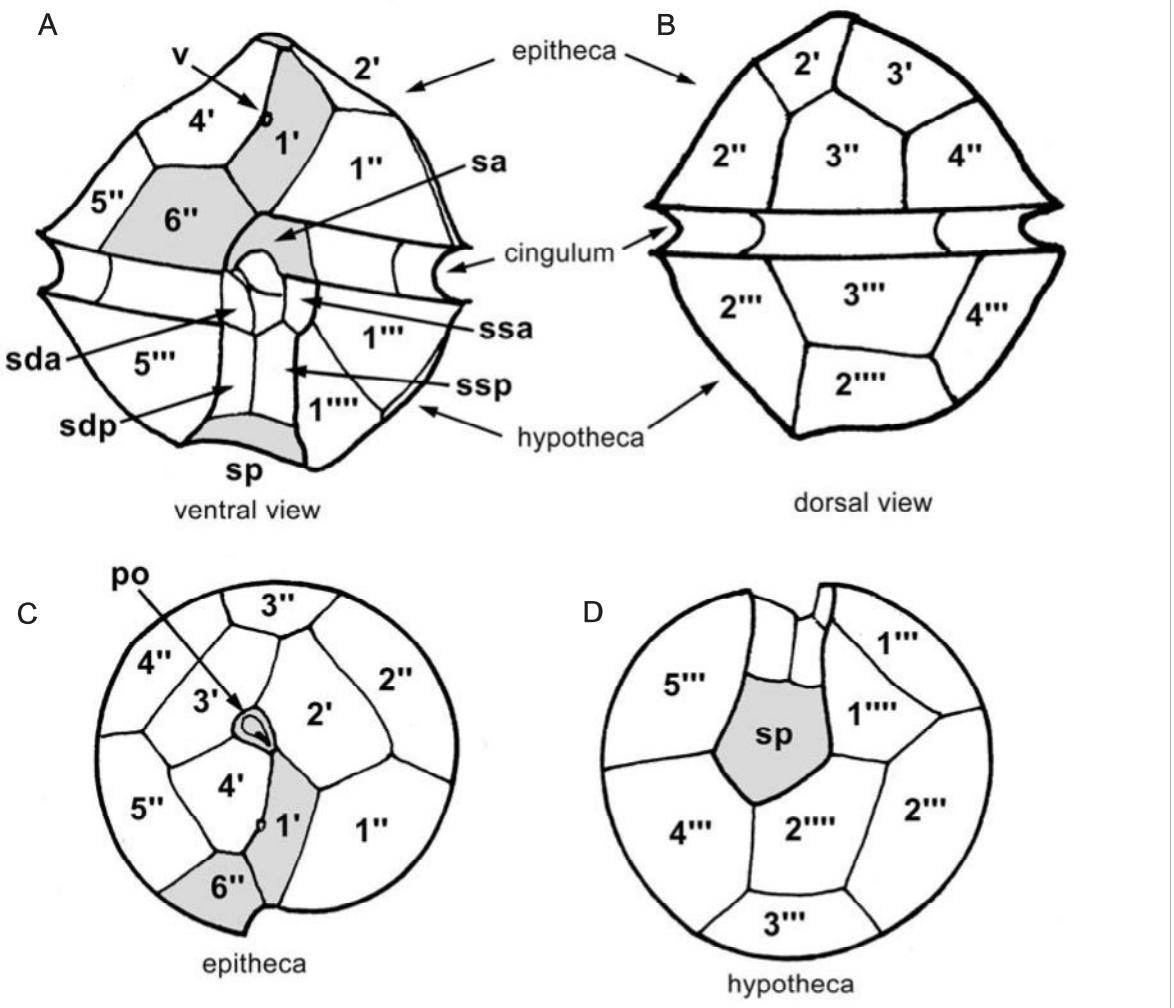


Fig. 11. Plate tabulation of *Alexandrium*. A: ventral, B: dorsal, C: epitheca, D: hypotheca (modified from Balech 1995)

Fig. 11. Tabulation chez *Alexandrium*. A: face ventrale, B: face dorsale, C: épithèque, D: hypothèque (modifié de Balech 1995).

Distribution: Benthic. This species was observed on algal turf only in Réunion Island. In Belize it is associated with coral rubble and sand (Faust 1994).

Toxicology: Toxicity is unknown.

Alexandrium

Several species of this genus produce a number of neurotoxins of the saxitoxin group, which may lead to paralytic shellfish poisoning (PSP). Toxic and non-toxic strains of the same species may occur (e.g. Cembella 1998) and all *Alexandrium* species should be regarded as potentially toxic until proven other-

Distribution: Benthique, cette espèce a été uniquement observée associée aux algues filamenteuses de la Réunion. A Bélize, elle a été signalée en association avec le sable et les débris coralliens (Faust 1994).

Toxicologie: Inconnue.

Alexandrium

Plusieurs espèces de ce genre produisent des neurotoxines du groupe de la saxitoxine, lesquelles sont mises en cause dans les intoxications paralysantes par fruits de mer (PSP). On rencontre au sein d'une même espèce des souches toxiques et d'autres non toxiques (ex. Cembella 1998); il faut donc considérer toutes les espèces d'*Alexandrium* comme poten-

wise. Critical identification is therefore of utmost importance. Unfortunately, this is not always an easy task as most species have relatively thin and smooth thecal plates, which may be difficult to see in the light microscope unless stained.

The terminology for naming of individual plates follows the system suggested by Kofoid (1907, 1909), with slight modifications suggested by Balech (1980). In order to identify *Alexandrium* species and thecate dinoflagellates in general, it is a necessity to understand this terminology. Beginning with the plates making up the epitheca (the reader is referrred to Fig. 11): at the apex, a small plate with a comma-shaped slit is situated, the so-called pore plate (po). The plates bordering the po-plate are termed apical plates. The genus *Alexandrium* has 4 apical plates, and they are individually numbered in a counter-clockwise direction or from left to right beginning in the midventral position. The plates bordering the cingulum are termed precingular plates and *Alexandrium* has 6 of these. Some dinoflagellates (e.g. certain gonyaulacoids and peridinioids) have 1-3 plates between the apical and precingular series. These are termed the anterior intercalary plates, but *Alexandrium* species do not possess these plates. On the hypotheca the plates in contact with the cingulum are termed postcingular plates. *Alexandrium* species have 5 postcingulars. Plates not in contact with the cingulum but associated with the sulcus are termed the antapical plates *sensu* Balech (1980), *Alexandrium* has two of these. Plates between the postcingular and antapical series are termed posterior intercalary plates. *Alexandrium* species lack such plates, however, in some literature the first antapical plate (1'''') is referred to as a posterior intercalary plate. The plates within the cingulum are referred to as cingular plates, of which there are 6 in *Alexandrium*, and 9-10 plates make up the sulcus. Contrary to many other thecate dinoflagellates, the sulcal plates are important for identification of certain *Alexandrium* species. The terminology for naming the sulcal plates was originally suggested by Balech (1980, see Fig. 11). In some *Alexandrium* species the 1'-plate is not connected to the po-plate and it is therefore not a 1'-plate in strict Kofoidean sense. However, as this plate is obviously homologous with the 1'-plate it is usually referred to as such.

Thecal plate features of particular importance for

tiellement toxiques. L'identification précise s'avère être d'une extrême importance. Malheureusement, ce n'est pas toujours chose facile, car, chez la majorité des espèces, les plaques thècales sont relativement fines et lisses, lesquelles sont difficiles à observer sans coloration préalable, sous un microscope photonique.

La terminologie utilisée pour nommer les plaques suit le système suggéré par Kofoid (1907, 1909), légèrement modifié par Balech (1980). Il est nécessaire de comprendre cette terminologie appelée tabulation, afin d'identifier les espèces d'*Alexandrium* et en général les dinoflagellés thèqués. En commençant par les plaques qui forment l'épithèque (se référer à la Fig. 11) : à l'apex, est située une petite plaque fendue en forme de virgule, appelée la plaque porale (po). Les plaques en contact avec cette plaque porale sont dites plaques apicales. Le genre *Alexandrium* possède 4 plaques apicales, numérotées individuellement dans le sens des aiguilles d'une montre, ou de la gauche vers la droite en partant du centre de la zone ventrale. Les plaques bordant le cingulum sont appelées plaques précingulaires et *Alexandrium* en possède 6. Certains dinoflagellés (comme les gonyaulacoïdes et péridinoïdes) ont de 1 à 3 plaques entre les séries apicales et précingulaires. Elles sont nommées les plaques intercalaires antérieures, mais les espèces d'*Alexandrium* en sont dépourvues. Sur l'hypothèque, les plaques en contact avec le cingulum sont appelées plaques postcingulaires. Les espèces d'*Alexandrium* en ont 5. Les plaques qui ne sont pas au contact du cingulum, mais associées au sulcus sont dites plaques antapicales *sensu* Balech (1980), *Alexandrium* en a 2. Les plaques entre les séries postcingulaires et antapicales sont appelées plaques intercalaires postérieures. Les espèces d'*Alexandrium* n'en n'ont pas ; cependant, dans certains articles la première plaque antapicale (1'''') est considérée comme plaque intercalaire postérieure. Les plaques composant le cingulum sont dites plaques cingulaires, 6 chez *Alexandrium*, et 9 à 10 plaques forment le sulcus. Contrairement à de nombreux autres dinoflagellés thèqués, les plaques sulcales sont très importantes pour l'identification de certaines espèces d'*Alexandrium*. A la base, la terminologie utilisée pour les plaques sulcales a été suggérée par Balech (1980, voir Fig. 11). Chez certaines espèces d'*Alexandrium*, la plaque 1' n'est pas jointive à la plaque porale po, ce n'est donc pas une plaque 1' selon la définition donnée par le système Kofoidien. Cependant, comme cette plaque est manifestement homologue de la plaque 1', elle est habituellement citée comme telle.

Pour l'identification des espèces d'*Alexandrium*,

identifying *Alexandrium* species are (shaded grey in Fig. 11): shape of 1'-plate, presence or absence of an association between the 1'-plate and po, presence or absence of a ventral pore, size and shape of 6''-plate, size and shape of the sa-, the sp- and the po-plate. The shape and size of the cell may also be important characters.

Most species within this genus have had a very confusing taxonomic history with extensive synonomy of generic names such as *Gonyaulax*, *Protogonyaulax*, *Gessnerium*, *Pyrodinium* or *Goniodoma*. However, a consensus was reached using the name *Alexandrium* at the 4th International Conference on Toxic Phytoplankton held in Lund 1989 (Steidinger & Moestrup 1990) and this has subsequently been generally accepted.

les caractéristiques de certaines plaques thècales sont particulièrement importantes (grisés dans la Fig. 11): forme de la plaque 1', présence ou absence d'une liaison entre la plaque 1' et po, présence ou absence d'un pore ventral, taille et forme de la plaque 6'', taille et forme des plaques sa, sp et po. La taille et la forme des cellules sont aussi des caractères généraux importants.

La plupart des espèces appartenant à ce genre ont un historique taxinomique très confus, avec de nombreux synonymes au niveau générique comme *Gonyaulax*, *Protogonyaulax*, *Gessnerium*, *Pyrodinium* ou *Goniodoma*. Cependant, un consensus a été trouvé par l'utilisation du nom de genre *Alexandrium* à la 4ème Conférence internationale sur le Phytoplancton toxique tenu à Lund en 1989 (Steidinger et Moestrup 1990) et a été par la suite généralement accepté.

Alexandrium affine (Inoue et Fukuyo) Balech
Plate 7 A-E

Synonyms: *Protogonyaulax affine* Inoue et Fukuyo *Alexandrium fukuyoi* Balech

This species is easily recognised by its characteristic po-plate, which has a dorsally located connecting pore. First apical plate (1') is connected with the po-plate and a small ventral pore is present. The sp-plate is of *tamarense* type (Balech 1995), i.e. longer than wide, and furnished with a distinct pore. *Alexandrium affine* is a chain-forming species but the chain may break up during fixation.

Remarks: *Alexandrium affine* is very similar to *A. fraterculus,* also a chain-forming species but distinguished from this by the shape of the po-plate and the position of its attachment pore.

Distribution: Has been recorded from coastal waters of Japan, Korea, Spain, Portugal, Thailand, Philippines and Vietnam (Balech 1985, Lam pers. com.)

Toxicology: Potentially toxic.

Synonymes: *Protogonyaulax affine* Inoue et Fukuyo, *Alexandrium fukuyoi* Balech.

Cette espèce est facilement reconnaissable par sa plaque po caractéristique, laquelle possède un pore localisé dorsalement. La première plaque apicale (1') est connectée à la plaque porale po et un petit pore ventral est présent. La plaque sp est de type tamarense (Balech 1995), c. à d. plus longue que large, et possède un pore distinct. *Alexandrium affine* est une espèce formant des chaînes qui peuvent se casser pendant la fixation.

Remarques: *Alexandrium affine* est très proche d'*A. fraterculus*, espèces formant des chaînes mais s'en distingue par la forme de la plaque porale po et la position de son pore d'attachement.

Distribution: Elle a été observée dans les eaux côtières du Japon, de Corée, d'Espagne, du Portugal, de Thaïlande, des Philippines et du Vietnam (Balech 1985, Lam com. pers.).

Toxicologie: Potentiellement toxique.

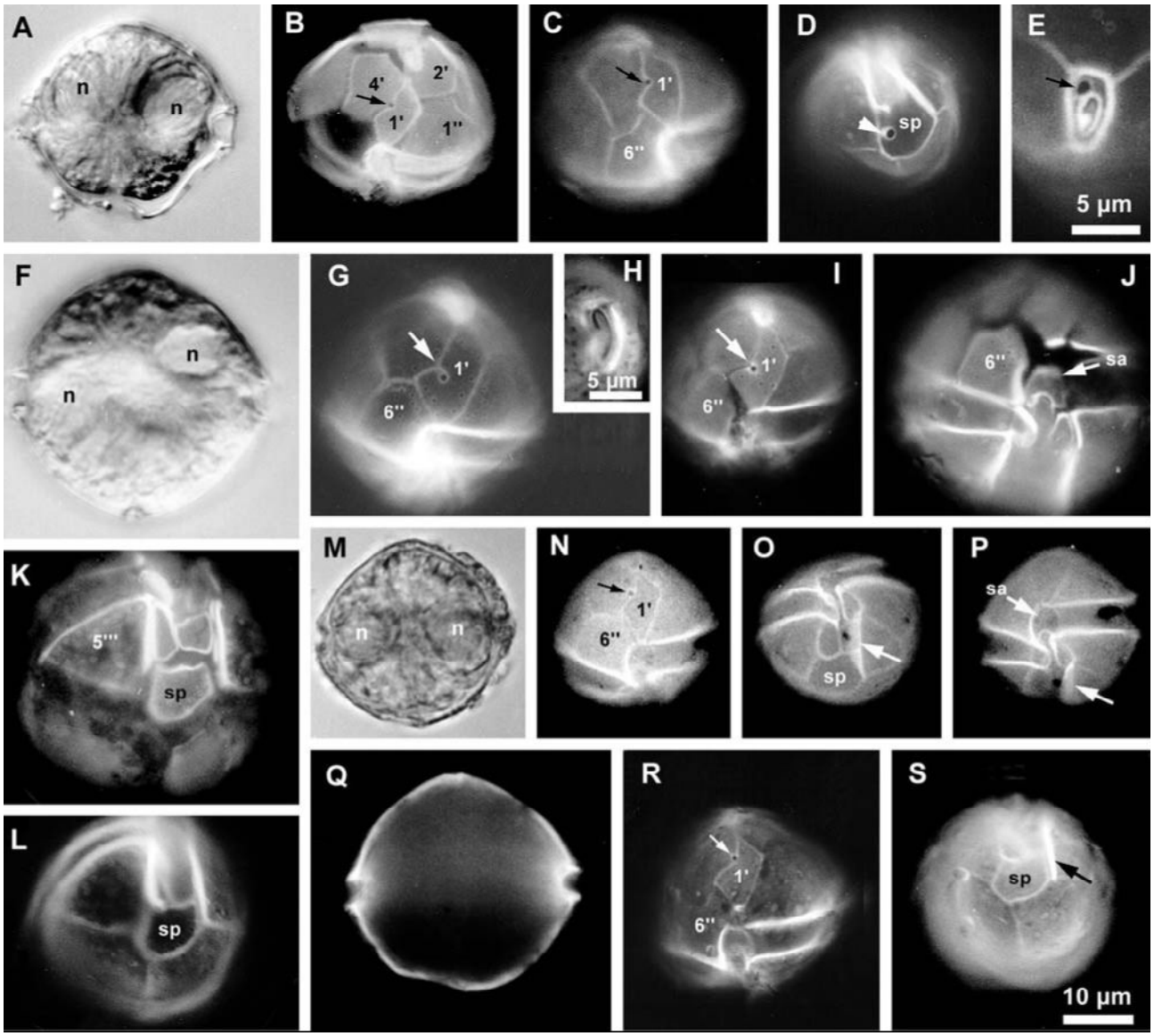


Plate 7. ***Alexandrium***. Figs A-E. *Alexandrium affine* (Kilifi & Kilindini, Kenya). Notice U-shaped nucleus (n). Ventral pore is indicated by an arrow (Figs B, C), the attachment pores in the posterior sulcal plate (Fig. D) and pore plate (Fig. E) by arrowheads. Figs F-L. *Alexandrium leei* (Kilifi & Kilindini, Kenya). Ventral pore indicated by arrows in Figs G & I. Fig. H shows the apicalpore plate. Figs M-P. *Alexandrium* cf. *tamarense* (Ngomeni, Kenya). Ventral pore indicated by arrowhead. Notice the presence of a left sulcal wing or list (Figs O & P, arrows). Figs Q-S. *Alexandrium* cf. *tamarense* (Kilindini, Kenya). Ventral pore indicated by arrowhead, the left sulcal wing with an arrow.

Planche 7. ***Alexandrium***. Figs A-E. *Alexandrium affine* (Kilifi & Kilindini, Kenya). Notez le noyau (n) en forme de U. Le pore ventral est indiqué par une flèche (Figs B, C), les pores de fixation sur la plaque sulcale postérieure (Fig. D), et le pore apical (Fig. E) tête de flèche. Figs F-L. *Alexandrium leei* (Kilifi & Kilindini, Kenya). Pore ventral indiqué par une flèche dans les Figs G & I. Fig. H. montre la plaque du pore apical. Figs. M-P. *Alexandrium* cf. *tamarense* (Ngomeni, Kenya). Pore ventral indiqué par une tête de flèche. Notez la présence d'une aile sulcale gauche (Figs O & P, flèche). Figs Q-S. *Alexandrium* cf. *tamarense* (Kilindini, Kenya). Le pore ventral est indiqué par une tête de flèche, l'aile sulcale gauche par une flèche.

Alexandrium leei Balech
Plate 7 F-L

A relatively large species which does not form chains. The left hypothecal lobe is usually longer than the right lobe. A distinctive character is the position of the ventral pore, which is located a short

C'est une espèce relativement grande qui ne forme pas de chaîne. Le lobe gauche de l'hypothèque est habituellement plus long que le lobe droit. La position du pore ventral est un caractère distinctif, lequel est situé à proximité de la marge de la plaque 1'.

distance from the 1'-plate margin though this feature may vary somewhat. The 1'-plate is connected with the po-plate. The posterior sulcal plate (sp) is wider than long.

Remarks: The ventral pore of *Alexandrium kutnerae* may also be located at a distance from the 1'-plate margin. However, the cell shape is different and the sa-plate is divided by a rib in *A. kutnerae*.

Distribution: Has been recorded from Korea, Japan, Thailand, the Philippines and Vietnam (Steidinger & Tangen 1996, Lam pers. com.).

Toxicology: Potentially toxic.

Cette position peut varier dans certain cas. La plaque 1' est connectée à la plaque po. La plaque sulcale postérieure (sp) est plus large que longue.

Remarques: Le pore ventral chez *Alexandrium kutnerae* peut aussi être localisé à proximité de la marge de la plaque 1'. Cependant, la forme des cellules est différente et la plaque sa est divisée par une côte chez *A. kutnerae*.

Distribution: Elle a été observée en Corée, au Japon, en Thaïlande, aux Philippines et au Vietnam (Steidinger & Tangen 1996, Lam com. pers.).

Toxicologie: Potentiellement toxique.

Alexandrium cf. *tamarense* (Lebour) Balech
Plate 7 Q-S

Synonyms: *Gonyaulax tamarensis* Lebour, *Protogonyaulax tamarensis* (Lebour) Taylor

A medium-sized species. The epitheca is broadly conical with weakly developed "shoulders". The hypotheca has a small posterior indentation and the right lobe is slightly longer than the left lobe. A small ventral pore is present between the border of the 1'-plate and the 4'-plate. The 6''-plate is relatively wide. A distinct left sulcal list or wing is present. The posterior sulcal plate is wider than long and without a pore. Length: 28-32 µm. Width: 27-33 µm.

Remarks: This species is very similar to *A. tamarense* but differs in the shape of the posterior sulcal plate, which is longer than wide in *A. tamarense*, and also by the well-developed left sulcal fin. It may represent a new species.

Distribution: Occasionally observed in samples from Kilifi and Ngomeni (Kenya), *A. tamarense* is cosmopolitian.

Toxicology: Unknown, but *A. tamarense* is toxic.

Synonymes: *Gonyaulax tamarensis* Lebour, *Protogonyaulax tamarensis* (Lebour) Taylor.

C'est une espèce de taille moyenne. L'épithèque est généralement conique, avec des « épaules » faiblement développées. L'hypothèque a une petite échancrure postérieure et un lobe droit légèrement plus long que le gauche. Un petit pore ventral est présent entre les bordures des plaques 1' et 4'. La plaque 6'' est relativement large. Une ailette sulcale gauche distincte est présente. La plaque sulcale postérieure est plus large que longue et dépourvue de pores. Longueur: 28-32 µm. Largeur: 27-33 µm.

Remarques: Cette espèce est très proche de *A. tamarense*, mais diffère par la forme de la plaque sulcale postérieure, qui est plus longue que large chez *A. tamarense*, et aussi par une ailette sulcale gauche bien développée. Elle peut représenter une espèce nouvelle.

Distribution: Observée occasionnellement dans les échantillons de Kilifi et Ngomeni (Kenya), *A. tamarense* est cosmopolite.

Toxicologie: Inconnue, mais *A. tamarense* est toxique.

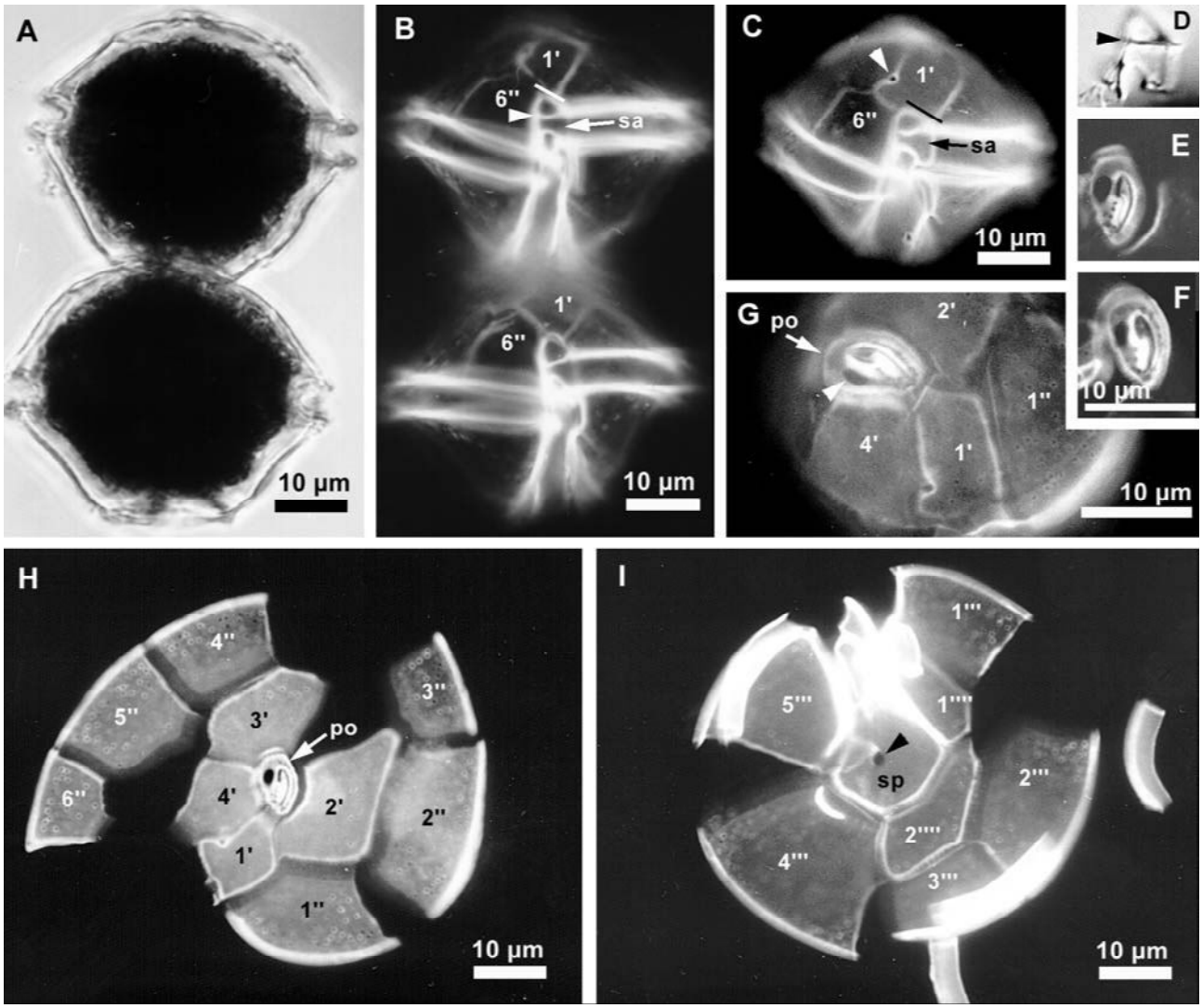


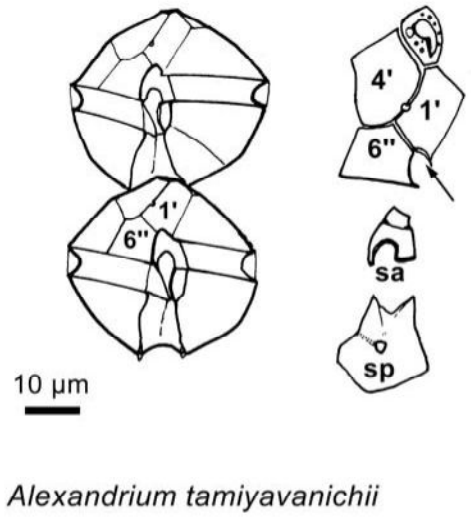
Plate 8. *Alexandrium tamiyavanichii* (Kilindini, Kenya). Fig. A. Two-celled chain. Fig. B. Calcoflour-stained cells. Notice the small septum which divides the anterior sulcal plate, sa (arrowhead). Fig. C. The boundary between sa and 1' is oblique (black bar). Fig. D shows a divided anterior sulcal plate. The septum is marked by an arrowhead. Figs F-G. The apical pore plate (po). Notice the large attachment pore (arrowhead in Fig. G.). Fig. H. Squashed epitheca. Fig. I. Squashed hypotheca. Notice the pore in the posterior sulcal plate (arrowhead).

Planche 8. *Alexandrium tamiyavanichii* (Kilindini, Kenya). Fig. A. Chaîne de deux cellules. Fig. B. Cellules colorées au à la Calcofluor. Notez le petit septum qui divise la plaque sulcale antérieure sa (tête de la flèche). Fig. C. La limite entre les plaques sa et 1' est oblique (barre noire). Fig. D montre la plaque sulcale antérieure divisée. Le septum est marqué par une tête de flèche. Figs F-G. Plaque du pore apical (po). Notez le gros pore jointif (tête de flèche dans la Fig. G). Fig. H. Epithèque écrasée. Fig. I. Hypothèque écrasée. Notez le pore sur la plaque sulcale postérieure (tête de flèche).

Alexandrium tamiyavanichii Balech
Plate 8 A-I

A chain-forming species, the individual cells being isodiametric or slightly wider than long. The po-plate is large with a distinct connecting pore located at the right margin of the "head of the comma". The 1'-plate is relatively wide and connected with the po-plate. A small ventral pore is situated in the posterior part of the right margin of the 1'-plate. The posterior edge of the 1'-plate, i.e. the border with the

Cette espèce forme des chaînes, les cellules individuelles peuvent êtres isodiamétriques ou légèrement plus larges que longues. La plaque po est large avec un pore de connexion distinct situé sur le bord droit de la « tête de la virgule ». La plaque 1' est relativement large et connectée à la plaque porale po. Un petit pore ventral est situé sur la partie postérieure de la marge droite de la plaque 1'. Le bord postérieur de



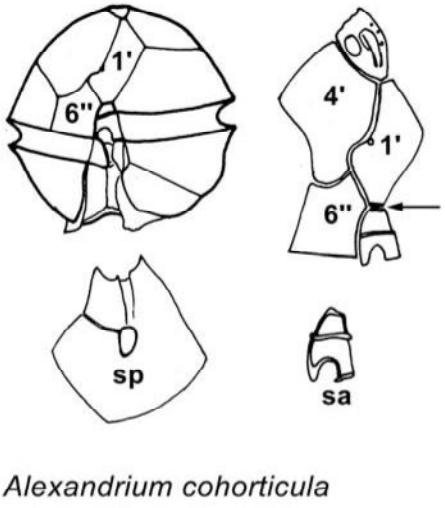


Fig. 12. The posterior edge of the 1'-apical plate is oblique in *A. tamiyavanichii* (arrow) but horizontal in *A. cohorticula* (arrow) (modified from Balech 1995)

Fig. 12. Le bord postérieur de la plaque apicale 1' est oblique chez *A. tamiyavanichii* (flèche) mais horizontal chez *A. cohorticula* (flèche) (modifié de Balech 1995).

anterior sulcal plate (sa), forms a characteristic reinforced, irregular concave and oblique margin. A distinctive feature is the shape of the sa-plate, which is divided into two parts by a transverse rib or septum.

Remarks: This species is very similar to *A. cohorticula* but is separated from this species mainly by the shape and orientation of the border between the 1'-plate and the sa-plate, which in *A. cohorticula* is parallel with the horizontal plane and not oblique as in *A. tamiyavanichii* (Fig. 12). In general the cell-shape of *A. cohorticula* is more irregular and the epitheca longer than wide compared with *A. tamiyavanichii*.

The sa-plate in *Alexandrium kutnerae* is also divided by rib, however, this species is much larger and has a different shape.

Distribution: This species has previously been reported from Thailand and the Philippines (Balech 1995), but has recently also been observed in Vietnamese waters (Lam pers. com.).

Toxicology: Toxic (Taylor *et al.* 1995).

la plaque 1', c. à d. celui en contact avec la plaque sulcale antérieure (sa), forme une marge caractéristique, renforcée, concave et oblique. La forme de la plaque sa constitue un caractère distinctif, laquelle est divisée en deux parties par une côte transversale, ou septum.

Remarques: Cette espèce est très proche de *A. cohorticula*. Les différences concernent la forme et l'orientation de la bordure entre les plaques 1' et sa, laquelle est chez *A. cohorticula* parallèle avec le plan horizontal, et non oblique comme chez *A. tamiyavanichii* (Fig. 12). En général, la forme des cellules de *A. cohorticula* est plus irrégulière et l'épithèque est plus longue que large en comparaison avec *A. tamiyavanichii*.

La plaque sa chez *Alexandrium kutnerae* est aussi divisée par une côte, cependant, cette espèce est beaucoup plus grande et de forme différente.

Distribution: Cette espèce a été initialement décrite en Thaïlande et aux Philippines (Balech 1995), mais a été récemment observée dans les eaux vietnamiennes (Lam com. pers.)

Toxicologie: Toxique (Taylor *et al.* 1995).

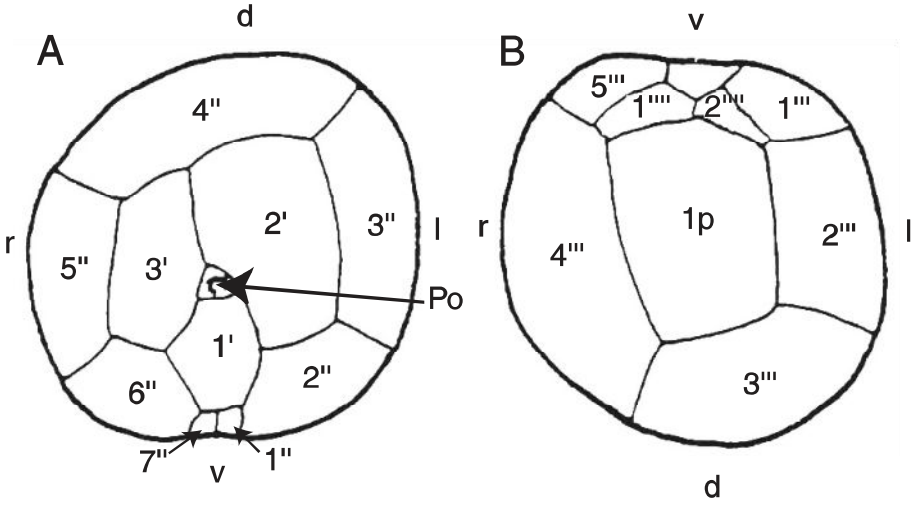


Fig. 13. Plate tabulation of *Gambierdiscus*. A: epitheca, B: hypotheca, d: dorsal, v: ventral, l: left, r: right. (from Fukuyo 1981)

Fig. 13. Tabulation chez *Gambierdiscus*. A: épithèque, B: hypothèque, d: dorsal, v: ventral, l: gauche, r: droite. (tiré de Fukuyo 1981).

Gambierdiscus

Cells of *Gambierdiscus* are sub-lenticular to globular in shape. The cingulum is equatorial, narrow and deep. The sulcus is short. There is some disagreement on the plate formula of this genus (see Holmes 1998, Chinain *et al.* 1999). The genus is characterised by the presence of a hook-shaped apical pore. Precingular plates 1" and 7" are very reduced (see Fig. 13)

The genus is exclusively marine, tropical and subtropical, and occurs in benthic habitats (macrophytes, algal turf on dead coral, surface of sediments).

Species of *Gambierdiscus* are distinguished mainly by morphological and micro-morphological criteria (shape and size of cells, shape and size of thecal plates, size of the apical pore, ornamentation of the thecal surface). The use SEM for exact species identification is now indispensable (Faust 1995, Chinain *et al.* 1999).

The genus comprises six species: *G. toxicus* Adachi et Fukuyo (1979) (the type species), *G. belizeanus* Faust (1995), *G. yasumotoi* Holmes (1998) and three species described recently from the Pacific: *G. australes* Chinain et Faust, *G. pacificus* Chinain et Faust and *G. polynesiensis* Chinain et Faust (Chinain *et al.* 1999).

The toxic potential of *G. belizeanus* is not known but the other species are known to be toxic (Chinain

Gambierdiscus

Les cellules de *Gambierdiscus* sont de forme subleniticulaire à globulaire. Le cingulum est équatorial, étroit et profond. Le sulcus est court. La formule thècale de ce genre est sujette à discussion dans les publications (voir Holmes 1998, Chinain *et al.* 1999). Ce genre est caractérisé par la présence d'un pore apical en forme de crochet. Les plaques précingulaires 1" et 7" sont très réduites (voir Fig. 13).

Ce genre est exclusivement marin, tropical et subtropical, et se rencontre dans les habitats benthiques (macrophytes, gazons algaux sur coraux morts, surface des sédiments).

Les espèces de *Gambierdiscus* se différencient essentiellement par des critères morphologiques et micro-morphologiques (forme et taille des cellules, forme et taille des plaques thècales, taille du pore apical, ornementation de la surface de la thèque). L'utilisation du MEB pour l'identification exacte des espèces est maintenant indispensable (Faust 1995, Chinain *et al.* 1999).

Le genre comporte six espèces : *G. toxicus* Adachi et Fukuyo (1979) (l'espèce type), *G. belizeanus* Faust (1995), *G. yasumotoi* Holmes (1998) et trois espèces décrites récemment dans le Pacifique : *G. australes* Chinain et Faust, *G. pacificus* Chinain et Faust et *G. polynesiensis* Chinain et Faust (Chinain *et al.* 1999).

Le potentiel toxique de *G. belizeanus* n'est pas connu, mais les autres espèces sont réputées toxiques (Chinain *et al.* 1999). *Gambierdiscus toxicus* est reconnue comme agent provoquant la ciguatéra.

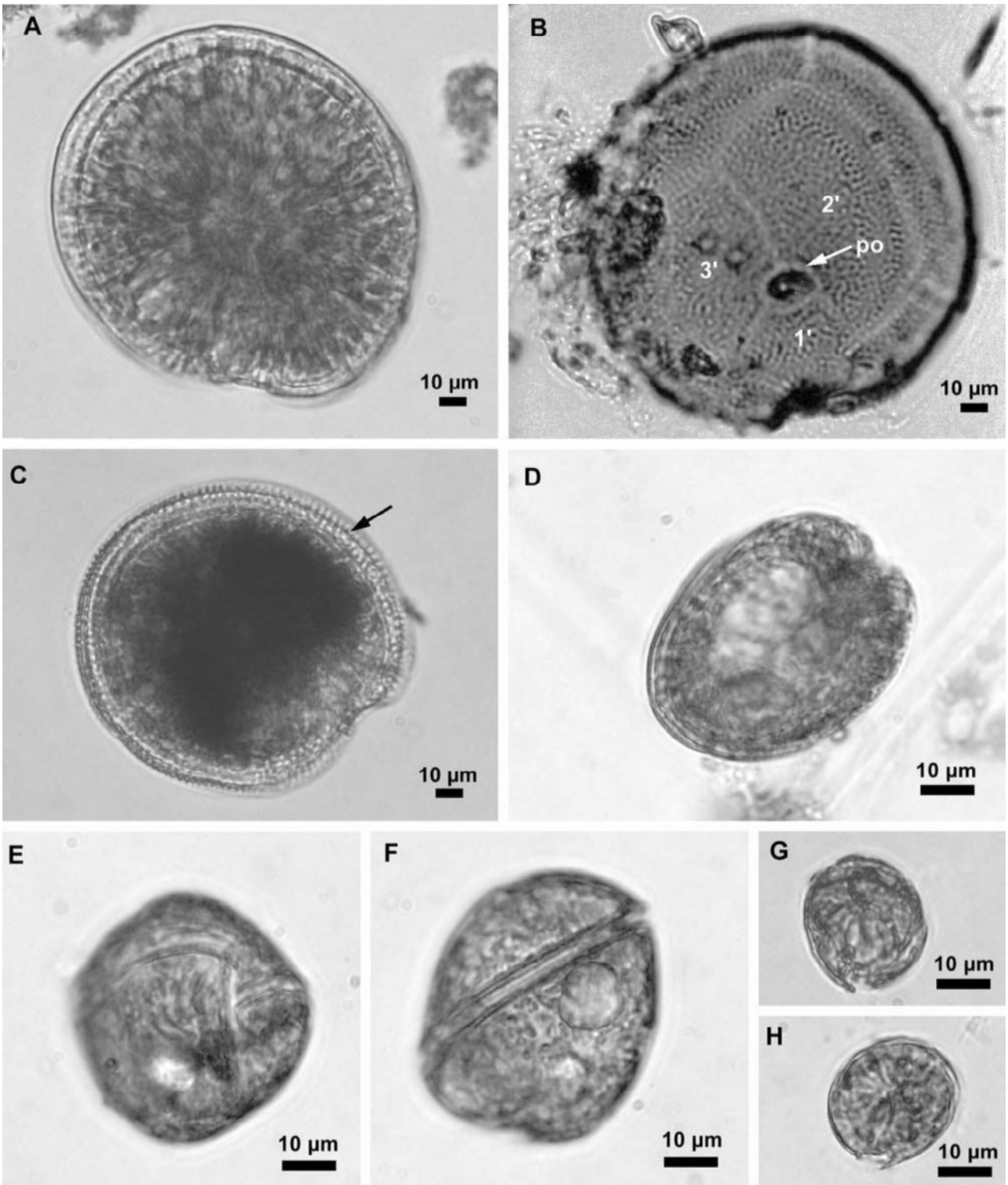


Plate 9. ***Gambierdiscus***. Figs A & B. *Gambierdiscus toxicus* (Fig. A: St. Leu, Réunion, Fig. B: Albion, Mauritius). Fig. A. Live cell, Fig B. Iodine stained epitheca. Fig. C. *G. belizeanus*, live cell (St. Leu, Réunion). Notice the ridged margin (arrow). Figs D-F. *G yasumotoi* (Réunion), Figs G & H. *Coolia* sp. (St. Leu, Réunion).

Planche 9. ***Gambierdiscus*.** Figs A & B. *Gambierdiscus toxicus* (Fig A. St-Leu, Réunion, Fig. B. Albion, Maurice). Fig. A. cellule vivante, Fig. B. épithèque colorée à la iodine. Fig. C. *G. belizeanus*, cellule vivante (St-Leu, Réunion). Notez le bord dentelé (flèche). Figs D-F. *G. yasumotoi* (Réunion), Figs G & H. Coolia sp. (St-Leu, Réunion).

et al. 1999). *Gambierdiscus toxicus* is recognised as being the main agent of ciguateric fish poisoning. Implication of the other species of *Gambierdiscus* in this poisoning remains to be demonstrated.

L'implication des autres espèces de *Gambierdiscus* dans ces intoxications doit encore être démontrée.

Gambierdiscus belizeanus Faust
Plate 9 C

Cells are rounded to obliquely ellipsoidal in apical view and lenticular in ventral view. The thecal surface has deep areolae and is covered with numerous small pores. The cingulum is ascending, short, deep and narrow. Sulcus is deep and short. Thecal plate formula: po, 3' 7'', 6c, 8s, 5 ''', 1p, 2''''. The apical pore plate (po) has a fish hook-shaped pore. The posterior plate 1p is narrow and pentagonal. Numerous small golden-brown chloroplasts are present. Length 53-67 µm, width 54-63 µm.

Les cellules sont rondes à ellipsoïdales en vue apicale et lenticulaires en vue ventrale. La surface thècale est profondément aréolée et couverte de nombreux petits pores. Le cingulum est ascendant, court, profond et étroit. Le sulcus est profond et court. Formule thècale: po, 3', 7'', 6c, 8s, 5''', 1p, 2''''. La plaque porale (po) a un pore en forme de crochet. La plaque postérieure 1p est étroite et pentagonale. De nombreux chloroplastes jaune-bruns sont présents. Longueur 53-67 µm, largeur 54-63 µm.

Remarks: *Gambierdiscus belizeanus* may be confused with *G. toxicus* (see above).

Remarques: *Gambierdiscus belizeanus* peut être confondu avec *G. toxicus* (voir plus loin).

Distribution: Benthic, this species was observed in algal turf samples from Réunion Island only. *Gambierdiscus belizeanus* has been described from a coral reef habitat in Belize (Faust 1995).

Distribution: Benthique, cette espèce a été observée uniquement dans les gazons algaux de l'île de la Réunion. *Gambierdiscus belizeanus* a été décrite depuis les récifs coralliens de Belize (Faust 1995).

Toxicology: Toxic potential is unknown.

Toxicologie: Le potentiel toxique est inconnu.

Gambierdiscus toxicus Adachi et Fukyuo
Plate 9 A, B.

Cells are rounded to obliquely ellipsoidal in apical view and lenticular in ventral view. The thecal surface is smooth and covered with numerous evenly distributed small pores. The cingulum is ascending, deep and narrow. Sulcus is deep and short. Thecal plate formula differs between authors (see Holmes 1998), the most cited being: Po, 3' 7'', 6c, 8s, 5''', 1p, 2''''. The apical pore plate (po) has a fish-hook-shaped pore. The posterior plate 1p is pentagonal. Numerous small yellow-brown chloroplasts are present. Length 45-155 µm, width 42-140 µm.

Les cellules sont rondes à obliquement ellipsoïdales en vue apicale et lenticulaires en vue ventrale. La surface thècale est lisse et couverte de nombreux petits pores relativement bien distribués. Le cingulum est ascendant, profond et étroit. Le sulcus est profond et court. La formule thècale varie selon les auteurs, mais la plus souvent citée est: po, 3', 7'', 6c, 8s, 5''', 1p, 2''''. La plaque porale (po) a un pore en forme de crochet. La plaque postérieure 1p est pentagonale. De nombreux chloroplastes jaune-bruns sont présents. Longueur 45-155 µm, largeur 42-140 µm.

Remarks: *Gambierdiscus toxicus* may be confused with *Ostreopsis lenticularis, G. belizeanus, G. poly-*

Remarques: *Gambierdiscus toxicus* peut être confondue avec *Ostreopsis lenticularis*, *G. belizeanus*,

nesiensis, G. pacificus and *G. australes*. It differs from *Ostreopsis lenticularis* in cell shape in apical view (round and indented in *G. toxicus*). *Gambierdiscus belizeanus* has deep areolae in the thecal surface. The difference between *G. toxicus*, *G. polynesiensis, G. pacificus* and *G. australes* can only be observed using SEM. Chinain *et al.* (1999) described thecal micro-morphology for all the species, differences concern shape of po-plate and the size and shape of the1p-plate. The architecture of the po-plate is triangular in *G. polynesiensis*, four sided in *G. pacificus*, broadly ellipsoid in *G. australes*, *G. toxicus* and *G. belizeanus*, and elongated ellipsoid in *G. yasumotoi*. The shape and size of the 1p plate is broad in *G. toxicus* and *G. polynesiensis*, long and narrow in *G. australes* and *G. yasumotoi* and short and narrow in *G. pacificus* and *G. belizeanus* (Chinain *et al.* 1999).

Distribution: Benthic. First description of this species was from Gambier Island, French Polynesia (Adachi & Fukuyo 1979). *Gambierdiscus toxicus* is common in all tropical regions, associated to macroalgae, algal turf in coral reefs and floating detritus in mangrove ecosystems (Yasumoto *et al.* 1980a, Faust 1996). It is the primary causative agent of ciguateric fish poisoning (CFP).

Toxicology: *Gambierdiscus toxicus* produces ciguatoxins 4A, 4B, and 3C and maitotoxins -1, -2 and -3 (see Lewis, 2001). In the western Indian Ocean region production of CTX-like and MTX-like compounds has been confirmed (Turquet 1997).

G. polynesiensis, *G. pacificus* et *G. australes*. Elle diffère de *Ostreopsis lenticularis* par la forme de la cellule en vue apicale (ronde et indentée chez *G. toxicus*). *Gambierdiscus belizeanus* a de profondes aréoles à la surface de la thèque. Les différences entre *G. toxicus* et *G. polynesiensis*, *G. pacificus*, *G. australes* peuvent être observées uniquement au MEB. Chinain *et al.* (1999) décrivent la micro-morphologie thècale pour toutes les espèces, les différences portant sur la forme de la plaque porale po, ainsi que sur la taille et la forme de la plaque postérieure 1p. L'architecture de la plaque po est triangulaire chez *G. polynesiensis*, à quatre côtés chez *G. pacificus*, légèrement ellipsoïde chez *G. australes*, *G. toxicus* et *G. yasumotoi*. La plaque 1p est large chez *G. toxicus* et *G. polynesiensis*, longue et étroite chez *G. australes* et *G. yasumotoi* et courte et étroite chez *G. pacificus* et *G. belizeanus* (Chinain *et al.* 1999).

Distribution: Benthique. La première observation de cette espèce a été faite aux Gambier, Polynésie Française (Adachi & Fukuyo 1979). *Gambierdiscus toxicus* est commun dans toutes les régions tropicales, associé aux macroalgues, gazons algaux des récifs coralliens et détritus flottants des écosystèmes de mangrove (Yasumoto *et al.* 1980a, Faust 1996). Il est à l'origine de l'intoxication par poissons ciguatériques.

Toxicologie: *Gambierdiscus toxicus* produit les ciguatoxines 4A, 4B et 3C et les maïtotoxines -1, -2 et -3 (voir Lewis 2001). Dans la région occidentale de l'océan Indien, la production de composés de type CTX et MTX a été démontrée (Turquet 1997).

Gambierdiscus yasumotoi Holmes
Plate 9 D-F.

Cells are globular. The shape is circular to ovoid when seen in apical view. The thecal surface is smooth and covered with numerous small pores. The cingulum is median to premedian, deep and narrow. Sulcus is broad and indented. Thecal plate formula: po, 3' 7", 6c, 6s, 5 ''', 1p, 2''''. The apical pore plate (po) has a long fishhook-shaped pore. Numerous small golden-brown chloroplasts are present. Length 43-61 µm, width 38-50 µm.

Remarks: *Gambierdiscus yasumotoi* may be con-

Les cellules sont globulaires. Leur forme est circulaire à ovoïde quand elles sont observées en vue apicale. La surface de la thèque est lisse et couverte avec de nombreux petits pores. Le cingulum est médian à pré-médian, profond et étroit. Le sulcus est large et indenté. Formule thècale : po, 3', 7", 6c, 6s, 5''', 1p, 2''''. La plaque porale (po) a un pore en forme de crochet. De nombreux chloroplastes jaune-bruns sont présents. Longueur 43-61 µm, largeur 38-50 µm.

Remarques: *Gambierdiscus yasumotoi* peut être con-

fused with species of the genus *Coolia* due to its globular cell shape. Differences concern shape and position of the po-plate.

Distribution: Benthic. This species was observed in black sand and algal turf samples from Réunion Island only. *Gambierdiscus yasumotoi* has been described from coral reef habitats in Singapore (Holmes 1998).

Toxicology: *G. yasumotoi* produces a MTX-like compound.

fondu avec les espèces du genre *Coolia* par la forme globulaire de sa cellule. Les différences concernent la forme et la position de la plaque porale po.

Distribution: Benthique, cette espèce a été observée uniquement sur le sable noir et les gazons algaux de la Réunion. *Gambierdiscus yasumotoi* a été décrite dans les habitats coralliens de Singapour (Holmes 1998).

Toxicologie: *G. yasumotoi* produit un composé de type MTX.

Coolia
Plate 9 G, H

The genus *Coolia* is characterised by spherical to subspherical cells, which are not compressed antero-posteriorly. The cingulum is equatorial, narrow and deep. The sulcus is narrow, short and excavated. The apex is dorsally displaced, the antapex is ventrally displaced. The apical pore plate (po) is eccentric, located in the left dorsal part of the epitheca, and has a slit-like pore. The thecal plate formula is: po, 3', 7", 6-7c, 6-8s, 5"', 2"''. The arrangement of the epithecal plates is similar to the genus *Ostreopsis* (see Figs 14 & 15).

The genus occurs exclusively in marine benthic habitats.

Species of *Coolia* are distinguished mainly by morphological and micro-morphological criteria (shape and size of cells, shape and size of thecal plates and pores, size of the apical pore, ornamentation of the thecal surface).

The genus comprises three species: *C. monotis* Meunier, *C. tropicalis* Faust (1995), and the recently described *C. areolata* Ten-Hage, Turquet, Quod et Couté (2000a). All these species have golden-brown chloroplasts.

Remarks: Species of *Coolia* may be confused with *Gambierdiscus yasumotoi*. Differences concern size and shape of the cells and shape and position of the po-plate (elongate and eccentric in *Coolia*, fishhook-shaped in *G. yasumotoi*).

Le genre *Coolia* est caractérisé par des cellules sphériques à sub-sphériques, lesquelles ne sont pas compressées antéro-postérieurement. Le cingulum est équatorial, étroit et profond. Le sulcus est étroit, court et excavé. L'apex est déplacé dorsalement, l'antapex ventralement. La plaque porale (po) est excentrée, située sur la partie dorsale gauche de l'épithèque, et présente un pore en forme de fente. La formule thècale est: po, 3', 7", 6-7c, 6-8s, 5"', 2"''. L'arrangement des plaques de l'épithèque est proche de celui observé chez le genre *Ostreopsis* (voir Figs 14 et 15).

Le genre se rencontre exclusivement dans des habitats benthiques marins.

Les espèces de *Coolia* se distinguent principalement par des critères morphologiques et micro-morphologiques (forme et taille des cellules, forme et taille des plaques thècales et des pores, taille du pore apical, ornementation de la surface thècale).

Le genre comprend trois espèces: *C. monotis* Meunier, *C. tropicalis* Faust (1995) et *C. areolata* récemment décrite par Ten-Hage, Turquet, Quod et Couté (2000a), Les différentes espèces possèdent de nombreux chloroplastes jaune-bruns.

Remarques: Les espèces de *Coolia* peuvent être confondues avec *Gambierdiscus yasumotoi*. Les différences concernent la taille et la forme des cellules, ainsi que la forme et la position de la plaque porale po (allongée et excentrée chez *Coolia*, en forme de crochet chez *G. yasumotoi*).

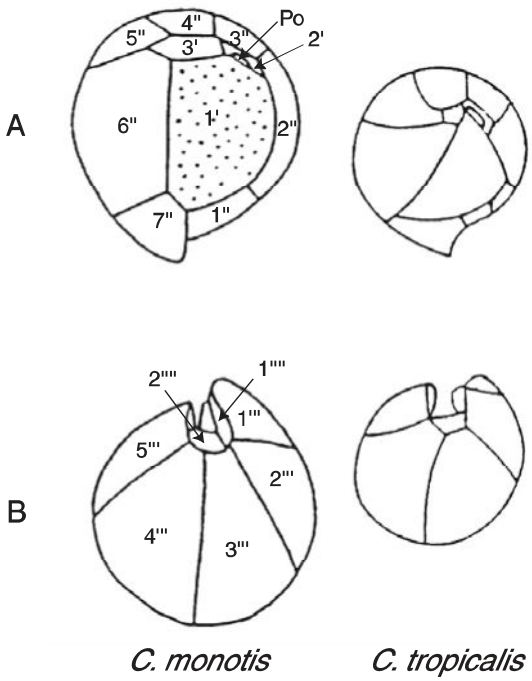


Fig. 14. Plate tabulation of *Coolia*. A: Epitheca, B: hypotheca (from Fukuyo 1981, Faust 1995)

Fig. 14. Tabulation de *Coolia*. A: épithèque, B: hypothèque (d'après Fukuyo 1981, Faust 1995).

Distribution: All species are benthic.

Coolia monotis was observed in algal turf samples from Réunion and Zanzibar. It is has been observed previously in a number of tropical and temperate regions and is probably cosmopolitan.

Coolia tropicalis was seen on algal turf in Réunion Island.

Coolia areolata has been described from Réunion Island material (Ten-Hage *et al.* 2000a).

Toxicology: *Coolia monotis* produces a compound named cooliatoxin (Holmes *et al.* 1995). The toxin potential of the two other species is unknown.

Distribution: Toutes les espèces sont benthiques.

Coolia monotis a été observée sur les gazons algaux de la Réunion et de Zanzibar. Elle a été signalée dans de nombreuses régions tropicales et tempérées et est probablement cosmopolite.

Coolia tropicalis a été observée sur les gazons algaux de la Réunion.

Coolia areolata a été décrite à partir d'échantillons prélevés à la Réunion (Ten-Hage *et al.* 2000a).

Toxicologie: *Coolia monotis* produit un composé nommé cooliatoxine (Holmes *et al.* 1995). Le potentiel de toxicité des deux autres espèces est encore inconnu.

Ostreopsis

Cells of *Ostreopsis* are generally antero-posteriorly compressed. The cell shape is usually ovoidal and pointed ventrally when seen in apical view. The cingulum is equatorial, narrow and deep. The sulcus is very short. Apex is displaced in a dorsal direction. The apical pore plate (po) is eccentric, located in the left dorsal part of the epitheca, and has a slit-like pore. The thecal plate formula is: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. Vp and Rp are two small thecal plates situated ventrally. They are a characteristic of this genus (Faust *et al.* 1996). Arrangement of epithecal plates is similar to the genus *Coolia* (see Figs.

Ostreopsis

Les cellules d'*Ostreopsis* sont généralement compressées antéro-postérieurement. La forme des cellules est couramment ovoïde et pointue ventralement quand elles sont observées en vue apicale. Le cingulum est équatorial, étroit et profond. Le sulcus est très réduit. L'apex est déplacé en direction dorsale. La plaque apicale (po) est excentrée, située sur la partie dorsale gauche de l'épithèque, et montre un pore en forme de fente. La formule thècale est: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. Vp et Rp sont deux petites plaques thècales situées ventralement. Elles sont caractéristiques du genre (Faust *et al.* 1996). La disposition des plaques de l'épithèque

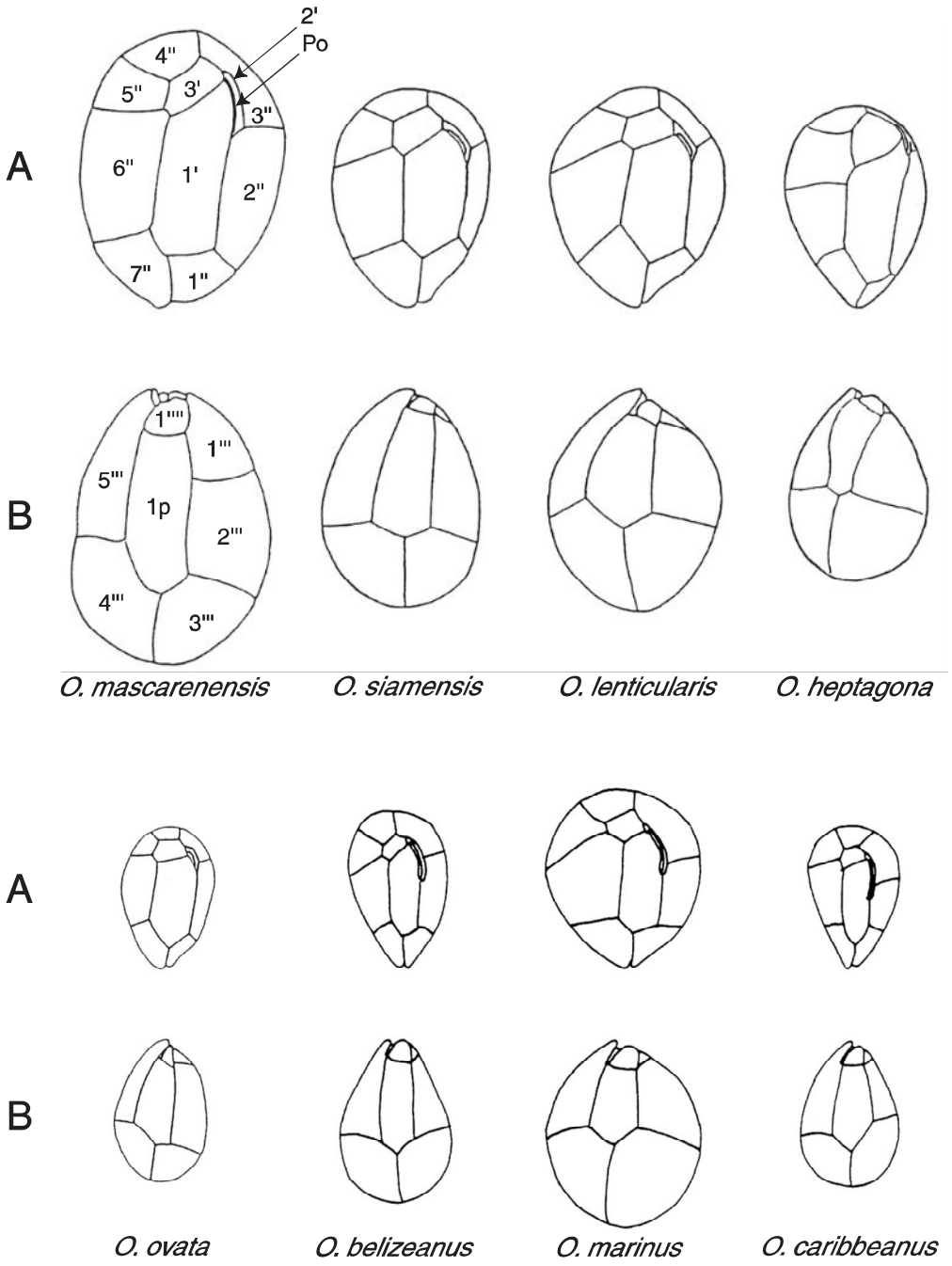


Fig. 15. Plate tabulation of *Ostreopsis* spp. A: epitheca, B: hypotheca (from Fukuyo 1981, Norris *et al.* 1985, Quod 1994, Faust 1999).

Fig. 15. Tabulation de *Ostreopsis* spp. A: épithèque, B: hypothèque (tiré de Fukuyo 1981, Norris *et al.* 1985, Quod 1994, Faust 1999).

14 & 15). Hypothecal plates differ in the presence of the 1p plate in *Ostreopsis*.

The genus is exclusively marine and occurs in benthic or occasionally planktonic habitats.

Species of *Ostreopsis* are distinguished mainly by morphological and micro-morphological criteria (shape and size of cells, shape and size of thecal plates, ornamentation of the thecal surface).

est similaire à celle du genre Coolia (voir Fig. 14 et 15). Les plaques de l'hypothèque diffèrent par la présence d'une plaque 1p chez *Ostreopsis*.

Le genre est exclusivement marin et se rencontre dans des habitats benthiques et occasionnellement planctoniques.

Les espèces d'*Ostreopsis* se distinguent principalement par des critères morphologiques et micro-morphologiques (forme et taille des cellules, forme

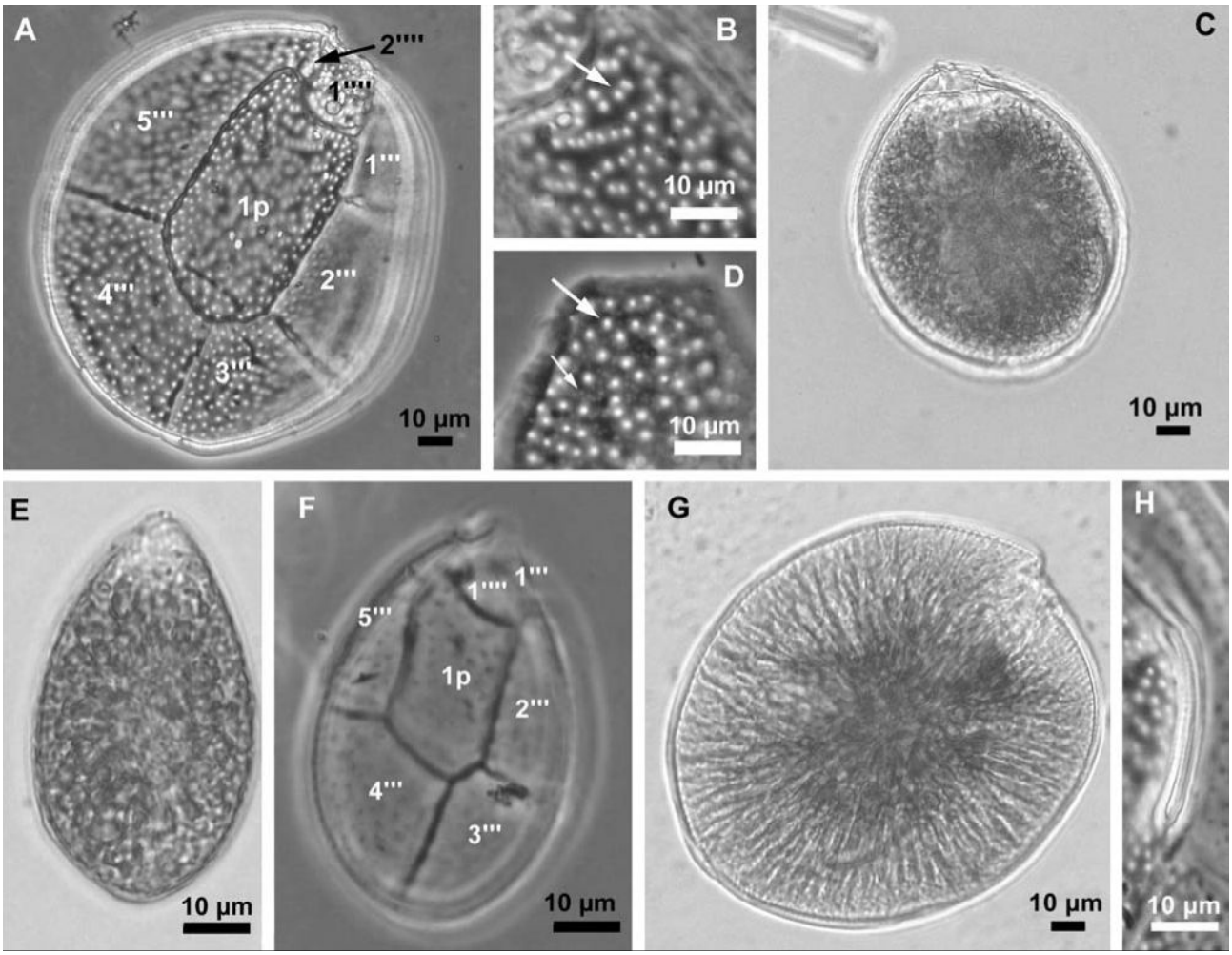


Plate 10. *Ostreopsis*. Figs A & B. *Ostreopsis siamensis* (Grand Bay, Mauritius). Fig. A. Hypothecal plate pattern. Fig. B. Details of 1p-plate in Fig. A. Only one size class of pores (arrow) is present. Figs C & D. *O. lenticularis* (St. Leu, Réunion). Fig. D. Thecal plate details of *O. lenticularis*. Both small and large pore are present (small and large arrows, respectively). Figs E & F. *O. ovata* (St. Leu, Réunion). Fig. E shows a live cell, Fig. F the hypotheca of an empty cell. Fig. G & H. *O. mascarenensis* (St. Leu, Réunion). Fig. G. Live cell. Fig. H. Details of the apical pore.

Planche 10. *Ostreopsis*. Figs A & B. *Ostreopsis siamensis* (Grand Baie, Maurice). Fig. A. Organisation des plaques de l'hypothèque. Fig. B. Détail de la plaque 1p de la Fig. A. Une seule classe de taille de pores est présente (flèche). Figs C & D. *O. lenticularis* (St-Leu, Réunion). Fig. D. Détail de plaque thècale de *O. lenticularis*. De petits et de grands pores sont présents (respectivement petite et grande flèche). Figs E & F. *O. ovata* (St-Leu, Réunion). Fig. E. Une cellule vivante. Fig. F. Hypothèque d'une cellule vide. Figs G & H. *O. mascarenensis* (St-Leu, Réunion). Fig. G. Cellule vivante, Fig. H. Détail du pore apicale.

The genus comprises nine species (see Faust 1999) illustrated in Fig. 15.

et taille des plaques thècales, ornementation de la surface thècale).

Le genre comprend neuf espèces (voir Faust *et al.* 1996) illustrées dans la Fig. 15.

Ostreopsis lenticularis Fukuyo
Plate 10 C, D.

Cells are lenticulate and pointed ventrally in apical view. The thecal surface is smooth and covered with two types of pores (small and large). The thecal plate

Les cellules sont lenticulaires et pointues ventralement en vue apicale. La surface thècale est lisse et couverte de deux catégories de pores (petits et gros). La formule thècale est: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp,

formula is: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. Numerous yellow-brown chloroplasts are present, except in the ventral "beak", which is transparent. Length 65-75 µm, width 57-63 µm.

Remarks: *Ostreopsis lenticularis* may be confused with *Gambierdiscus toxicus* and *O. siamensis*. Differences concern cell shape and the thecal pores. *Ostreopsis lenticularis* is lenticulate and has the same colour as *G. toxicus*, but the ventral area of *O. lenticularis* is pointed. Cells of *O. siamensis* are oblong and covered with one type of pore, visible in the light microscope (Fukuyo 1981).

Distribution: Benthic. This species was only observed in algal turf samples from Réunion Island. *Ostreopsis lenticularis* is common in all tropical regions, associated to various benthic habitats (Faust 1995).

Toxicology: Cultures of *Ostreopsis lenticularis* produces two neurotoxins, ostreotoxin-1 and -3 (Mercado *et al.* 1994, Meunier *et al.* 1997).

Rp, 5''', 1p, 2''''. De nombreux chloroplastes jaune-bruns sont présents, excepté dans la pointe ventrale, laquelle est translucide. Longueur 65-75, µm, largeur 57-63 µm.

Remarques: *Ostreopsis lenticularis* peut être confondue avec *Gambierdiscus toxicus* et *O. siamensis*. Les différences concernent la forme de la cellule et les pores de la thèque. *Ostreopsis lenticularis* est lenticulaire et présente les mêmes couleurs que *G. toxicus*, mais la partie ventrale chez *O. lenticularis* est pointue. Les cellules d'*O. siamensis* sont ovales et couvertes d'une seule catégorie de pores, visibles au microscope photonique (Fukuyo 1981).

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée uniquement sur les gazons algaux de l'île de la Réunion. *Ostreopsis lenticularis* est commun dans toutes les régions tropicales, associé à des habitats benthiques variés (Faust 1995).

Toxicologie: *Ostreopsis lenticularis* produit deux neurotoxines en culture, les ostréotoxine-1 et -3 (Mercado *et al.* 1994, Meunier *et al.* 1997).

Ostreopsis mascarenensis Quod
Plate 10 G, H

Cells are ovate and large in apical view. The thecal surface is smooth and covered with pores containing two small openings. Thecal plate formula: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. Numerous golden colored chloroplasts are present. Length: 155-178 µm. Width: 118-134 µm.

Remarks: *Ostreopsis mascarenensis* is the largest species of the genus (Quod 1994).

Distribution: Necto-benthic, this species was only observed in algal turf and macroalgal samples from Réunion. *Ostreopsis mascarenensis* has been described from other coral reef habitats of the western Indian Ocean. Cells may form blooms (Quod 1994). This species was observed in plankton from Belize (Faust *et al.* 1996).

Toxicology: *Ostreopsis mascarenensis* produces a toxic butanol-soluble compound (Turquet 1997).

Les cellules sont ovales et larges en vue apicale. La surface de la thèque est lisse et couverte de pores possédant deux petites ouvertures. La formule thécale est: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. De nombreux chloroplastes brun-dorés sont présents. Longueur: 155-178 µm. Largeur: 118-134 µm.

Remarques: *Ostreopsis mascarenensis* est la plus grande espèce du genre (Quod 1994).

Distribution: Necto-benthique. Cette espèce a été observée uniquement dans les échantillons de macroalgues et gazons algaux de la Réunion. *Ostreopsis mascarenensis* a été observée dans d'autres écosystèmes coralliens de la région du sud-ouest de l'océan Indien. Cette espèce peut former des efflorescences (Quod 1994). Elle a été observée dans du plancton du Bélize (Faust *et al.* 1996).

Toxicologie: *Ostreopsis mascarenensis* produit un composé toxique soluble dans le butanol (Turquet 1997).

Ostreopsis ovata Fukuyo
Plate 10 E, F

Cells are ovate and pointed ventrally in apical view. The thecal surface is smooth and covered with minute pores (small and large). Thecal plate formula is: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. Numerous light golden colored chloroplasts are present; one or two red-pigmented vacuoles are sometimes situated in the dorsal part of the cell. Length: 47-55 µm. Width: 27-35 µm.

Remarks: *Ostreopsis ovata* is the smallest species of the genus.

Distribution: Necto-benthic, this species was observed in algal turf samples from Réunion and Zanzibar and also in plankton samples from Kenya. *Ostreopsis ovata* is common in all tropical regions, associated with various habitats (Faust 1995), and it was found recently also in plankton in the Mediterranean Sea (Tognetto *et al.* 1995).

Toxicology: *Ostreopsis ovata* produces a toxic butanol-soluble compound (Nakajima *et al.* 1981).

Les cellules sont ovales et pointues ventralement en vue apicale. La surface de la thèque est lisse et couverte de minuscules pores (petits et grands). La formule thècale est: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. De nombreux chloroplastes dorés sont présents, quelquefois une ou deux vacuoles pigmentées de rouge sont situées dans la partie dorsale de la cellule. Longueur: 47-55 µm. Largeur: 27-35 µm.

Remarques: *Ostreopsis ovata* est la plus petite espèce du genre.

Distribution: Necto-benthique. Cette espèce a été observée dans les gazons algaux de la Réunion et de Zanzibar, ainsi que dans des échantillons planctoniques du Kenya. *Ostreopsis ovata* est commune dans toutes les régions tropicales, associée à des habitats variés (Faust 1995), elle a été observée récemment dans du plancton en mer Méditerranée (Tognetto *et al.* 1995).

Toxicologie: *Ostreopsis ovata* produit un composé toxique soluble dans le butanol (Nakajima *et al.* 1981).

Ostreopsis siamensis Schmidt
Plate 10 A, B.

Cells are oblong. The thecal surface is smooth and covered with one type of pores. Thecal plate formula is: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. Numerous yellow-brown chloroplasts are present, except in the ventral "beak", which is transparent. Length: 100 -123 µm. Width: 75-85 µm.

Remarks: *Ostreopsis siamensis* may be confused with *O. lenticularis*. There are differences in cell shape and the thecal pores. *Ostreopsis lenticularis* is lenticulate with two types of pores, observable in the light microscope at high magnification (Fukuyo 1981).

Distribution: Benthic. This species was only observed in algal turf samples from Réunion Island. *Ostreopsis siamensis* is common in all tropical regions, asso-

Les cellules sont ovales. La surface de la thèque est lisse et couverte d'une seule catégorie de pores. La formule thècale est: po, 3', 7'', 6c, 6s?, Vp, Rp, 5''', 1p, 2''''. De nombreux chloroplastes jaune-bruns sont présents, excepté dans la pointe ventrale, laquelle est transparente. Longueur: 100-123 µm. Largeur: 75-85 µm.

Remarques: *Ostreopsis siamensis* peut être confondue avec *O. lenticularis*. Il existe des différences dans la forme des cellules et les pores de la thèque. *Ostreopsis lenticularis* est lenticulaire et possède deux catégories de pores, critère observable au microscope photonique à fort grossissement (Fukuyo 1981).

Distribution: Benthique. Cette espèce a été observée uniquement dans les échantillons de gazons algaux de la Réunion. *Ostreopsis siamensis* est commune dans toutes les régions tropicales, et est associée à

ciated with diverse benthic habitats (Faust 1995).

Toxicology: *Ostreopsis siamensis* produced palytoxin analogues in culture such as ostreocine-D (Usami *et al.* 1995). Following the findings of these toxins, Yasumoto (1998) hypothesised that the genus *Ostreopsis* may be the primary causative agent of clupeotoxin fish poisoning .

Diatoms

Diatoms are characterised by the presence of a cell wall or frustule composed of silica, which is divided into an upper part (epitheca) and lower part (hypotheca). The structure and ornamentation of the frustule are the basis for the classification of diatoms. Presently 10000-12000 species have been described, but it is estimated that there may be about 50000 species, which makes the diatoms one of the largest algal groups (Hasle & Fryxell 1995). They occur in all habitats. The diatoms are divided into two orders: the centric diatoms Biddulphiales with radially symmetric valves, and the pennate forms, Bacillariales with bilaterally symmetrical valves. So far only marine pennate diatoms have been confirmed as being toxic and all but two belong to the genus *Pseudo-nitzschia* (see below).

Pseudo-nitzschia

Species within the genus *Pseudo-nitzschia* can produce the neurotoxin domoic acid, the causative substance of amnesic shellfish poisoining (ASP). *Pseudo-nitzschia* was until recently the only toxic diatom genus known. However, a benthic *Nitzschia*, *N. navis-varingica* has recently been demonstrated to produce domoic acid (Kotaki *et al.* 2000, Lundholm & Moestrup 2000). A culture of *Amphora coffeaeformis* was also shown to produce domoic acid (Maranda *et al.* 1990), though this has not been confirmed in other isolates (Bates *et al.* 1989). Hasle (1993, 1994) reinstated *Pseudo-nitzschia* as a separate genus rather than a section of *Nitzschia*. About 20 *Pseudo-nitzschia* species have been described and 7 of these have been found to be domoic acid producers, however, some have only been shown

divers habitats benthiques (Faust 1995).

Toxicologie: *Ostreopsis siamensis* produit en culture des analogues de la palytoxine comme l'ostreocine-D (Usami *et al.* 1995). Suite à la découverte de ces toxines, l'hypothèse que le genre *Ostreopsis* soit l'agent provoquant des intoxications par les poissons clupéidés a été émise par Yasumoto (1998).

Diatomées

Les diatomées sont caractérisées par la présence d'une paroi cellulaire ou frustule composée de silice, qui est divisée en une partie supérieure (valve supérieure) et une partie inférieure (valve inférieure). La structure et l'ornementation de la frustule sont à la base de la classification des diatomées. Actuellement 10 000 à 12 000 espèces sont décrites, mais leur nombre est estimé à près de 50 000, faisant des diatomées un des groupes d'algue les plus vastes (Hasle & Fryxell 1995). Elles sont présentes dans tous les habitats. Les diatomées sont divisées en deux ordres : les formes centriques, Biddulphiales, avec des valves à symétrie radiaire, et les formes pennées, Bacillariales, dotées des valves à symétrie bilatérale. Seules les diatomées pennées sont connues pour leur toxicité, en particulier deux espèces appartenant au genre *Pseudo-nitzschia* (voir ci-dessous).

Pseudo-nitzschia

Les espèces appartenant au genre *Pseudo-nitzschia* peuvent produire de l'acide domoïque, neurotoxine responsable des intoxications amnésiques par fruits de mer (IAFM ou ASP). *Pseudo-nitzschia* était encore récemment connue pour être le seul genre de diatomées possédant des espèces toxiques. Cependant, une *Nitzschia* benthique, *N. navis-varingica* a été décrite récemment comme productrice d'acide domoïque (Kotaki *et al.* 2000, Lundholm & Moestrup 2000). Une culture d'*Amphora coffeaeformis* a montré aussi la production d'acide domoïque (Maranda *et al.* 1990), bien qu'elle n'ait pas été confirmée dans les autres isolats (Bates *et al.* 1989). C'est Hasle (1993, 1994) qui a rétabli *Pseudo-nitzschia* comme un genre à part entière, plutôt qu'une section de *Nitzschia*. Environ 20 espèces de *Pseudo-nitzschia* ont été décrites dont 7 sont avérées comme productrices d'acide domoïque. Cependant,

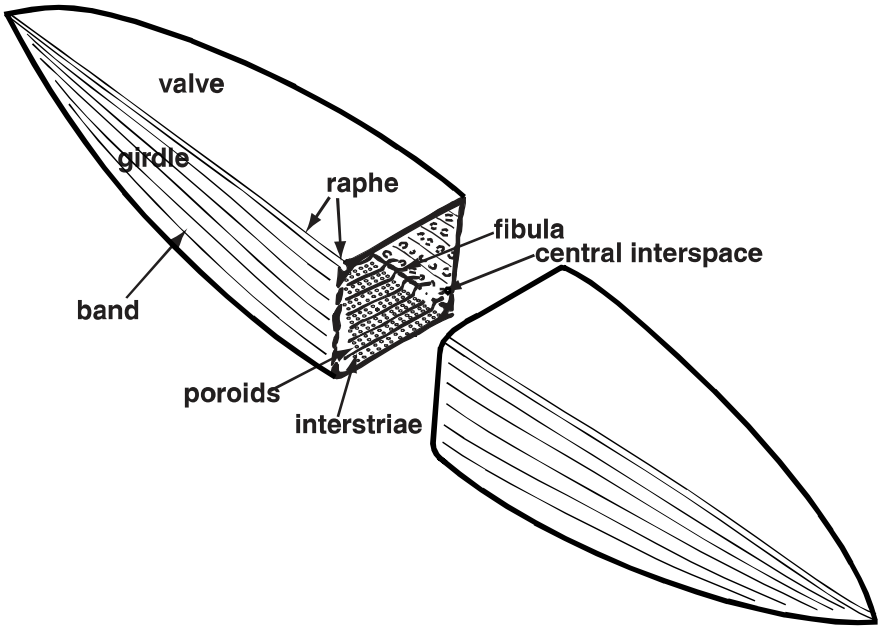


Fig. 16. Frustule of *Pseudo-nitzschia* (redrawn from MacPhee *et al.* 1992)

Fig. 16. Frustule de *Pseudo-nitzschia* (redessiné d'après MacPhee *et al.* 1992) valve = valve, raphe = raphé, band = bande, girdle = ceinture ou cingulum, poroids = poroïdes, fibula = fibule, interstriae = côte transversale, central interspace = nodule central.

to produce domoic acid in culture and a large intraspecific variability in toxin production including non-toxic strains has also been observed (Bates 1998).

The generic characters are: 1) stepped chains formed by overlap of the valve ends, 2) frustules lanceolate or spindle-shaped in valve view, 3) raphe extremely eccentric, and 4) two chloroplasts, one at each end.

Characters used for species identification are: 1) relative length of cell overlap, 2) outline of the valve (symmetric/ asymmetric in valve view), 3) width and length of the valve, 4) shape of the valve ends, 5) presence or absence of a central interspace (central nodule), 6) relative density of interstriae and fibulae, 7) number of rows, relative density, and structure of poroids, 8) structure of striae, and 9) structure of the bands (see Fig. 16 for terminology).

Unfortunately, many of the valve details are too delicate to be visible in the light microscope and identification of *Pseudo-nitzschia* species generally requires the use of electron microscopy. For details on identification of *Pseudo-nitzschia* species, see Skov *et al.* (1999).

quelques-unes ont montré une production d'acide domoïque uniquement en culture. Une importante variation intraspécifique dans la production de toxine, incluant des souches non toxiques, a aussi été observée (Bates 1998).

Les caractères génériques sont : (1) formation de chaînes par recouvrement des parties apicales des valves, (2) frustule lancéolée ou en forme de fuseau en vue valvaire, (3) raphé extrêmement excentré, et (4) deux chloroplastes, un à chaque extrémité.

Les caractères utilisés pour l'identification des espèces sont : (1) longueur relative de l'empiétement cellulaire, (2) contour de la valve (symétrique ou asymétrique en vue valvaire), (3) longueur et largeur de la valve, (4) forme des extrémités valvaires, (5) présence ou absence d'un nodule central, (6) densité relative des côtes transversales et fibules, (7) nombre de rangées, densité relative et structure des poroïdes, (8) structure des stries et (9) structure des bandes (voir Fig. 16 pour la terminologie).

Malheureusement, de nombreux détails de la valve sont trop délicats pour être visibles au microscope photonique, l'identification des espèces de *Pseudo-nitzschia* requiert généralement l'utilisation du microscope électronique. Pour plus de détails sur l'identification des *Pseudo-nitzschia* se reporter à Skov *et al.* (1999).

Pseudo-nitzschia cf. *cuspidata* (Hasle) Hasle
Plate 11 F-J.

Synonym: *Nitzschia cuspidata* Hasle

Cells in valve view lanceolate, tapering towards the valve ends and with somewhat blunt ends. Fibulae visible in the light microscope. Width in valve view about 2 µm. One row of poroids. The number of poroids in one µm is about four. The number of interstriae and fibulae in 10 µm is c. 30 and 18, respectively.

Remarks: The uncertainty of the identification of the present material is due the lack of information on the presence/absence of a central interspace, which is present in *P. cuspidata*.

Distribution: Warm water to temperate regions (Hasle & Syvertsen 1996).

Toxicology: Non-toxic.

Synonyme: *Nitzschia cuspidata* Hasle

Les cellules sont lancéolées en vue valvaire, effilées vers les extrémités et quelquefois épointées. Fibule visible au microscope photonique. Largeur d'environ 2 µm en vue valvaire. Une rangée de poroïdes. Le nombre de poroïdes par µm est d'environ quatre. Le nombre de côtes transversales et de fibules par 10 µm est respectivement de 30 et 18.

Remarques: L'incertitude de l'identification de ce matériel est due au manque d'information sur la présence ou l'absence du nodule central, qui est présent chez *P. cuspidata*.

Distribution: Eaux chaudes et tempérées (Hasle & Syvertsen 1996).

Toxicologie: Non toxique.

Pseudo-nitzschia pungens (Grunov ex Cleve) Hasle
Plate 11 A-E.

Synonym: *Nitzschia pungens* Grunov ex Cleve

Cell shape in valve view is fusiform to linear with pointed ends. The valves are strongly silicified and the interstriae as well as the fibulae and poroids are visible in acid-cleaned material. Width about 4 µm. Two rows of poroids. In the transverse direction there are 3-4 poroids in one µm. The number of interstriae and fibulae is approximately 11-14 and 16-18 per 10 µm, respectively. Central interspace lacking.

Remarks: This species is somewhat similar to *P. australis*, *P. multiseries* and *P. seriata*. However, these species differ by generally having more asymmetrical valves in valve view, and poroids not visible in the light microscope.

Distribution: Cosmopolitan. Neritic.

Synonyme: *Nitzschia pungens* Grunov ex Cleve

Les cellules sont de forme fusiforme à linéaire en vue valvaire avec des extrémités pointues. Les valves sont fortement silicifiées, les côtes transversales ainsi que les fibules et les poroïdes sont visibles dans du matériel nettoyé à l'acide. Largeur d'environ 4 µm. Deux rangées de poroïdes. En direction transversale, il y a 3 à 4 poroïdes pour un µm. Le nombre de côtes transversales et de fibules est approximativement et respectivement de 11 à 14 et 16 à 18 par 10 µm. Absence de nodule central.

Remarques: Cette espèce est quelquefois semblable à *P. australis*, *P. multiseries* et *P. seriata*. Cependant, ces espèces diffèrent par des valves généralement plus asymétriques en vue valvaire, et les poroïdes invisibles au microscope photonique.

Distribution: Cosmopolite. Néritique.

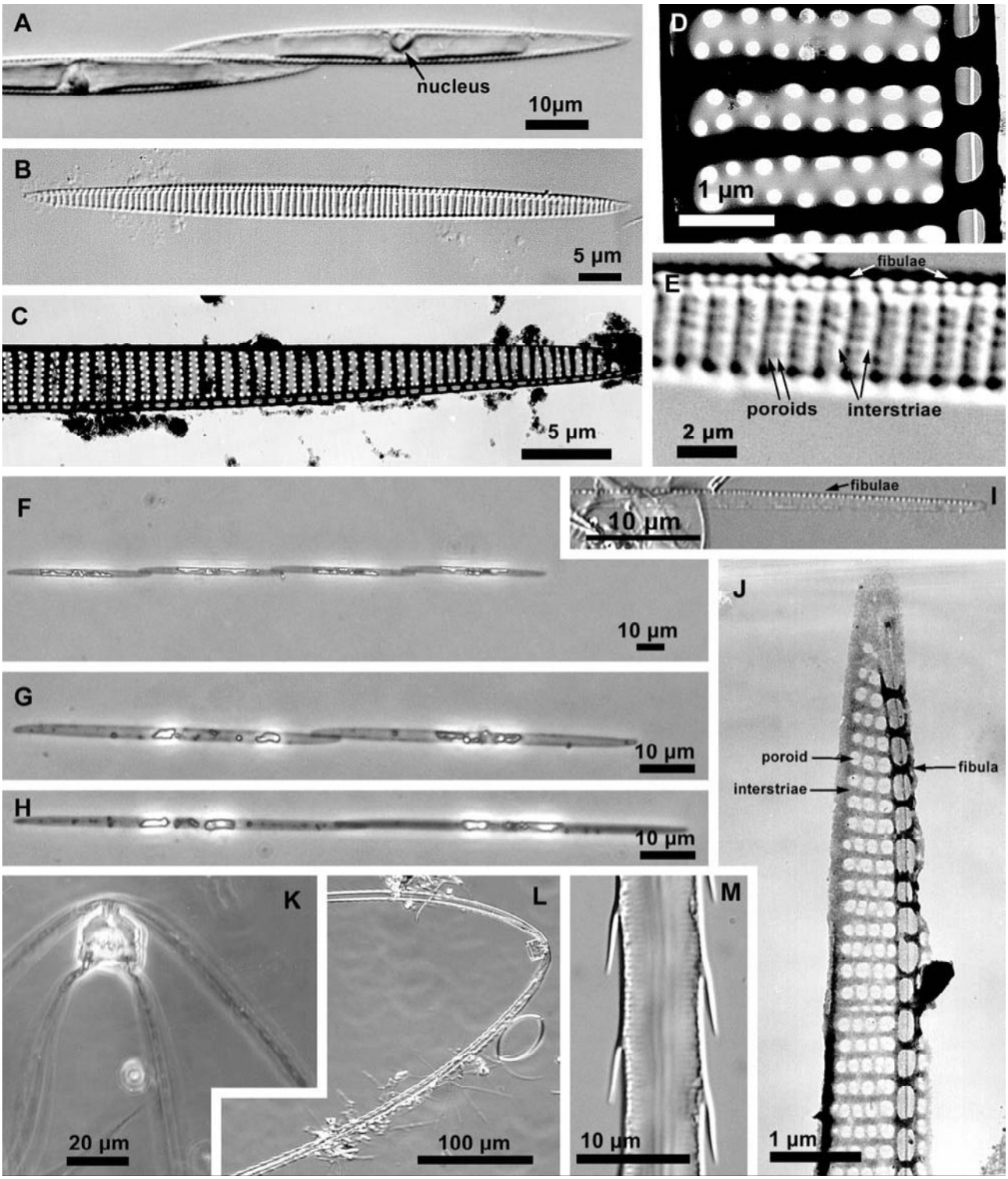


Plate 11. ***Pseudo-nitzschia & Chaetoceros.*** Figs A-E. *Pseudo-nitzschia pungens* (Kilifi, Kenya). Fig. A. Fixed cell, nucleus (n). Figs B & E. Acid-cleaned cells. Interstriae, fibulae and two rows of poroids are visible in the light microscope. Figs C & D. TEM micrographs at lower and higher magnification, respectively. Interstriae, poroids and fibulae are clearly visible. Figs F-J. *Pseudo-nitzschia* cf. *cuspidata* (St. Paul Bay, Réunion). Figs F-I. Light microscopy. Figs F & G. Girdle view. Fig. H. Valve view. Fig. I. Acid-cleaned cell. The fibulae are visible. Fig. J. TEM micrograph. Figs K-M. *Chaetoceros peruvianus*, acid-cleaned material (Possession Bay, Réunion). Fig. M. Spines on a seta.

Planche 11. ***Pseudo-nitzschia & Chaetoceros.*** Figs A-E. *Pseudo-nitzschia pungens* (Kilifi, Kenya). Fig. A. Cellule fixée, noyau (n). Figs B & E. Cellules nettoyées à l'acide. Côte transversale, fibule et deux rangées de poroïdes sont visibles au microscope photonique. Figs C & D. Photographies de MET à respectivement faible et fort grossissement. Côte transversale, poroïdes et fibule sont nettement visibles. Figs F-J. *P.* cf. *cuspidata* (baie de St-Paul, Réunion). Figs F-I. Microscopie photonique. Figs F & G. Vues connectives. Fig. H. Vue valvaire. Fig. I. Cellules nettoyées à l'acide. Les fibules sont visibles. Fig. J. Photographie au MET. Figs K-M. *Chaetoceros peruvianus*, matériel nettoyé à l'acide (Baie de La Possession, Réunion). Fig. M. épines sur une soie.

Toxicology: Domoic acid production has been demonstrated in some New Zealand strains (Rhodes *et al.* 1996), but the species is otherwise generally considered to be non-toxic.

Toxicologie: La production d'acide domoïque a été démontrée chez quelques souches de Nouvelle-Zélande (Rhodes *et al.* 1996), mais autrement cette espèce est généralement considérée comme non toxique.

Chaetoceros

A large genus comprising about 175 described species (Rines & Hargraves 1988). Occurs with a few exceptions only in marine planktonic habitats. It is recognised by the presence of distinct setae or hollow outgrowths of the valve.

Generic characters are: 1) chain formation by setae, 2) two setae per valve, 3) cells more or less rectangular in girdle view, and elliptical in valve view.

Characters used for species identification include: 1) number of chloroplasts, 2) terminal setae different or similar from the other, so-called intercalary setae, 3) shape and size of the aperture (the opening between adjacent cells, 4) height of girdle, 5) direction of the chain(e.g. straight, spiral, or curved), and 6) characteristics of the resting spore (Hasle & Fryxell 1995, Hasle & Syvertsen 1996).

Blooms of species within the subgenus *Phaeoceros*, which comprise large robust chain forming or solitary species with strong spiny setae, have been reported harmful to caged finfish, the spiny setae are believed to injure fish gills (Hasle & Fryxell 1995, Rensel 1995). *Chaetoceros convolutus* and *C. concavicornis* have been reported harmful (Rensel 1993), but other species of this subgenus may have a similar effect.

Chaetoceros

Genre important comprenant environ 175 espèces décrites (Rines & Hargraves 1988). Présent, avec quelques exceptions, uniquement en habitat marin et planctonique. Ils sont reconnaissables par la présence de soies ou d'expansions creuses distinctes sur les valves.

Les caractères génériques sont: (1) colonies dont les cellules sont réunies par leurs soies, (2) deux soies par valves, (3) cellules plus ou moins rectangulaires en vue connective, et elliptiques en vue valvaire.

Les caractères utilisés pour l'identification des espèces sont: (1) nombre de chloroplastes, (2) soies terminales identiques ou différentes des autres, aussi appelées soies intercalaires, (3) taille et la forme du foramen (espace entre deux cellules adjacentes), (4) hauteur de la ceinture, (5) forme des colonies (exp. aplatie, spiralée, contournée), et (6) caractéristiques des spores au repos (Hasle & Fryxell 1995, Hasle & Syvertsen 1996).

Des proliférations d'espèces appartenant au sous-genre *Phaeoceros*, solitaires avec des soies dures et épineuses ou formant des colonies grandes et robustes, ont été signalées comme nuisibles pour les poissons parqués. Les soies épineuses sont connues pour abîmer les branchies de poissons (Hasle & Fryxell 1995, Rensel 1995). *Chaetoceros convolutus* et *C. concavicornis* ont été signalées comme nuisibles (Rensel 1993), mais les autres espèces de ce sous-genre produisent certainement les mêmes effets.

Chaetoceros peruvianus Brightwell
Plate 11 K-M.

Cell solitary. The upper valve is rounded, the lower flat. Setae very long, more than 100 µm with distinct spines. The setae of the upper valve arise from the central part of the valve, abutting each other and thereby forming a groove and/or window between them. They intially run in a 'forward' or pervalvar direction but only for short distance, then make

C'est une cellule solitaire. La valve supérieure est arrondie, l'inférieure plate. Soies très longues, plus de 100 µm avec des épines visibles. Les soies de la valve supérieure sont contiguës et partent de la partie centrale, de ce fait elles forment une cannelure et/ou une fenêtre entre elles. Initialement, elles partent vers « l'avant » ou en direction pervalvaire mais uniquement sur une courte distance, puis se

a sharp turn running in a 'backward' direction. The setae of the lower valve arise inside the valve margin.

Distribution: Warm water to temperate (Hasle & Syvertsen 1996).

Toxicology: No harmful incident has been reported, but *C. peruvianus* may be regarded as potentially harmful due to its morphology.

Haptophytes (Prymnesiophytes)

The haptophytes or prymnesiophytes are generally small unicellular or colony-forming flagellates with two isokont (equal) or anisokont (unequal) flagella. A distinct character is the presence of a flagella-like appendage, the haptonema (in some species it is absent or very reduced). One or two parietal yellow chloroplasts and a large posterior vacuole are usually present. Many species are covered with scales, which may be calcified (coccoliths) or organic. They are a common constituent of the nanoplankton, i.e. cell-size less than 20 µm, in temperate and polar waters. The haptophytes in tropical areas have only been studied in a preliminary way, but there are indications that they may be as abundant here as in temperate and polar regions (Moestrup & Thomsen 1995).

Potentially toxic species have been found within the genera *Chrysochromulina* and *Prymnesium,* and recent findings have revealed that *Phaeocystis pouchetii* may also produce toxic substances (Aanesen *et al.* 1998, Stabell *et al.* 1999).

The haptophytes are relatively easily distinguished from other algal classes in the light microscope, at least in live material. However, species identification is usually based on scale morphology, which requires the use of transmission electron microscopy (TEM).

Prymnesium

Cells of *Prymnesium* have a short haptonema and two heterodynamic flagella, which are subapically inserted in a small depression of the cell. The shape of the cell varies from pyriform to spherical but

dirigent vers « l'arrière ». Les soies de la valve inférieure partent de l'intérieur du manteau.

Distribution: Eaux tempérées à chaudes (Hasle & Syvertsen 1996).

Toxicologie: Aucun incident n'a été rapporté, mais *C. peruvianus* peut être considéré comme potentiellement nuisible vu sa morphologie.

Haptophytes (Prymnesiophytes)

Les haptophytes ou prymnésiophytes sont généralement des petits unicellulaires, solitaires ou formant des colonies, avec deux flagelles isocontes (égaux) ou anisocontes (inégaux). Un des caractères distinctifs est la présence d'un appendice qui ressemble à un flagelle, l'haptonème (chez certaines espèces, il est absent ou très réduit). Un ou deux chloroplastes pariétaux jaunes et une large vacuole postérieure sont la plupart du temps présents. De nombreuses espèces sont recouvertes de petites écailles, qui peuvent être calcifiées (coccolites) ou organiques. Ils sont un élément commun du nanoplancton c. à d. de taille inférieure à 20 µm, des eaux tempérées et polaires. Les haptophytes n'ont été étudiés que de façon sommaire en eaux tropicales, mais les premières observations montraient qu'ils pourraient bien être aussi abondants ici qu'en régions tempérée et polaire (Moestrup & Thomsen 1995).

Les espèces potentiellement toxiques ont été trouvées dans les genres *Chrysochromulina* et *Prymnesium*. Une découverte récente a montré la production de substances toxiques par *Phaeocystis poucechetii* (Aanesen *et al.* 1998, Stabell *et al.* 1999).

Les haptophytes sont relativement faciles à distinguer des autres classes d'algues sous un microscope photonique, tout du moins dans des échantillons vivants. Cependant, l'identification des espèces est habituellement basée sur la morphologie des écailles, nécessitant l'utilisation d'un microscope électronique à transmission (MET).

Prymnesium

Les cellules du genre *Prymnesium* ont un haptonème court et deux flagelles hétérodynames, insérés dans une petite dépression sub-apicale. La forme des cellules varie de pyriforme à sphérique, mais l'extrémité frontale est tronquée obliquement. L'identification

the front end is obliquely truncated. Species identification is based on scale morphology (Moestrup & Thomsen 1995). *P. calathiferum* and *P. nemamethecum* are so far the only species described from fullsalinity waters, *P. saltans*, the type species occurs in fresh water while the other species occurs in brackish waters. *Prymnesium parvum* particularly has been responsible for extensive fish kills in brackish waters (e.g. Moestrup & Larsen 1992). The major toxins appear to be polyethers, termed prymnesins (Igarashi *et al.* 1995), with haemolytic activity that affects the gill tissue of fish and shellfish.

The genera *Prymnesium* and *Chrysochromulina* as presently defined are very similar and closely related. *Prymnesium* cells attach to surfaces, e.g. other algae and are probaly often epiphytic (or attached to the water surface), while *Chrysochromulina* species are pelagic.

des espèces est basée sur la morphologie des écailles (Moestrup & Thomsen 1995). *P. calathiferum* et *P. nemamethecum* sont les seules espèces décrites pour les eaux salées, *P. saltans*, l'espèce type se rencontre en eau douce tandis que les autres espèces sont présentes en eaux saumâtres. *Prymnesium parvum* a été responsable en particulier de mortalités importantes de poissons en eaux saumâtres (cf. Moestrup & Larsen 1992). Les toxines majeures semblent être des polyéthers, appelés prymnésines (Igarashi *et al.* 1995), dont l'activité hémolytique affecte les tissus branchiaux des poissons et bivalves.

Les genres *Prymnesium* et *Chrysochromulina* sont actuellement définis comme très proches et étroitement apparentés. Les cellules de *Prymnesium* sont attachées à des surfaces, comme d'autres algues et donc souvent épiphytiques (ou attachées à la surface de l'eau), tandis que les espèces de *Chrysochromulina* sont pélagiques.

Prymnesium calathiferum Chang et Ryan
Plate 12 A-I.

The cell shape in the present material varies from almost spherical to elongated ovoid. The front end of the cells is obliquely truncated. The haptonema is short, about 2.5 µm. Two chloroplasts are located parietally in the cell. A posterior vacuole is usually present. Longitudinal rows of small but distinct "granules" are located on the cell surface. Two types of organic scales are situated on the outside of the plasmmalemma. The innermost scales are flattened, oval and with concentric fibrils and radial "spokes". They measure about 0.45-0.5 µm in length. The outermost scale type is basket-shaped and measures about 0.53 µm in length.

Remarks: The present material is based on an enrichment culture of a water sample from St-Paul, Réunion, which was subsequently reisolated into a clonal culture. The longitudinal rows of small granules were not included in the original description. However, they may have been overlooked, as they were only visible using high magnification Nomarski microscopy. The material was otherwise in agreement with the original description of Chang and Ryan (1985).

La forme des cellules du présent matériel varie de presque sphérique à ovoïde allongée. L'extrémité frontale des cellules est tronquée obliquement. L'haptonème est court, environ 2,5 µm. La cellule possède deux chloroplastes pariétaux. Une vacuole postérieure est souvent présente. Des bandes longitudinales de « granules » petits mais distincts se trouvent à la surface des cellules. Deux types d'écailles organiques sont situés à l'extérieur du plasmalème. Les écailles les plus centrales sont aplaties, ovales et avec des fibrilles concentriques et des "axes" radiaux. Elles mesurent environ 0,45-0,50 µm de longueur. Les écailles les plus extérieures sont en forme de panier et mesurent environ 0,53 µm de longueur.

Remarques: Le présent matériel concerne un échantillon d'eau de la baie de St-Paul, à la Réunion, enrichie pour la culture, et immédiatement isolé pour une culture clonale. Les bandes longitudinales formées par de petits granules n'apparaissent pas dans la description originale. Cependant, elles ont pu être oubliées, car visibles seulement en utilisant les forts grossissements du microscope Normarski. Le matériel est par ailleurs en accord avec la description originale de Chang et Ryan (1985).

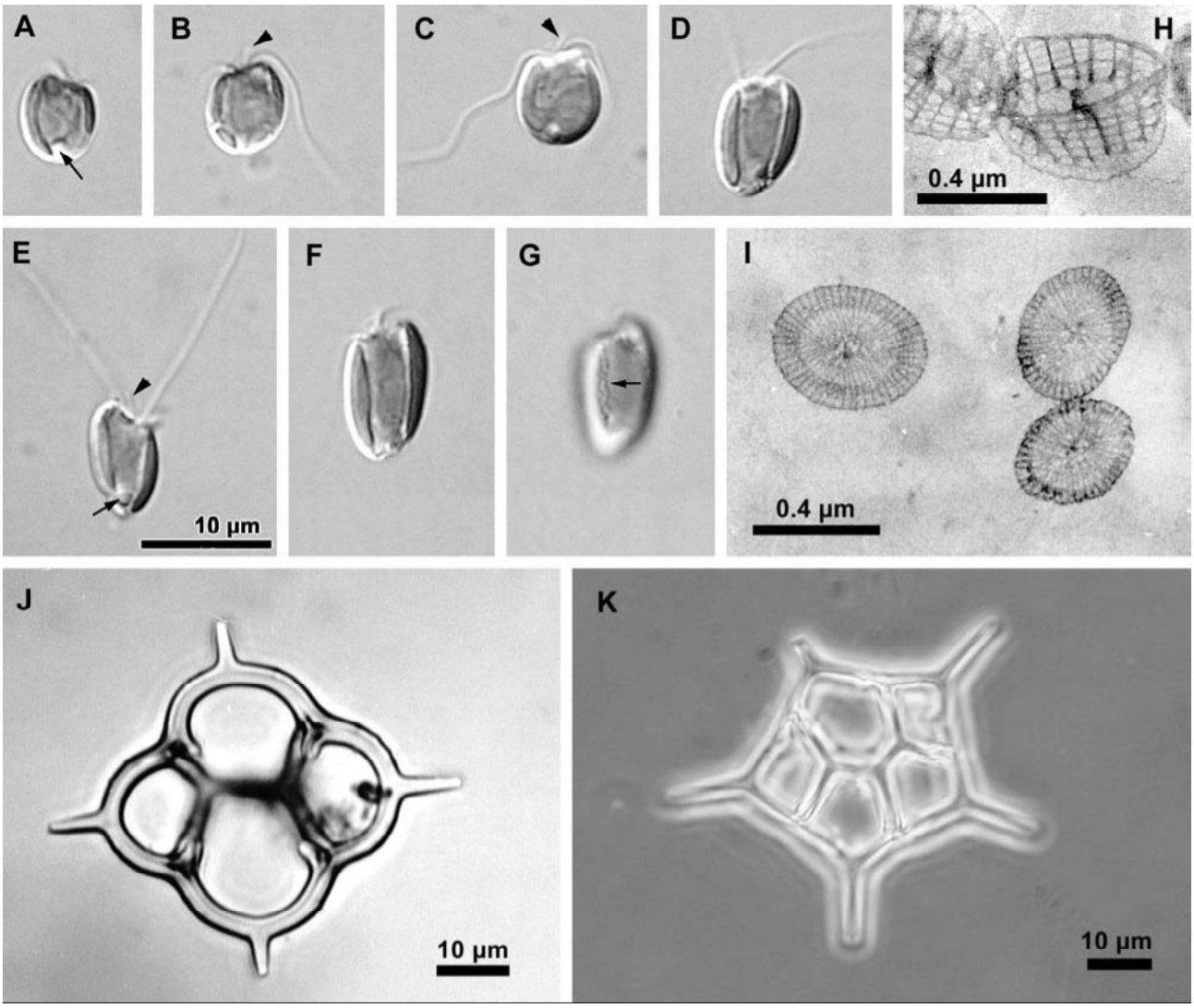


Plate 12. ***Prymnesium & Dictyocha.*** Figs A-I. *Prymnesium calathiferum* (St. Paul Bay, Réunion, culture). Notice the short haptonema (Figs C & E, arrows), the posterior hyaline body (Figs A & E, arrowheads), and the longitudinal rows of small bodies (Fig. G., small arrow). Fig. H. Basket-shaped body scale. Fig. I. Flat-shaped body scales. Fig. J. *Dictyocha fibula*, skeleton (Kilindini, Kenya). Fig. K. *Dictyocha speculum*, skeleton (St. Paul Bay, Réunion).

Planche 12. ***Prymnesium & Dictyocha.*** Figs A-I. *Prymnesium calathiferum* (baie de St-Paul, Réunion, culture). Notez le court haptonème (Figs C & E, flèches), le corps hyalin dans sa partie postérieure (Figs A & E, pointes), et les bandes longitudinales (Fig. G, petite flèche). Fig. H. Écaille en forme de panier. Fig. I. Écaille aplatie. Fig. J. *Dictyocha fibula*, squelette (Kilindini, Kenya). Fig. K. *Dictyocha speculum*, squelette (baie de St-Paul, Réunion).

Distribution: *Prymnesium calathiferum* has previously been described only from New Zealand waters (Chang 1985). However, it has also been observed in Vietnamese waters (Øjvind Moestrup, unpubl. obs.)

Toxicology: *Prymnesium calathiferum* has been shown to be toxic to fish (Chang 1985) but the toxins are unknown. It is suspected to be responsible for fish and shellfish mortalities in New Zealand 1983 (Chang & Ryan 1985).

Distribution: *Prymnesium calathiferum* a été décrit antérieurement uniquement en Nouvelle-Zélande (Chang 1985). Cependant il a été aussi observé dans les eaux vietnamiennes (Øjvind Moestrup, obs. non publiées).

Toxicologie: *Prymnesium calathiferum* a montré une toxicité sur les poissons (Chang 1985) mais les toxines sont inconnues. Il est soupçonné d'être responsable des mortalités de poissons et de coquillages en Nouvelle-Zélande en 1983 (Chang & Ryan 1985).

Silicoflagellates

Silicoflagellates represent a small group of marine flagellates with a world-wide distribution. They are characterised by an external skeleton composed of silica whose shape is used as a specific character. Several life-cycle stages have been observed (Moestrup & Thomsen 1990). The cell has numerous yellow-brown chloroplasts and two unequal flagella, a long hairy anterior flagellum and a very short second flagellum, which in the skeleton-bearing stage is reduced to an internal basal body (Moestrup 1995). Some workers believe that up to 8 extant species occur belonging to 3 genera (Throndsen 1993), while others only accept the existence of 3 extant species, all belonging to genus *Dictyocha* (Moestrup & Thomsen 1990). Several fossil genera are known.

There is no conclusive evidence of toxin production by silicoflagellates. A bloom of the naked stages of *Dictyocha speculum* in Danish waters was associated with the mortalities of caged fish, but toxicity could not be demonstrated under laboratory conditions (Moestrup & Thomsen 1990, Henriksen *et al.* 1993). Blooms of the skeleton-bearing stage have been associated with mortalities of trout and salmon in France and Spain (Erard-Le Denn & Ryckaert 1990, Prego *et al.* 1998). It was suggested that the high density of *D. speculum* skeletons caused gill irritation leading to increased mucus secretion and subsequent asphyxia of the fish.

Silicoflagellés

Les silicoflagellés représentent un petit groupe de flagellés marins ayant une distribution mondiale. Ils sont caractérisés par un squelette externe composé de silice dont la forme est utilisée comme caractère spécifique. Plusieurs stades du cycle cellulaire ont été observés (Moestrup & Thomsen 1990). La cellule a de nombreux chloroplastes jaune-bruns et deux flagelles inégaux, un long flagelle antérieur avec mastigonèmes et un flagelle très court, lequel est réduit à un corpuscule basal interne au stade de développement du squelette (Moestrup 1995). Certains travaux font état de l'existence de 8 espèces regroupées en 3 genres (Throndsen 1993), alors que d'autres admettent l'existence de 3 espèces, toutes regroupées dans le genre *Dictyocha* (Moestrup & Thomsen 1990). Plusieurs genres fossiles sont connus.

Il n'existe pas de preuves de la production de toxines par les silicoflagellés. Une efflorescence de *Dictyocha speculum* au stade initial dans les eaux danoises a été associée à des mortalités de poissons élevés en cages, mais la toxicité n'a pu être démontrée en laboratoire (Moestrup & Thomsen 1990, Henriksen *et al.* 1993). Des efflorescences au stade du squelette ont été associées à des mortalités de truites et de saumons en France et en Espagne (Erard-Le Denn & Ryckaert 1990, Prego *et al.* 1998). On pense qu'une grande densité de squelettes de *D. speculum* peut causer d'importantes irritations des branchies augmentant la sécrétion de mucus et par conséquent l'asphyxie des poissons.

Dictyocha fibula Ehrenberg
Plate 12 J

The skeleton has four arms and four windows. Skeleton size ex. spines: 10-45 µm (about 40 µm in the present material).

Remarks: Only empty skeletons were observed. The naked swimming stages and larger multinucleate unicells have been observed in dense cultures (Valkenburg & Norris 1970).

Distribution: Primarily oceanic. Cosmopolitan.

Toxicology: Non-toxic, but the spiny skeleton may irritate fish gills when present in high concentrations.

Le squelette a quatre bras et quatre fenêtres. Taille du squelette ex. épines: 10-45 µm (environ 40 µm dans le présent matériel).

Remarques: Seuls des squelettes vides ont été observés. Le stade du « nageur nu » et unicellulaire polynucléé a été observé dans des cultures denses (Valkenburg & Norris 1970).

Distribution: principalement océanique. Cosmopolite.

Toxicologie: Non toxique, mais le squelette épineux peut irriter les branchies des poissons quand il est présent en forte concentration.

Dictyocha speculum Ehrenberg
Plate 12 K

Synonyms: *Distephanus speculum* (Ehrenberg) Haeckel

The skeleton consists of a large outer ring and a smaller inner ring, which are interconnected by small bars. The shape of the ring is typically hexagonal but heptagonal and pentagonal rings may occur. Five, six or seven large spines radiate out from the corners of the penta-, hexa-, or heptagon. Additional smaller spines are also present, some of which are inwardly directed. Skeleton size ex. spines: c. 30 µm.

Remarks: A complex life history with alternating stages of typical skeleton-bearing unicells, large multinucleate cells, and a naked unicellular flagellated stage (Henriksen *et al.* 1993).

Distribution: Cosmopolitan.

Toxicology: The naked stage has been suspected to produce ichthyotoxic substances (see Moestrup & Thomsen 1990). However, it was not possible to demonstrate a toxic effect in laboratory experiments, and the fish kills in Danish waters was most likely caused by anoxic conditions (Henriksen *et al.* 1993). The skeleton-bearing stage may cause gill irritation.

Synonyme: *Distephanus speculum* (Ehrenberg) Haeckel.

Le squelette est constitué d'un grand polyèdre extérieur et d'un petit polyèdre intérieur, lesquelles sont interconnectés par de petites barres. La forme des polyèdres est typiquement hexagonale mais des polyèdres heptagonaux et pentagonaux peuvent se rencontrer. Cinq, six ou sept grandes épines rayonnent des coins des penta-, hexa-, ou heptagones. De petites épines additionnelles sont aussi présentes, certaines d'entre elles sont dirigées vers l'intérieur. Taille du squelette sans les épines: 30 µm.

Remarques: Le cycle cellulaire est complexe avec alternance de stades unicellulaires en squelette typique, grandes cellules polynucléés, et un stade unicellulaire flagellé nu (Henriksen *et al.* 1993).

Distribution: Cosmopolite.

Toxicologie: On soupçonne le stade nu de produire des substances ichthyotoxiques (voir Moestrup & Thomsen 1990). Cependant, il n'a pas été possible de démontrer un effet toxique en laboratoire, et les mortalités de poissons dans les eaux danoises ont probablement été causées à la suite de conditions anoxiques (Henriksen *et al.* 1993). Le stade avec squelette peut causer des irritations branchiales.

Cyanobacteria–Blue-green algae

Cyanobacteria have an algal-like morphology and unlike other bacteria are able to perform oxygenic photosynthesis. They are therefore classified under the Botanical Code of Nomenclature as the class Cyanophyceae or the blue-green algae. However, they lack cell organelles such as a nucleus, mitochondria, chloroplasts and the presence of murein in the cell wall reveals their bacterial affinity. They may also be classified after the principles of the International Code of Nomenclature of Bacteria (Skulberg *et al.* 1993). A common classification has not yet been established. Classification of the cyanobacteria is based on morphology and cytological criteria, but

Cyanobactéries – Algues bleues.

Les cyanobactéries ont une morphologie proche des algues « *stricto sensus* » et, contrairement aux autres bactéries, sont capables de photosynthèse aérobie. C'est pourquoi le « Code de la nomenclature botanique » les classes dans la catégories des Cyanophycées ou des Algues bleues. Cependant, elles ne possèdent pas certains organites intracellulaires propres aux eucaryotes tels que : noyau, mitochondrie, chloroplaste. La présence de mureïne dans les parois cellulaires révèle leur affinité bactérienne. On peut aussi les classer selon les principes du « Code de nomenclature des Bactéries » (Skulberg *et al.* 1993). Une classification commune n'existe toujours pas. La classification des cyanobactéries est basée sur des critères morphologiques et cytologiques, mais les

the generic and higher rank separation may not be satisfactory (Skulberg *et al.* 1993, see also Castenholz (1992), for a recent review on cyanobacterial species concepts). An exhaustive reassessment and revision of the cyanobacteria, primarily based on features such as cell morphology, type of cell division, cell structure, structure of the photosynthetic apparatus, has been undertaken by Anagnostidis & Komarek (Anagnostidis & Komárek, 1988, 1991, Komárek & Anagnostidis 1987, 1990).

Several taxa of cyanobacteria are capable of producing toxic substances (see overview of toxins) and particular freshwater species impose a public health risk in drinking water reservoirs (e.g. Falconer 1996). Toxic species are also known from the marine environment. The toxic *Nodularia spumigena* frequently forms blooms in the Baltic, Australian and New Zealand waters. In tropical areas, species of *Trichodesmium* often form blooms, several of these are toxic (see below). *Lyngbya majuscula* may cause skin irritation and forms extensive mats, which may tear off and drift in plankton (Carpenter & Carmichael 1995). Potential toxic species of the genera *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Cylindrospermopsis* and *Oscillatoria* may also be found in neritic marine and brackish habitats.

séparations génériques et de rangs supérieurs ne sont pas satisfaisantes (Skulberg *et al.* 1993, voir aussi Castenholz (1992) pour une revue récente sur le concept spécifique des cynanobactéries).

Un réexamen et une révision exhaustive des cyanobactéries basée principalement sur des critères tels que la morphologie cellulaire, le type de division cellulaire, la structure cellulaire, et la structure de l'appareil photosynthétique ont été entrepris par Anagnostidis et Komàrek (Anagnostidis & Komàrek 1988, 1991, Komàrek & Anagnostidis 1987, 1990).

Plusieurs taxons de cyanobactéries sont capables de produire des substances toxiques (voir synthèse sur les toxines) et en particulier les espèces d'eaux douces, entraînant un risque pour la santé publique quand ils sont présents dans les réservoirs d'eau de boisson (Falconer 1996). Des espèces toxiques existent aussi en environnement marin. L'espèce toxique *Nodularia spumigena* forme fréquemment des efflorescences en mer Baltique, en Australie et en Nouvelle-Zélande. En région tropicale, des espèces de *Trichodesmium* peuvent former des efflorescences, dont plusieurs sont toxiques (voir ci-dessous). *Lyngbya majuscula* peut provoquer des irritations de la peau. Elle forme des tapis importants qui peuvent se détacher puis dériver avec le plancton (Carpenter & Carmichael 1995). D'autres espèces potentiellement toxiques appartenant aux genres *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Cylindrospermopsis* et *Oscillatoria* peuvent aussi apparaître dans des habitats néritiques marins et saumâtres.

Trichodesmium

Species of *Trichodesmium* are characterised by their colonial mode of life, as well as cytological and physiological features such as differentiation along the trichome, ultrastructural properties, phycobilin synthesis, and fatty acid composition (Golubic 1977). Furthermore, the localisation pattern of the nitrogen-fixing enzyme nitrogenase is unique to *Trichodesmium* (Janson *et al.* 1994). Individual trichomes of *Trichodesmium* species may be difficult or impossible to separate from *Oscillatoria* and *Planktothrix* species, and some investigators have placed *Trichodesmium* species in the genus *Oscillatoria* (e.g. Geitlar 1932, Sournia 1968). Recently, Anagnostidis & Komárek (1988) classified *Trichodesmium* in the family Phormidiaceae of the order Oscillatoriales.

Characters used for species identification are: 1) colony shape, 2) trichome diameter, 3) cell length :

Trichodesmium

Les espèces de *Trichodesmium* sont caractérisées par leur mode de vie en colonies, ainsi que par leurs spécificités cytologiques et physiologiques telles que la différenciation le long du trichome, leurs propriétés ultra-structurales, la synthèse de phycobiline, et leurs composition en acide gras (Golubic 1977). De plus, le type de localisation de la nitrogènase, enzyme responsable de la fixation de l'azote atmosphérique, est propre à *Trichodesmium* (Janson *et al.* 1994). Les trichomes individuels des espèces de *Trichodesmium* sont difficiles voire impossibles à séparer des espèces de *Oscillatoria* et de *Planktothrix*, et quelques travaux ont placé les espèces de *Trichodesmium* dans le genre *Oscillatoria* (Geitlar 1932, Sournia 1968). Anagnostidis & Komàrek (1988) ont classé *Trichodesmium* dans la famille des Phormidiaceae, dans la classe des Oscillatoriales.

Les caractères utilisés pour l'identification des

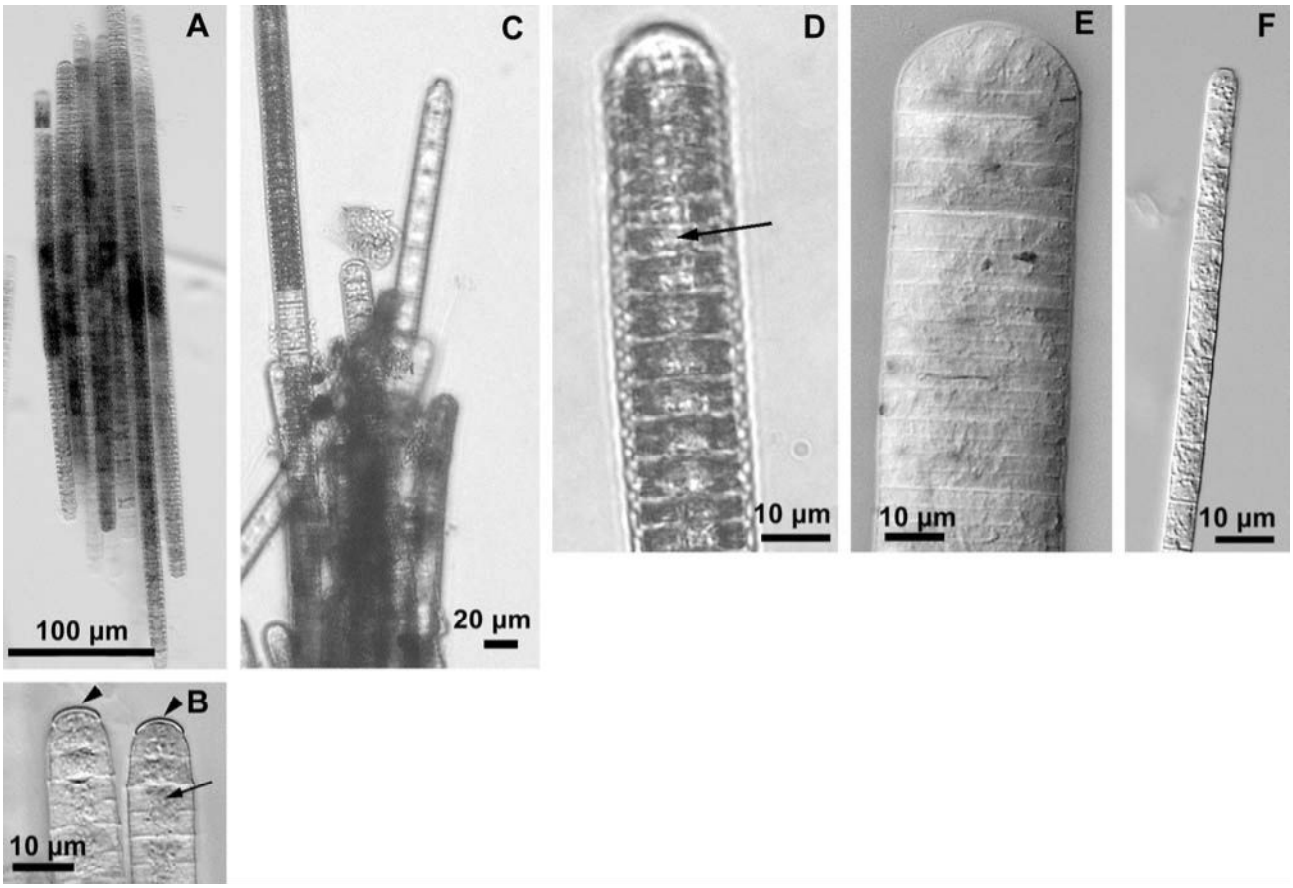


Plate 13. ***Trichodesmium.*** Figs A-D. *Trichodesmium erythraeum* (Figs A & B: Zanzibar, Tanzania, Figs C & D: Nosy-Bé, Madagascar). Notice the calyptra (arrowheads) and the central 'granular' area (arrows). Fig. E. *Trichodesmium contortum*? (Zanzibar, Tanzania), Fig. F. *Trichodesmium* cf. *thibautii* (Zanzibar, Tanzania).

Planche 13. ***Trichodesmium.*** Figs A-D. *Trichodesmium erythraeum* (Figs A & B : Zanzibar, Tanzanie, Figs C & D: Nosy-Bé, Madagascar). Notez la calyptra (tête de la flèche) et la zone centrale "granuleuse" (flèche). Fig. E. *Trichodesmium contortum*? (Zanzibar Tanzanie), Fig. F. *Trichodesmium* cf. *thibautii* (Zanzibar Tanzanie).

cell width ratio 4) position of gas vacuoles (see also Janson *et al.* 1995)

espèces sont: (1) la forme de la colonie, (2) le diamètre du trichome, (3) le ratio longueur/largeur des cellules, (4) la position des vacuoles gazeuses (voir aussi Janson *et al.* 1995).

Trichodesmium contortum? Wille
Plate 13 E

Trichomes wide, more than 30 µm, and cells very short, about 1/8 of the width. Gas vacuoles appear to be randomly distributed. Only individual trichomes observed.

Les trichomes sont larges, plus de 30 µm, et les cellules très courtes, environ 1/8 de la largeur. Les vacuoles gazeuses semblent distribuées au hasard. Seuls des trichomes individuels sont observés.

Remarks: Wille (1904) pointed out that *T. contortum* was constricted at the cross-wall, which is not distinct in the present material. Colonies were not observed in the present material but may comprise

Remarques: Wille (1904) indique que *T. contortum* présente des constrictions au niveau des « jointures » cellulaires, ce qui n'est pas visible dans le présent matériel. L'échantillon observé ne présentait pas de colonies, mais peut contenir des trichomes en

10 mm long rope-like bundles of trichomes (Wille 1904). The material otherwise appears to be in agreement with the description of Wille.

Distribution. Tropical and subtropical waters.

Toxicology. Unknown.

paquets torsadés de 10 mm de long (Wille 1904). Les autres critères observés semblent être en accord avec la description de Wille.

Distribution: Eaux tropicales et sub-tropicales.

Toxicologie: Inconnue.

Trichodesmium erythraeum Ehrenberg ex Gomont
Pl 13 A-D

Colonies consist of straight trichomes with a parallel orientation. The ends of the trichomes may have a cap or calyptra. The central part of the cells has a granular appearance. Cells longer or shorter than wide (Janson *et al.* 1995). Cell width: 11-19 µm.

Remarks. Cells in the present material were considerably shorter than wide. Up to 3.5 times wider than long in material from Madagascar, which furthermore were relatively wide (about 19 µm), but still within the range of previous reports (see Janson *et al.* 1995). Wille (1904) used the central granular layer and the more homogenous outer layer as the distinctive character. It is now evident that the somewhat homogenous cell periphery is due to the presence of gas vacuoles (aerotopes) (e.g Janson *et al.* 1995)

Distribution: Widely distributed in tropical to subtropical waters.

Toxicology: Ciguatoxin-like material has been isolated from *T. erythraeum*, and suggested as the progenitor of the toxins carried by some ciguateric fishes e.g. spanish mackerel *Scomberomorus commersoni* (Endean *et al.* 1993).

Les colonies sont formées de trichomes droits ayant une orientation parallèle. L'extrémité des trichomes peut avoir une capsule ou calyptra. La partie centrale des cellules a une apparence granuleuse. La longueur cellulaire est plus petite que la largeur (Janson *et al.* 1995). Largeur: 11-19 µm.

Remarques: Les cellules du présent matériel sont beaucoup plus petites que larges. Elles sont plus de 3,5 fois plus larges que longues dans l'échantillon de Madagascar, lesquelles sont déjà relativement larges (environ 19 µm), mais restent dans la moyenne des précédentes publications (voir Janson *et al.* 1995). Wille (1904) utilise la couche granuleuse centrale et la couche extérieure plus homogène comme caractères distinctifs. Il est maintenant évident que l'homogénéité de certaines cellules périphériques est due à la présence de vacuoles gazeuses (aréotopes) (voir Janson *et al.* 1995).

Distribution: largement distribuée dans les eaux tropicales et sub-tropicales.

Toxicologie: Un composé proche de la ciguatoxine a été isolé de *T. erythraeum*, suggérant que l'espèce peut être à l'origine des toxines présentes chez certains poissons ciguatériques comme le maquereau espagnol *Scomberoromorus commersoni* (Endean *et al.* 1993).

Trichodesmium cf. *thibautii* Gomont
Plate 13 F

Trichomes narrow, about 5 µm wide. Individual cells quadratic or up 2 times longer than wide. Gas vacuoles appear to be randomly distributed. No information on colony shape as only individual trichomes were observed in material from Zanzibar.

Les trichomes sont étroits, environ 5 µm de largeur. Les cellules individuelles sont quadratiques ou plus de 2 fois plus longues que larges. Les vacuoles gazeuses sont distribuées aléatoirement. Aucune information sur la forme des colonies, car seuls

Remarks: Based on trichome width and cell length, this species may either be *Trichodesmium tenue* or *T. thibautii*. However, according to Wille (1904) cells of *T. tenue* usually have thick cell walls, which is not apparent in the present material. It therefore seems more likely that it represents loose trichomes of *T. thibautii*. Colony shape of *T. thibautii* is usually a compact cylinder (sometimes spherical) of intertwined trichomes, in contrast to the parallel orientation of *T. erythraeum* (Janson *et al.* 1995). Wille (1904) speculated that the "stickiness" of the mucilage, which keeps the trichomes together, might be weaker in *T. thibautii*, as single trichomes were often encountered of this species. The colony shape of *T. tenue* may be spherical ("strahlenförmig") or consists of long rope-like bundles of trichomes (Wille 1904). Sournia (1968) considered the two species to be synonymous.

Distribution: *T. thibautii* and *T. tenue* are widely distributed in tropical and subtropical waters.

Toxicology: A neurotoxic factor, similar in action to anatoxin-a but different from anatoxin-a(s), has been found in samples dominated by *Trichodesmium thibautii* (Hawser *et al.* 1991) and has also been shown to be toxic to calanoid and cyclopoid copepods (Hawser *et al.* 1992).

des trichomes individualisés ont été observés dans l'échantillon de Zanzibar.

Remarques: Au vu de la largeur des trichomes et de la longueur cellulaire, cette espèce peut être soit *Trichodesmium tenue* soit *T. thibautii*. Cependant, en accord avec Wille (1904) les cellules de *T. tenue* ont normalement une paroi cellulaire épaisse, non visible sur le présent matériel. Elle est par conséquent plus proche des trichomes libres de *T. thibautii*. Les colonies de *T. thibautii* ont généralement la forme d'un cylindre compact (parfois sphérique) composées de trichomes entremêlés, à l'inverse des trichomes tous orientés parallèlement de *T. erythraeum* (Janson *et al.* 1995). Wille (1904) pensait que le caractère « collant » du mucilage, retenant les trichomes ensemble, pourrait être plus faible chez *T. thibautii*, car les trichomes individuels se rencontrent plus souvent chez cette espèce. La forme de la colonie de *T. tenue* peut être sphérique (« strahlenförming ») ou consister en de longs paquets de trichomes entrelacés (Wille 1904). Sournia (1968) considère ces espèces comme identiques.

Distribution: *T. thibautii* et *T. tenue* sont largement répandues dans les eaux tropicales et sub-tropicales.

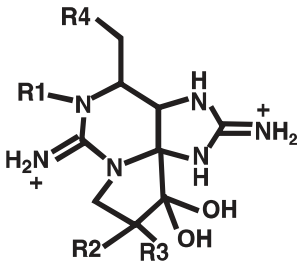
Toxicologie: Un composé neurotoxique, d'activité proche mais différente de l'anatoxine-a, a été trouvé dans des échantillons dominés par *Trichodesmium thibautii* (Hawser *et al.* 1991). Il a aussi démontré sa toxicité sur les copépodes calanoïdes et cyclopoïdes (Hawser *et al.* 1992).

Algal toxins– a brief overview

The following is a brief outline of the major types of algal toxins, their mode of action and symptomology. For a more detailed treatment of toxin chemistry, analysis, and toxicity see e.g. Falconer, I.R. (ed.), 1993: *Algal toxins in seafood and drinking water* and Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M. & Cembella, A.D. (eds.) 1995: *Manual on harmful marine microalgae*.

Toxines algales – brève synthèse

Ce paragraphe synthétise les grandes lignes des principaux types de toxines algales, leur mode d'action et la symptomatologie. Pour plus de détails sur la chimie des toxines, leur analyse et leur toxicité voir par exemple Falconer, I.R. (ed.), 1993: *Algal Toxins in Seafood and Drinking Water* et Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds) 1995: *Manual on Harmful Marine Microalgae*.



R1	R2	R3	Carbamate toxins	N-Sulfocarbamoyl toxins	Decarbamoyl toxins
H	H	H	STX	B1	dc-STX
OH	H	H	NEO	B2	dc-NEO
OH	H	OSO_3^-	GTX I	C3	dc-GTX I
H	H	OSO_3^-	GTX II	C1	dc-GTX II
H	OSO_3^-	H	GTX III	C2	dc-GTX III
OH	OSO_3^-	H	GTX IV	C4	dc-GTX IV

R4: H_2N O O

R4: O_3S^- H N O− O

R4: HO−

Fig. 17. Structure of PSP-toxin. STX is saxitoxin (redrawn from Sullivan 1993).

Fig. 17. Structures des toxines PSP. STX = saxitoxine (redessiné de Sullivan 1993).

Toxins affecting human health

PSP – paralytic shellfish poisoning

Chemistry: The PSP toxins are water-soluble tetrahydrapurine derivatives, which may be divided into three groups: a) the highly potent carbamate toxins (e.g. saxitoxin, neosaxitoxin, gonyautoxins), b) the weakly toxic N-sulfocarbamoyl toxins and c) decarbamoyl analogoues of intermediate toxicity. About 20 naturally occurring derivatives have so far been described (Cembella *et al.* 1995) (Fig. 17). The toxicity and/ or toxin profile of shellfish depends on the strain of dinoflagellate and shellfish species, as well as the time between exposure to the toxins and sampling (Sullivan 1993).

Mode of action: PSP toxins selectively block the voltage gated Na^+-channels present in excitable cells like muscle and nerve cells. Depolarisation of the membrane potential and the propagation of the action potentials, a neccessity for conduction of nerve impulses and muscle contraction, are thereby inhibited.

Symptoms: The peripheral nervous system is particularly affected. Typical symptoms are paraesthesia,

Toxines affectant la santé humaine

PSP ou IPFM – Intoxication paralytique par les fruits de mer

Chimie: Les toxines PSP sont des dérivés hydrosolubles de tétrahydropurine, qui peuvent êtres divisés en trois groupes : (a) les carbamates, les plus puissantes (ex. saxitoxine, néosaxitoxine, gonyautoxine), (b) les N-sulfocarbamoyl faiblement toxiques, et (c) les dérivés décarbamoyl de toxicité intermédiaire. Environ 20 dérivés d'origine naturelle ont été décrits (Cembella *et al.* 1995) (Fig. 17). La toxicité et/ou le profil toxinique des coquillages dépendent de la souche de dinoflagellés et de l'espèce de coquillage, ainsi que du temps entre l'exposition à la toxine et l'échantillonnage (Sullivan 1993).

Mode d'action: Les toxines PSP bloquent de manière sélective les canaux Na+ présents sur les cellules excitables comme les cellules nerveuses et musculaires. La dépolarisation du potentiel membranaire et la propagation du potentiel d'action, nécessaires à la conduction des influx nerveux et à la contraction musculaire, sont de ce fait inhibées.

Symptômes: Le système nerveux périphérique est particulièrement affecté. Les symptômes types sont paresthésies, engourdissements, faiblesses musculaires, difficultés à respirer et, dans les cas sévères,

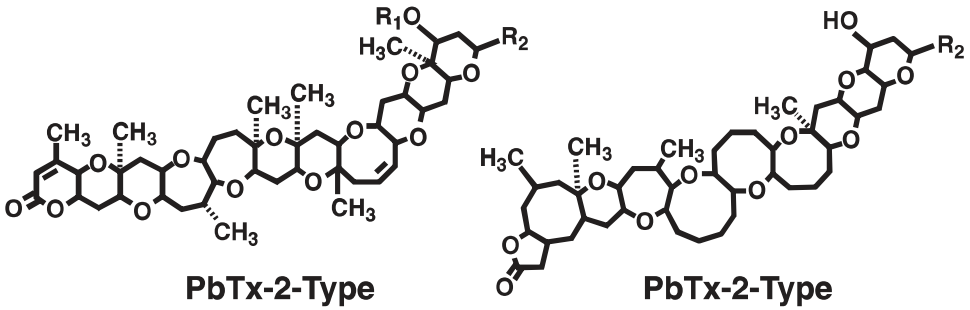


Fig. 18. Structure of the brevetoxins (redrawn from Baden & Trainer 1993).

Fig. 18. Structures des brévétoxines (redessiné de Baden & Trainer 1993).

numbness, muscular weakness, respiratory distress and, in severe cases, muscular paralysis leading to death by asphyxiation (Kao 1993).
Causative algae: *Alexandrium* spp., *Gymnodinium catenatum*, *Pyrodinium bahamense*, and certain cyanobacteria (e.g. *Anabaena* spp.).

NSP –neurotoxic shellfish poisoning

Chemistry: The toxins involved are brevetoxins. These are lipid-soluble ladder-frame polyethers composed of ether rings linked in a ladder frame structure (e.g. Wright & Cembella 1998). Nine types of brevetoxins are known, derived from two structural types (Baden & Trainer 1993) (Fig. 18).
Mode of action: Contrary to the saxitoxins brevetoxins induce a channel-mediated Na^+ ion influx leading to depolarisation of nerve and muscle cells (Baden & Trainer 1993).
Symptoms: Generally the intoxication is not as serious as the PSP toxins. Symptoms are very similar to ciguatera intoxication (see below), and may include temperature reversal sensations, gastrointestinal, and cardiovascular effects (Steidinger & Baden 1984). Toxins trapped in aerosols formed during a bloom may also cause respiratory distress (Pierce *et al.* 1990)
Causative alga: *Karenia brevis*.

Ciguatera

Chemistry: The toxins involved are the ciguatoxins (CTX). This is a family of heat-stable, lipid-soluble cyclic polyethers (e.g. Lewis 2001) (Fig. 19). More than 20 types of ciguatoxins are known and vary

des paralysies musculaires pouvant entraîner la mort par asphyxie (Kao 1993).
Algues responsables: *Alexandrium* spp., *Gymnodinium catenatum*, *Pyrodinium bahamense* et certaines cyanobactéries (ex. *Anabaena* spp.).

NSP ou INFM – Intoxication neurologique par les fruits de mer

Chimie: Les toxines responsables sont les brévétoxines. Ce sont des polyéthers liposolubles composés de cycles éthers liés par une structure en échelle (Wright & Cembella 1998). On connaît neuf types de brévétoxines, dérivés de deux types structurels. (Baden & Trainer 1993) (Fig. 18).
Mode d'action: Contrairement aux saxitoxines, les brévétoxines activent les canaux Na+ voltage-dépendants. Elles dépolarisent les cellules nerveuses et musculaires (Baden & Trainer 1993).
Symptômes: Généralement cette intoxication n'est pas aussi sévère que les PSP. Les symptômes sont très proches de l'intoxication ciguatérique (voir ci-dessous), et peuvent inclure des inversions de sensation à la température, des signes gastro-intestinaux et cardiovasculaires (Steidinger & Baden 1984). Les toxines libérées après la mort cellulaire et emportées par les embruns formés au cours d'une prolifération peuvent entraîner des difficultés respiratoires (Pierce *et al.* 1990).
Algue responsable: *Karenia brevis*.

Ciguatéra

Chimie: Les toxines responsables sont les ciguatoxines (CTX). C'est une famille de polyéthers polycycliques liposolubles et thermostables (Lewis 2001) (Fig. 19). On connaît plus de 20 types différents de ciguatoxines. Elles varient en fonction de l'origine

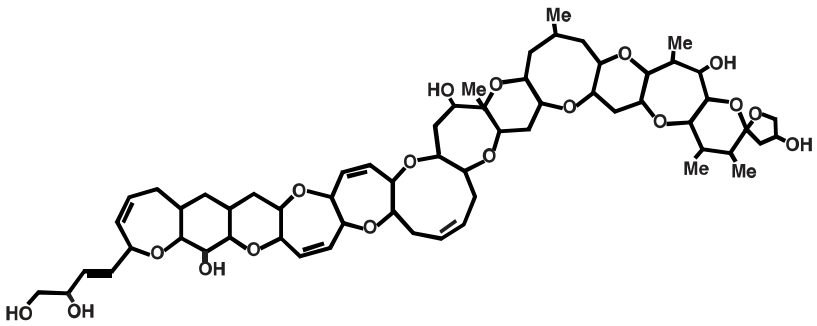


Fig. 19. Structure of ciguatoxin (CTX-1B) (redrawn from Murata *et al.* 1986).

Fig. 19. Structure de la ciguatoxine (CTX-1B) (redessiné de Murata et al. 1986).

with geographical origin and fish species. Some are endemic.

Mode of action: Ciguatoxins are the most potent sodium channel toxins known. They activate voltage sensitive sodium channels.

Symptoms: Symptoms include a combination of more than 30 gastrointestinal, neurological and generalised disturbances (Gillespie *et al.* 1986 ; Quod & Turquet 1996). The most typical include temperature reversal sensations, paresthesia, pruritus, asthenia (profound feeling of weakness) associated with gastrointestinal disturbances. The onset of poisoning varies from 30 minutes to more than 72 hours after ingestion of toxins. The severity of ciguatera symptoms reflects a combined influence of ingested dose, toxin profiles and individual susceptibility.

Causative algae: *Gambierdiscus toxicus*

Maitotoxins

Some cases of ciguatera are due to consumption of toxic viscera of herbivorous fish. Toxin isolated from these toxic meals is maitotoxin (MTX) (Fig. 20). This type of poisoning has been observed in French Polynesia (Bagnis *et al.* 1992) due to local food practices. MTX is a water-soluble polyether toxin that enhances calcium flow into cells. It accumulates in the viscera of herbivorous species.

Symptoms: Similar to ciguatera, but without gastrointestinal disturbances and general weakness.

Causative alga: *Gambierdiscus toxicus*.

Clupeotoxication

Chemistry: The toxins involved are the clupeotox-

géographique et de l'espèce de poisson. Certaines sont endémiques.

Mode d'action: Les ciguatoxines sont les toxines connues les plus actives sur les canaux Na+. Elles activent les canaux Na+ voltage-dépendants.

Symptômes: Les symptômes incluent une combinaison de plus de 30 signes gastro-intestinaux, neurologiques et généraux (Gillespie *et al.* 1986, Quod & Turquet 1996). Les plus typiques sont l'inversion de sensation à la température, les paresthésies, le prurit, l'asthénie (profonde fatigue générale) associées à des signes gastro-intestinaux. Le délai d'apparition des premiers signes varie de 30 minutes à plus de 72 heures après l'ingestion de toxines. La sévérité des symptômes de la ciguatéra est fonction d'une combinaison entre la dose ingérée, le profil toxinique et la susceptibilité individuelle.

Algue responsable: *Gambierdiscus toxicus*.

Maïtotoxines

Certains cas de ciguatéra sont dus à la consommation de viscères de poissons herbivores. La toxine repérée dans ces aliments toxiques est la maïtotoxine (MTX) (Fig. 20). Ce type d'intoxication a été observé en Polynésie Française (Bagnis *et al.* 1992) à cause de coutumes alimentaires. La MTX est une toxine polyétherée hydrosoluble qui active l'entrée du calcium dans les cellules. Elle est accumulée dans les viscères des espèces herbivores.

Symptômes: Proche de ceux de la ciguatéra, sans les signes gastro-intestinaux et la fatigue générale.

Algue responsable: *Gambierdiscus toxicus*.

Clupéotoxisme

Chimie: Les toxines mises en cause sont les clupéo-

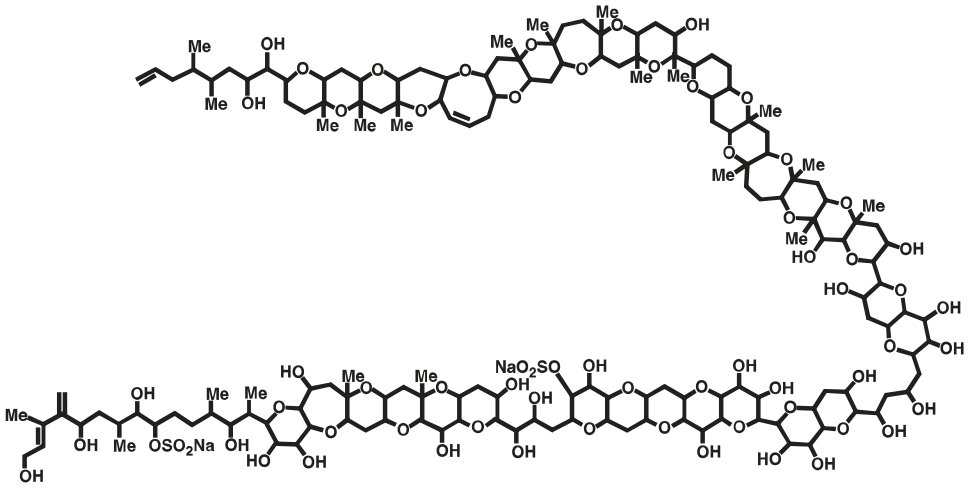


Fig. 20. Structure of maitotoxin (MTX-1) (redrawn from Murata *et al.* 1993).

Fig. 20. Structure de la maïtotoxine (MTX-1) (redessiné de Murata *et al.* 1993).

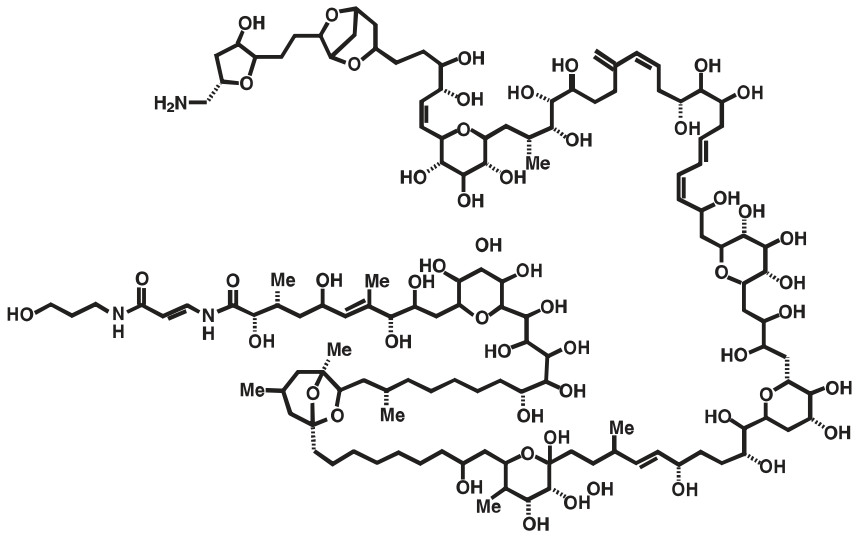


Fig. 21. Structure of palytoxin (redrawn from Moore *et al.* 1982)

Fig. 21. Structure de la palytoxine (redessiné de Moore et al. 1982).

ins, putative analogues of palytoxin (PTX) (Onuma *et al.* 1999). PTX is water soluble and one of the best known natural products. It is a large and complex molecule (Fig. 21). PTX and/or analogues have been found in a wide variety of marine organisms.

Mode of action: Unknown for clupeotoxin. PTX acts on membrane depolarisation, Na^+ or Ca^{2+} influx, arachidonic acid release stimulation, neurotransmitter release stimulation, Na^+/K^+-ATPase inhibition and is tumor promoting (Yasumoto & Murata 1993).

Symptoms: Gastrointestinal symptoms with uncontrollable vomiting and diarrhoea, associated with paresthesia of extremities, delirium and sometimes pruritus. Death may occur in severe cases, associated with persistence of digestive symptoms. The onset of poisoning is less than 1 hour after ingestion of toxins. Some consumers have related a "bitter" taste of toxic fish.

Causative algae: Species of the genus *Ostreopsis* are suspected (Yasumoto 1998).

toxines, analogues de la palytoxine (PTX) (Onuma *et al.* 1999). La PTX est un des produits naturels hydrosolubles les mieux connus. C'est une grande molécule de structure complexe (Fig. 21). La PTX et/ou ses analogues ont été retrouvés dans de nombreux organismes marins.

Mode d'action: Inconnu pour la clupéotoxine. La PTX agit sur la dépolarisation membranaire, les influx Na^+ et Ca^{++}, stimule la libération d'acide arachidonique, stimule la libération de neurotransmetteurs, inhibe l'ATPase-Na^+/K^+. C'est également un promoteur tumoral (Yasumoto & Murata 1993).

Symptômes: Symptômes gastro-intestinaux avec des vomissements et diarrhées incoercibles, associés à une paresthésie des extrémités, un délire et quelquefois un prurit. La mort peut survenir dans les cas sévères, associée à la persistance des signes digestifs. Le délai d'apparition des premiers signes est inférieur à 1 heure après l'ingestion de toxines. Certains consommateurs ressentent un goût « amer » lors de la consommation de poissons toxiques.

Algues responsables: Les espèces du genre *Ostreopsis* sont soupçonnées (Yasumoto 1998).

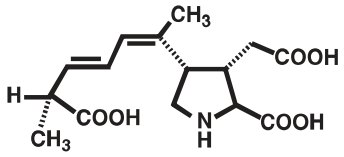


Fig. 22. Structure of domoic acid (redrawn from Wright & Quilliam 1995)

Fig. 22. Structure de l'acide domoïque (redessiné de Wright & Quilliam 1995).

ASP –amnesic shellfish posisoning

Chemistry: The toxin that causes ASP, domoic acid, is a water-soluble amino acid belonging to a group called the kainoids, named after the original member of the group, the neurotoxic amino acid kainate (Wright & Quilliam 1995) (Fig. 22).
Mode of action: Domoic acid is a strong agonist (competitor) to glutamate and causes nerve cell death by overstimulation of glutamate receptors in the brain, particular the hippocampus, which is the part of the brain concerned with the memory (Debonnel *et al.* 1989, Skov *et al.* 1999).
Symptoms: Gastrointestinal effects such as nausea, vomiting, gastric bleeding and diarrhoea, and neurological effects, which may include dizziness, confusion, weakness, lethargy, coma, seizures, and permanent loss of short term memory (Wright & Quilliam 1995).
Causative algae: *Pseudo-nitzschia* spp., *Nitzschia navis-varingica* (Lundholm & Moestrup 2000), and *Amphora coffeaeformis* (Maranda *et al.*1990).

DSP-diarrhetic shellfish poisoning

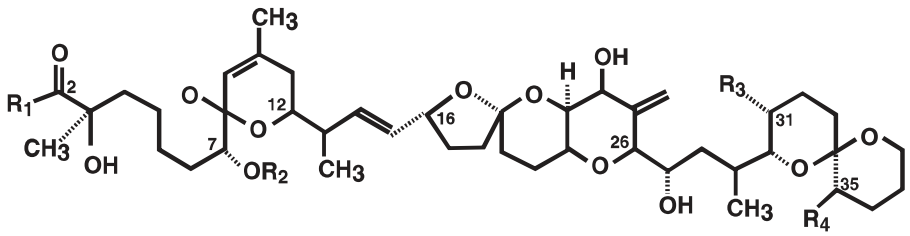
Chemistry: The toxins associated with DSP comprises a group of cyclic polyether compounds, okadaic acid (OA) and dinophysistoxins 1 to 3 (DTX-1 to DTX-3) (Fig. 23). DTX-3 has only been isolated from shellfish tissue. The pectenotoxins (macrocyclic polyether lactones) as well as yessotoxin (a fused polyether) are sometimes included in the DSP-complex of toxins, but they do not cause diarrhoea. However, there are some reports that they may be hepatotoxic (Quilliam & Wright 1995).
Mode of action: Okadaic acid and dinophysistoxin are potent inhibitors of cell phosphatases (PP1 & PP2A), a group of enzymes essential for many important metabolic processes within the cell. It has been suggested that okadaic acid causes diarrhetic

ASP ou IAFM – Intoxication amnésique par les fruits de mer

Chimie: La toxine responsable des ASP, l'acide domoïque, est un acide aminé hydrosoluble appartenant à un groupe appelé kainoides, ainsi nommé d'après le composé à l'origine du groupe, le kanate, acide aminé neurotoxique (Wright & Quilliam 1995) (Fig. 22).
Mode d'action: L'acide domoïque est un fort agoniste (compétiteur) du glutamate et cause la mort de cellules nerveuses par une sur-stimulation des récepteurs glutamates du cerveau, en particulier au niveau de l'hippocampe, partie du cerveau qui concerne la mémoire (Debonnel *et al.* 1989, Skov *et al.* 1999).
Symptômes: Signes gastro-intestinaux comme nausées, vomissements, hémorragies gastriques et diarrhées, ainsi que des signes neurologiques qui incluent vertiges, troubles de l'esprit, fatigue, léthargie, coma et perte définitive de la mémoire immédiate (Wright & Quilliam 1995).
Algues responsables: *Pseudo-nitzschia* spp., *Nitzschia navis-varingica* (Lundholm & Moestrup 2000), et *Amphora coffeaeformis* (Maranda *et al.* 1990).

DSP ou IDFM – Intoxication diarrhéique par les fruits de mer

Chimie: Les toxines associées aux DSP comprennent un groupe de composés polyéthers cycliques, l'acide okadaïque (AO) et les dinophysistoxines 1 à 3 (DTX-1 à DTX-3) (Fig.23). Seule la DTX-3 a été isolée à partir de tissu de coquillages. Les pectenotoxines (polyéthers macrocycliques lactones) ainsi que les yessotoxines (polyéther fused) sont quelquefois incluses dans le complexe toxinique des DSP, mais elles ne provoquent pas de diarrhées. Cependant, elles sont données comme hépatotoxiques dans certaines publications (Quilliam & Wright 1995).
Mode d'action: L'acide okadaïque et les dinophysistoxines sont des inhibiteurs de phosphatases (PP1 & PP2A), groupe d'enzymes essentielles pour de nombreux processus métaboliques intracellulaires. Il a été suggéré que l'acide okadaïque cause les symptômes diarrhéiques par stimulation de la phos-



R1	R2	R3	R4	
H	H	Me	H	(Okadaic acid)
H	H	H	Me	(DTX2)
H	H	Me	Me	(DTX1)

Fig. 23. The structure of DSP toxins (redrawn from Quilliam & Wright 1995)

Fig. 23. Structure des toxines DSP (redessiné de Wright & Quilliam 1995).

symptoms by stimulating phosphorylation of the proteins controlling sodium secretion of the intestinal cells (Cohen *et al.* 1990).

Symptons: Gasterointestinal symptoms such as abdominal pain, cramp, diarrhoea, nausea, and vomiting. Patients are usually fully recovered within a few days (Quilliam & Wright 1995). OA and DTX-1 may be potent cancer promoters (Aune and Yndestad 1993).

Causative algae: *Dinophysis* spp., *Prorocentrum* spp.

Cyanobacterial toxins

Several different toxins are involved and comprise toxins with hepatotoxic, cytotoxic, neurotoxic or dermatotoxic effects. The toxins may be classified according to the target of their toxic action:

Hepatotoxins

Chemistry: The toxins comprise cyclic heptapeptides, the microcystins, named after *Microcystis*, and the related nodularin, a cyclic pentapeptide, named after *Nodularia* (Fig. 24). Variations in the chemical structure of microcystins are common and 48 different types have been characterised (Sivonen 1996).

Mode of action: Microcystin and nodularin may disrupt the actin filaments and intermediate filaments of the cytoskeleton, primarily in the hepatocytes and sinusoidal capillaries of the liver, leading to shrinkage and loss of cell-cell adhesion, and eventually lethal intrahepatic hemorrhage (Carmichael & Falconer 1993, Carmichael 1994). Microcystins and nodularins are potent inhibitors of protein phosphatases, and it appears the toxins impede phosphorylation des protéines contrôlant la sécrétion du sodium dans les cellules intestinales (Cohen *et al.* 1990).

Symptômes: Symptômes gastro-intestinaux comme: douleurs abdominales, crampes, diarrhées, nausées et vomissements. Les patients sont généralement guéris en quelques jours (Quilliam & Wright 1995). L'AO et la DTX-1 sont de puissants promoteurs tumoraux (Aune & Yndestad 1993).

Algues responsables: *Dinophysis* spp., *Prorocentrum* spp.

Toxines de cyanobactéries

Différentes toxines sont impliquées et on distingue celles qui ont des effets hépatotoxiques, cytotoxiques, neurotoxiques ou dermatotoxiques. Les toxines peuvent être classées en fonction de la cible de leur activité toxique:

Hépatotoxines

Chimie: Les toxines comprennent les microcystines, heptapeptides cycliques, nommées ainsi d'après le nom de genre *Microcystis*, et la nodularine, toxine apparentée, qui est un pentapeptide cyclique, nommée ainsi d'après le nom de genre *Nodularia* (Fig. 24). Les variations dans la structure chimique des microcystines sont nombreuses et 48 types différents ont été caractérisés (Sivonen 1996).

Mode d'action: La microcystine et la nodularine peuvent rompre les filaments d'actine et les filaments intermédiaires du cytosquelette, essentiellement dans les hépatocytes et les capillaires sinusoïdaux du foie, entraînant une diminution, voire une perte des adhésions intercellulaires, et éventuellement une hémorragie intrahépatique létale (Carmichael & Falconer 1993, Carmichael 1994). Les microcystines et les nodularines sont de puissants inhibiteurs de protéines

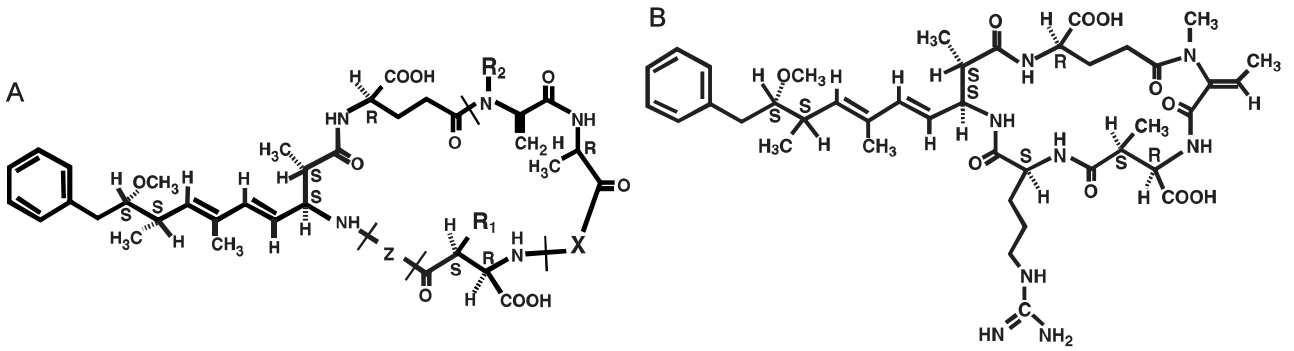


Fig. 24. The general structure of microcystins (A) and nodularins (B) (redrawn from Sivonen 1996, Carmichael 1995).

Fig. 24. Structure générale des microcystines (A) et nodularines (B) (redessiné de Sivonen 1996, Carmichael 1995).

rylation and dephosphorylation reactions, which influence assembly/ disassembly of actin and intermediate filaments (Carmichael 1994, Falconer 1993b).
Symptoms: Abdominal pain, diarrhoea, vomiting, blistering in mouth, dry coughs, headache, elevated levels of γ-glutamyl transferase, alanin aminotransferase, and aspartate aminotransferase indicative of liver damage. There are indications that long term exposure to the toxins may promote cancer (Falconer 1996).
Causative algae: *Anabaena*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Oscillatoria*.

phosphatases, et il semble que ces toxines empêchent les réactions de phosphorylation et de déphosphorylation, qui contrôlent l'assemblage/désassemblage des filaments d'actine et des filaments intermédiaires (Carmichael 1994, Falconer 1993b).
Symptômes: Douleurs abdominales, diarrhées, vomissements, formation d'ampoules dans la bouche, toux sèche, maux de tête, taux élevé de g–glutamyl transférase, d'alanine aminotransférase et d'aspartate aminotransférase indiquant une atteinte au niveau hépatique. On sait que des expositions chroniques aux toxines peuvent provoquer des cancers (Falconer 1996).
Algues responsables: *Anabaena*, *Microcystis*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Oscillatoria*.

Cytotoxins

Chemistry: The toxin is an alkaloid, cylindrospermopsin (Fig. 25), originally isolated and characterised from *Cylindrospermopsis raciborskii*. Other unidentified cytoxins associated with cyanobacteria may also be present (Falconer 1996).

Cytotoxines

Chimie: C'est principalement la cylindrospermopsine (Fig. 25), un alcaloïde, isolée et caractérisée à partir de *Cylindrospermopsis raciborskii*. D'autres cytotoxines indéterminées associées aux cyanobactéries peuvent aussi être présentes (Falconer 1996).

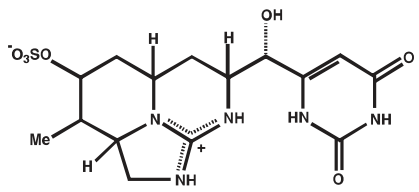


Fig. 25. The structure of cylindrospermopsin (redrawn from Sivonen 1996).

Fig. 25. Structure de la cylindrospermopsine (redessiné de Sivonen 1996).

Mode of action: Inhibition of protein synthesis (Terao *et al.* 1994).
Symptoms: Hepatoenteritis, kidney damage, intestinal damage, vomiting, headache, abdominal pain, bloody diarrhoea, protein and ketones in the urine (Falconer 1996).

Mode d'action: La cylindrospermopsine est un inhibiteur de la synthèse protéique (Terao *et al.* 1994).
Symptômes: Entérite hépatique, atteintes rénales et intestinales, vomissements, maux de tête, douleurs abdominales, diarrhée hémorragique, protéines et cétones dans les urines (Falconer 1996).

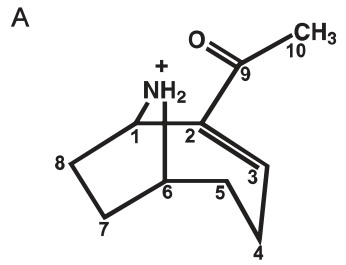


Fig. 26. The structure of anatoxin A (A) and anatoxin A(s) (B) (redrawn from Sivonen 1996).

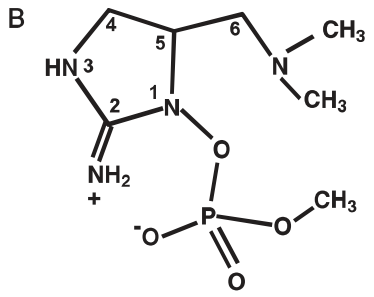


Fig. 26. Structure de l'anatoxine A (A) et de l'antoxine A(s) (B) (redessiné de Sivonen 1996).

Caustive algae: *Cylindrospermopsis raciborskii*, which occurs also in brackish water (Gertrud Cronberg pers. com.), and the fresh water species *Umezakia natans* and *Aphanizomenon ovalisporum* (Sukenik *et al.*1998).

Neurotoxins

Chemistry: The toxins involved are anatoxin A (an alkaloid) and anatoxin A(s) (a guanidinium methyl phosphate ester) (Carmichael & Falconer 1993) (Fig. 26). In addition, some strains of *Anabaena flosaquae* produce paralytic shellfish toxins, saxitoxin and neosaxitoxin like certain dinoflagellates (see above).

Mode of action: Anatoxin A is a mimic of the neurotransmitter acetylcholine and binds to acetylcholine receptors on muscle cells. However, anatoxin A cannot be degraded by the enzyme acetylcholinesterase, leading to overstimulation of the muscles and eventually muscle twitching, fatigue, and paralysis. Anatoxin A(s) inhibits anticholinesterase, preventing the enzyme from degrading acetylcholine, which means that acetylcholine remains continuously available to stimulate and overstimulate the muscle cells (Carmichael 1994).

Symptons: No incidence of human intoxication has been reported. Based on results from intoxicated dogs ($LD_{50} \approx$ 200 $\mu g \cdot kg^{-1}$), it seems unlikely that human poisoning from water supplies or recreational exposure could occur. However, direct consumption of dried *Anabaena* as a health food could impose a risk if prepared from an anatoxin A-containing water bloom (Falconer 1996). Similarly, the instability of anatoxin A(s), which is unstable under heat and basic conditions, makes it unlikely to occur in drinking water but it may represent a recreational

Algues responsables: *Cylindrospermopsis raciborskii*, qui peut aussi se rencontrer en eau saumâtre (Gertrud Cronberg com. pers.), ainsi que les espèces d'eaux douces *Umezakia natans* et *Aphanizomenon ovalisporum* (Sukenik *et al.* 1998).

Neurotoxines

Chimie: Les toxines sont l'anatoxine A (un alcaloïde) et l'anatoxine A(s) (un méthyle phosphate ester guanidine) (Carmichael & Falconer 1993) (Fig. 26). De plus, certaines souches de *Anabaena flosaquae* produisent des toxines de type PSP, saxitoxine et néosaxitoxine comme certains dinoflagellés (voir au dessus).

Mode d'action: L'anatoxine A imite le neurotransmetteur acétylcholine et se fixe aux récepteurs correspondants des cellules musculaires. L'anatoxine A n'est pas dégradée par l'enzyme acétylcholine-estérase, entraînant principalement une sur-stimulation des muscles et éventuellement des convulsions musculaires, de la fatigue et des paralysies. L'anatoxine A(s) inhibe l'anticholinestérase, empêchant la dégradation de l'acétylcholine, ce qui provoque également une stimulation et une sur-stimulation des cellules musculaires (Carmichael 1994).

Symptômes: Aucun cas d'intoxication humaine n'a été répertorié. Basé sur les résultats d'intoxication de chiens (DL50 » 200 µg.kg-1), il semble peu probable qu'un empoisonnement humain puisse survenir par suite de la consommation d'eau contaminée ou d'un contact avec l'eau d'un lieu de vacances. La consommation directe d'*Anabaena* déshydratée comme complément alimentaire peut être risquée si elle est préparée à partir d'eau contaminée par une efflorescence contenant de l'anatoxine A (Falconer 1996). De même, la présence d'anatoxine A(s), dans l'eau de boisson est peu probable étant donné qu'elle est instable à la chaleur et en condition basique. Elle peut cependant représenter un risque dans une eau de

risk (Falconer 1996).
Causative algae: *Anabaena* spp., *Aphanizomenon* spp., *Oscillatoria* spp.

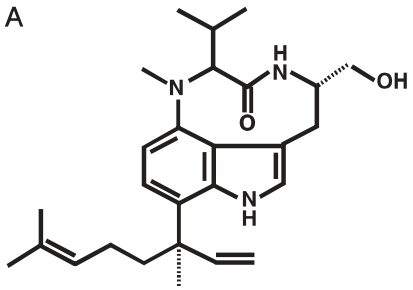


Fig. 27. The structure of Lyngbyatoxin A (A) and aplysiatoxin (B) (redrawn after Sivonen 1996).

Dermatotoxins
Chemistry: The toxins involved are aplysiatoxins, debromoaplysiatoxin and lyngbyatoxin A (Fig 27).
Mode of action: Activation of protein kinase C (Falconer 1993).
Symptoms: Intense skin irritation, including blisters and necrosis of affected tissue (Falconer 1996). The toxins are also highly potent tumour promoters (Falconer 1993).
Causative organisms: *Lyngbya majuscula*.

Fish-killing toxins

Several algae may cause mass mortality of fish and/or other marine fauna. Many of the toxins involved have not yet been fully characterised. The most common histopathological effect on intoxicated fish appears to involve gill tissue damage, including swelling, lamellar fusion and vacuolated chloride cells (e.g. Roberts *et al.* 1983, Terao *et al.* 1996, Lush *et al.* 1998). Some toxins affecting human health, such as the brevetoxins, PSP-toxins and maitotoxin, may also cause fish kills. Incidents of fish kills caused by *Karenia breve* are well-known phenomena on both the east and west coast of Florida (e.g. Steidinger & Baden 1984), and *Alexandrium tamarense* has been associated with mortality of caged fish in Faroese waters (Mortensen 1985, Moestrup & Hansen 1988). Neurotoxic substances very similar to brevetoxins have been reported from the

baignade (Falconer 1996).
Algues responsables: *Anabaena* spp., *Aphanizomenon* spp., *Oscillatoria* spp.

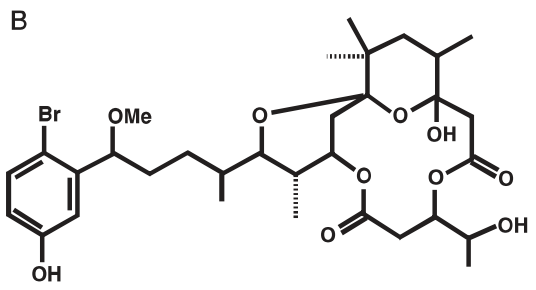


Fig. 27. Structure de la Lyngbyatoxine A (A) et de l'aplysiatoxine (B) (redessiné de Sivonen 1996).

Dermatotoxines
Chimie: Les toxines de ce type sont les aplysiatoxines, la débromoaplysiatoxine et la lyngbyatoxine A (Fig. 27).
Mode d'action: Activation de la protéine kinase C (Falconer 1993).
Symptômes: Irritation intense de la peau, incluant des cloques et nécrose des tissus touchés (Falconer 1996). Ces toxines sont aussi de très puissants promoteurs tumoraux (Falconer 1993).
Algue responable: *Lyngbya majuscula*.

Toxines affectant les poissons.

Plusieurs algues peuvent causer la mortalité massive de poissons et/ou d'autres animaux marins. Les nombreuses toxines impliquées ne sont pas toutes complètement caractérisées. Les signes histopathologiques les plus communs sur les poissons intoxiqués semblent être des dommages au niveau des tissus branchiaux, incluant enflure, fusion lamellaire et vacuolisation des cellules à chlorure. (voir Roberts *et al.* 1983, Terao *et al.* 1996, Lush *et al.* 1998). Certaines toxines affectant la santé humaine, comme les brévétoxines, les toxines PSP et la maïtotoxine, peuvent aussi être responsables de mortalité de poissons. Les mortalités de poissons causées par *Karenia breve* sont maintenant des phénomènes bien connus sur les côtes est et ouest de la Floride (voir. Steidinger & Baden 1984). *Alexandrium tamarense* a été associé à des mortalités de poissons d'élevages dans les eaux de Faroese (Mortensen 1985, Moestrup & Hansen 1988). Des substances

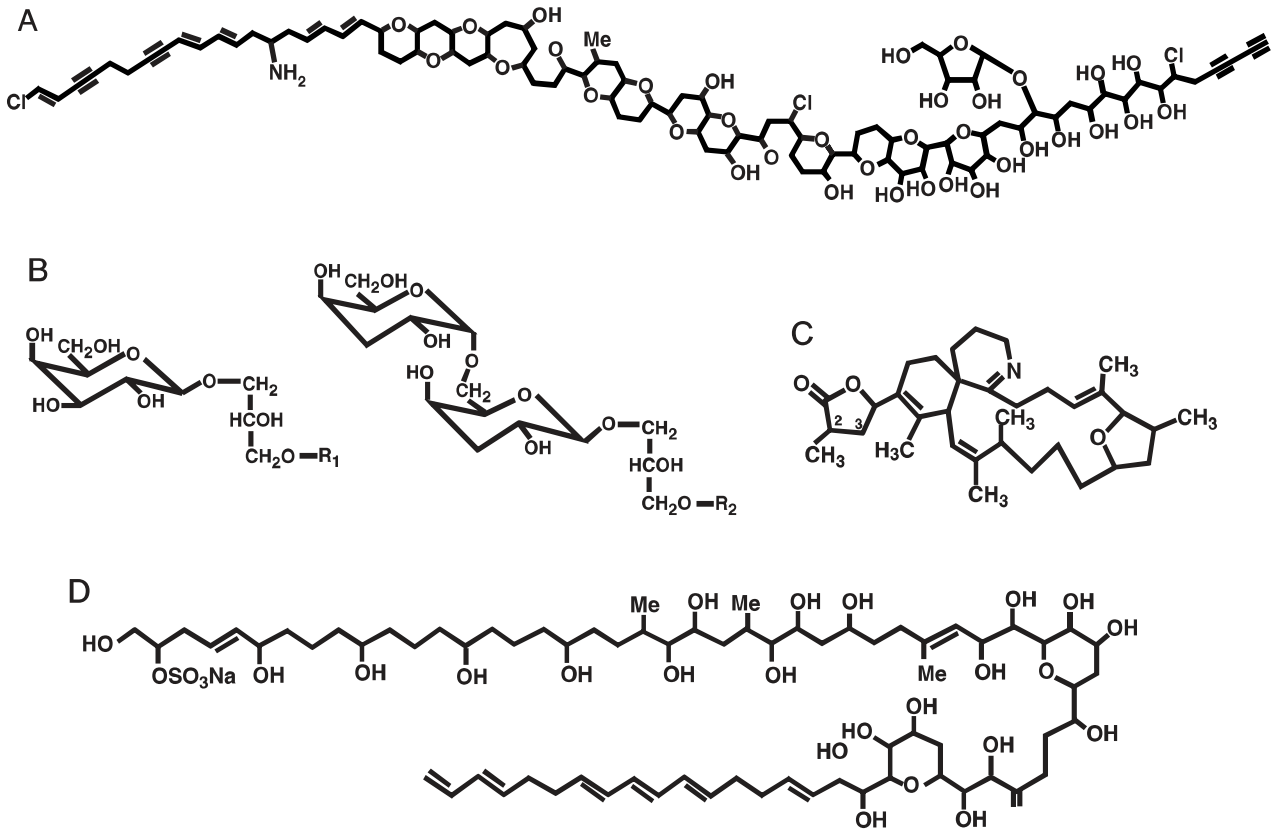


Fig. 28. The structure of potentially fishkilling toxins. A: prymnesin-2, B: hemolysin 1 & 2, C: gymnodimine, D: amphidinol (redrawn from Igarashi *et al.* 1996, Paul *et al.* 1996, Wright & Cembella 1998, Yasumoto *et al.* 1990).

Fig. 28. Structures des toxines potentiellement ichtyotoxiques. A: prymnésine-2, B : hémolysine 1 & 2, C : gymnodimine, D : amphidinol (redessiné de Igarashi et al. 1996, Paul et al. 1996, Wright & Cembella 1998, Yasumoto et al. 1990).

ichthyotoxic raphidophyceans *Fibrocapsa japonica*, *Heterosigma akashiwo* and *Chattonella marina* (Ahmed *et al.* 1995, Khan *et al.* 1996, 1997).

Several compounds with strong haemolytic activity have been isolated from the haptophyte flagellate *Prymnesium parvum*, known since the 1930's as a highly potent fish killer in low salinity waters (Otterstrøm & Steemann-Nielsen 1939). Kozakai *et al.* (1982) isolated two galactoglycerolipids with haemolytic activity, and Igarashi *et al.* (1995) isolated two other toxins, which they named prymnesin 1 and 2 (Fig. 28). Although the structures of prymnesins are not yet fully elucidated, they are characterised by the presence of polyhydroxy-polyene-polyether groups, and appear to be structurally related to the dinoflagellate toxins amphidinol and ciguatoxin (Igarashi *et al.* 1995). The toxins most likely act on biological membranes by increasing their permeability and causing leakage. Elevated Ca^{2+}-levels enhances the toxic effects (Moestrup & Larsen 1992). Interestingly, it has been shown that prym-

neurotoxiques très proches des brévétoxines ont été trouvées à partir des raphidophycées ichtyotoxiques *Fibrocapsa japonica*, *Heterosigma akashiwo* et *Chattonella marina* (Ahmed *et al.* 1995, Khan *et al.* 1996, 1997).

Plusieurs composés, possédant une forte activité hémolytique, ont été isolés du haptophyte *Prymnesium parvum*, connu depuis les années 1930 pour son fort potentiel ichtyotoxique dans les eaux à faible salinité (Otterstrøm & Steemann-Nielsen 1939). Kozakai *et al.* (1982) ont isolé deux galactoglycérolipides à activité hémolytique, et Igarashi *et al.* (1995) ont isolé deux autres toxines, qu'ils ont nommé prymnésine 1 et 2 (Fig. 28). Bien que les structures des prymnésines ne soient pas encore complètement élucidées, elles sont caractérisées par la présence de groupes polyhydroxy-polyène-polyéther, et apparaissent structurellement apparentées aux toxines de dinoflagellés tels que l'amphidinol et les ciguatoxines (Igarashi *et al.* 1995). L'hypothèse la plus probable est que les toxines agissent sur les membranes biologiques en augmentant leur perméabilité, entraînant des fuites.

nesins induced Ca^{2+}-influx into rat glioma cells and calcium ions were suggested to play a role in the fish kills (Igarashi *et al.* 1995). Other *Prymnesium* species known to be ichthyotoxic include *P. calathiferum* (Chang 1985, Chang & Ryan 1985) and *P. patelliferum* (Green *et al.* 1982).

Extensive mortality of marine fauna including fish has been caused by certain *Chrysochromulina* species, a group of flagellates closely related to *Prymnesium* (Moestrup & Thomsen 1995). The best known example is the extensive bloom of *Chrysochromulina polylepis* in 1988 in Scandinavian waters (Underdal *et al.* 1989, Lindahl & Dahl 1990, Kaas *et al.* 1991). Simonsen & Moestrup (1997) found haemolytic activity in all *Chrysochromulina* species tested (eight species), but only *C. polylepis* was toxic to *Artemia*. The chemical structure of *Chrysochrumulina* toxins is poorly known, but it appears to be polyunsaturated fatty acids and galactolipids, closely related to hemolysin-2 of the dinoflagellate *Amphidinium carterae* (Yasumoto *et al.* 1990) (Fig. 28).

The dinoflagellate *Karenia mikimotoi* (=*Gymnodinium mikimotoi*, *Gymnodinium nagasakiense* or *Gyrodinium aureolum sensu* Braarud & Heimdal 1970) has also been associated with extensive fish kills, particularly in European temperate waters and in Japanese waters (e.g. Tangen 1977, Partensky & Sournia 1986, Matsuoka et al. 1989). Yasumoto *et al.* (1990) found the toxins to be very similar to *Chrysochromulina polylepis*, but it appears that polyunsaturated fatty acids rather than galactolipids are the major haemolytic compounds in *K. mikimotoi* (Fig. 28).

Another '*Gymnodinium* sp.', closely resembling *Karenia mikimotoi*, was held responsible for mortality of a variety of marine animals in New Zealand waters (MacKenzie *et al.* 1996). A novel macrocarbocyclic amine, named gymnodimine, has been identified as the causative toxin (Fig. 28). It is neurotoxic and also a potent ichthyotoxin, but apparently has no haemolytic activity (Seki *et al.* 1995). In Kuwaiti waters a *Karenia* species very similar to the New Zealand '*Gymnodinium* sp.' caused extensive fish kills in 1999 (pers. obs., Faiza Al-Yamani pers. com.).

Haemolytic compounds, the amphidinols and hemolysins have also been isolated from the unar-

L'élévation des niveaux de Ca^{++} augmente les effets toxiques (Moestrup & Larsen 1992). Fait intéressant, il a été démontré que les prymnésines induisent un flux entrant de Ca^{++} dans les cellules gliales de rat. Ces ions calcium pourraient jouer un rôle dans les mortalités de poissons (Igarashi *et al.* 1995). D'autres espèces de *Prymnesium* sont connues pour être ichtyotoxiques comme *P. calathiferum* (Chang 1985, Chang & Ryan 1985) et *P. patelliferum* (Green *et al.* 1982).

D'importantes mortalités d'animaux marins, incluant des poissons, ont été occasionnées par certaines espèces de *Chrysochromulina*, groupe de flagellés proches des *Prymnesium* (Moestrup & Thomsen 1995). L'exemple le plus connu est la forte prolifération de *Chrysochromulina polylepis* observée dans les eaux scandinaves en 1988 (Underdal *et al.* 1989, Lindahl & Dahl 1990, Kaas *et al.* 1991). Simonsen & Moestrup (1997) ont trouvé une activité hémolytique chez toutes les espèces testées de *Chrysochro-mulina* (huit espèces), mais seule *C. polylepsis* était toxique sur *Artemia*. La structure chimique des toxines de *Chrysochromulina* est mal connue, mais il semblerait que ce soient des acides gras polyinsaturés et des galactolipides apparentés à l'hémolysine-2 isolé à partir du dinoflagellé *Amphidium carterae* (Yasumoto *et al.* 1990) (Fig. 28).

Le dinoflagellé *Karenia mikimotoi* (=*Gymnodinium mikimotoi*, *Gymnodinium nagasakiense* ou *Gyrodinium aureolum sensu* Braarud & Heimdal 1970) a aussi été associé à de vastes mortalités de poissons, en particulier dans les eaux tempérées européennes et japonaises (ex. Tangen 1977, Partensky & Sournia 1986, Matsuoka *et al.* 1989). Yasumoto *et al.* (1990) ont trouvé des toxines très proches de celles de *Chrysochromulina polylepsis*, mais il semblerait que les acides gras polyinsaturés ainsi que les galactopeptides soient les principaux composés hémolytiques chez *K. mikimotoi* (Fig. 28).

Une autre espèce de *Gymnodium*, très ressemblante à *Karenia mikimotoi*, a été rendue responsable de la mortalité de plusieurs variétés d'animaux marins en Nouvelle-Zélande (MacKensie *et al.* 1996). Une nouvelle amine macrocarbocyclique, nommée gymnodimine, a été identifiée comme la toxine responsable (Fig. 28). Il s'agit d'une neurotoxine et d'un puissant ichtyotoxique, mais apparemment sans activité hémolytique (Seki *et al.* 1995). Au Koweït, une espèce de *Karenia*, très proche de *Gymnodinium* de Nouvelle-Zélande, a entraîné une grande mortalité de poissons en 1999 (obs. pers., Faiza Al-Yamani com. pers.).

Les amphidinols et hémolysines, composés hémo-

mored dinoflagellates *A. operculatum* (= *A. klebsii*) and *Amphidinium carterae*, respectively (Paul *et al.* 1996, 1997, Satake *et al.* 1991, Yasumoto *et al.* 1987) (Fig. 28). Although neither of these species have been associated with mass mortalities of marine fauna, they should be considered as potentially toxic.

Recently, extensive blooms of the armoured dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* have caused mass mortalities of pearl oysters and other bivalves in Japanese waters (Matsuyama *et al.* 1996), but the toxins have not been characterised. The toxic principle is also unknown in the unarmoured dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*, which causes extensive harmful blooms in Korea and Puerto Rico (Taylor *et al.* 1995), and tested toxic to juvenile fish (Yuki *et al.* 1989).

Finally, *Pfiesteria piscicida*, which is reported to have 22 different life cycle stages, including flagellate, amoeboid and cyst stages, becomes highly ichthyotoxic in the presence of live finfish (Burkholder *et al.* 1998). So far, this species has only been reported from warm, nutrient rich, estuarine areas in North America. The toxins are not yet characterised.

Human health problems in the Western Indian Ocean region due to seafood poisoning

Human fatalities from seafood products are little known in the Indian Ocean region compared to the documentation available for the Pacific and West Indies regions. The first large outbreak reported in the literature was from Rodrigues Island where in 1748 many hundred sailors from the fleet of admiral Boscawen were poisoned by coral reef fishes (as cited from Halstead & Cox 1973).

The developments in offshore fisheries in the 1960s, particularly in Réunion and Mauritius, have made reports on seafood poisoning more frequent and it is now considered a public health problem. Since these events, regulations involving bans of toxic species are, in existance for Mauritius, Madagascar and Réunion.

During the last decade, regional and national

lytiques, ont été isolés respectivement sur des dinoflagellés non thèqués *Amphidinium operculatum* (A. klebsii) et *Amphidinium carterae* (Paul *et al.* 1996, 1997, Satake *et al.* 1991, Yasumoto *et al.* 1987) (Fig. 28). Cependant, aucune de ces espèces n'a été associée à des mortalités d'animaux marins. Elles doivent cependant êtres considérées comme potentiellement toxiques.

Récemment, de vastes efflorescences du dinoflagellé thèqué *Heterocapsa circularisquama* ont causé des mortalités massives d'huîtres perlières et autres bivalves au Japon (Matsuyama *et al.* 1996), mais les toxines n'ont pas été caractérisées. Le principe toxique du dinoflagellé non thèqué *Cochlodinium polykrikoides* est aussi inconnu. Il est à l'origine de vastes efflorescences nuisibles en Corée et à Porto Rico (Taylor *et al.* 1995), et il est toxique sur des juvéniles de poisson (Yuki *et al.* 1989).

Enfin, *Pfiesteria piscida*, qui est reconnu pour avoir 22 stades différents dans son cycle, incluant des stades flagellés, améboïdes et enkystés, devient fortement ichtyotoxique en présence de poisson vivant (Burkholder *et al.* 1998). Cette espèce ne se rencontre que dans les zones estuariennes, tempérées et riches en nutriments de l'Amérique de Nord. Les toxines n'ont pas été caractérisées.

Problèmes de santé publique dus à l'intoxication par des produits marins dans la région de l'océan Indien occidentale

Les accidents dus aux produits de la mer sont signalés en petit nombre dans la région de l'océan Indien en comparaison des zones Pacifique et Caraïbes. Le premier évènement collectif rapporté dans la littérature concerne l'île de Rodrigues (Maurice) où, en 1748, plusieurs centaines de marins de la flotte de l'amiral Boscawen furent empoisonnés par des poissons récifaux (citation Halstead & Cox 1973).

Le développement des activités de pêche hauturière dans les années 1960, en particulier depuis Maurice et la Réunion, a conduit à un nombre accru de cas d'intoxications, lesquelles sont aujourd'hui reconnues comme un problème de santé publique. Depuis ces évènements, des législations, qui s'appuient sur l'interdiction de commercialiser les espèces toxiques, existent à Maurice, à Madagascar et à la Réunion.

Au cours de la dernière décennie, des efforts ont

efforts have been developed regarding food security, including information on the exact origin for local and external marine products. Investigations have been made on ecotoxicological and epidemiological aspects of the various seafood poisoning incidents occurring in the region. Data-sets involving many thousands of cases have been collected for Madagascar, Mauritius and Réunion (Turquet *et al.* 2000a, b).

Fig. 29 illustrates the eight types of seafood poisoning that occur in the region. These phenomena involve reef fish (ciguatera fish poisoning (CFP)), sharks (carchatoxication), sea turtles (chelonitoxication), sardines (clupeotoxication), puffer fishes (tetrodotoxication). Scombrotoxism (scombroid poisoning), associated with histamine contamination of tuna and mackerel insufficiently preserved is also known, and sometimes confused with phycotoxin poisoning. The four types of poisoning most frequently observed are:

Carchatoxication is an endemic and severe problem specific for Madagascar (Champetier *et al.* 1997). The death rate of affected people was 7 to 30%. Seven species of shark are involved in this seafood poisoning. The onset of poisoning is 2 to 12 h after ingestion of toxins. Symptoms are mainly neurological, with paresthesia of extremities, dysesthesia, myalgia and arthralgia. Severe cases results in coma, cardio-vasculary and respiratory disturbances.

Two toxins have been isolated from a toxic shark in Madagascar, carchatoxin A and B, with a HPLC profile resembling CTX (Yasumoto 1998). The causative organism is still unknown.

Chelonitoxication is due to certain toxic sea turtles and is a highly fatal poisoning, with mortality frequency from 7 to 28 %. The most cited species is *Eretmochelys imbricata*. The onset of poisoning is 1-4 days after a ingestion of toxins. Symptoms are gastrointestinal, including vomiting, nausea, stomatitus, glossitis and buccal ulceration. Direct action of the toxic compounds on epidermal tissue has been demonstrated.

Chelonitoxin, isolated from a toxic sea turtle from Madagascar, is similar to Lyngbyatoxin A, the cause

été entrepris au niveaux régionaux et nationaux en matière de sécurité alimentaire, pour diffuser des informations sur l'origine locale ou étrangère des produits marins. Des investigations ont été menées sur les plans écotoxicologiques et épidémiologiques sur les diverses formes d'intoxications présentes dans la région. Des séries de données ont été collectées à Madagascar, à Maurice et à la Réunion, impliquant plusieurs milliers de cas (Turquet *et al.* 2000a, b).

La Fig. 29 illustre les huit types d'intoxications par consommation d'animaux marins (ICAM) qui existent dans la région. Ces phénomènes mettent en cause des poissons de récif (ciguatéra), des requins (carchatoxisme), des tortues marines (chélonitoxisme), des sardines (clupéotoxisme), des poissons-ballons (tetrodotoxisme). Le scombrotoxisme (intoxication histaminique), lié à la contamination par de l'histamine de thons et de maquereaux mal conservés est également signalé, et peut être confondu avec des intoxications par phycotoxines. Les quatre types d'empoisonnement les plus fréquemment observés sont:

Le carchatoxisme est un problème sérieux et endémique à Madagascar (Champetier *et al.* 1997). Le taux de mortalité chez les malades est de 7 à 30 %. Sept espèces de requins sont impliquées dans cette forme d'empoisonnement. La survenue de l'intoxication a lieu entre 2 et 12 heures après l'ingestion des toxines. Les symptômes sont essentiellement neurologiques, avec paresthésie des extrémités, des dysesthésies, des myalgies et des arthralgies. Les cas sévères conduisent au coma, ainsi qu'à des troubles cardio-vasculaires et respiratoires.

Deux toxines ont été isolées sur un requin toxique de Madagascar, les carchatoxines A et B, dont le profil HPLC ressemble à celui de la CTX (Yasumoto 1998). L'organisme responsable est toujours inconnu.

Le chelonitoxisme est provoqué par certaines tortues marines toxiques et s'avère hautement létal puisque le taux de mortalité varie entre 7 et 28 %. L'espèce la plus fréquemment mise en cause est *Eretmochelys imbricata*. La survenue de l'intoxication a lieu 1 à 4 jours après l'ingestion des toxines. Les symptômes sont gastro-intestinaux, incluant les vomissements, la nausée, la stomatite, la glossite et une ulcération buccale. Une action directe des composés toxiques sur les tissus épidermiques a été démontrée.

La chélonitoxine, isolée d'une tortue toxique de Madagascar, est similaire à la Lyngbyatoxine A, qui

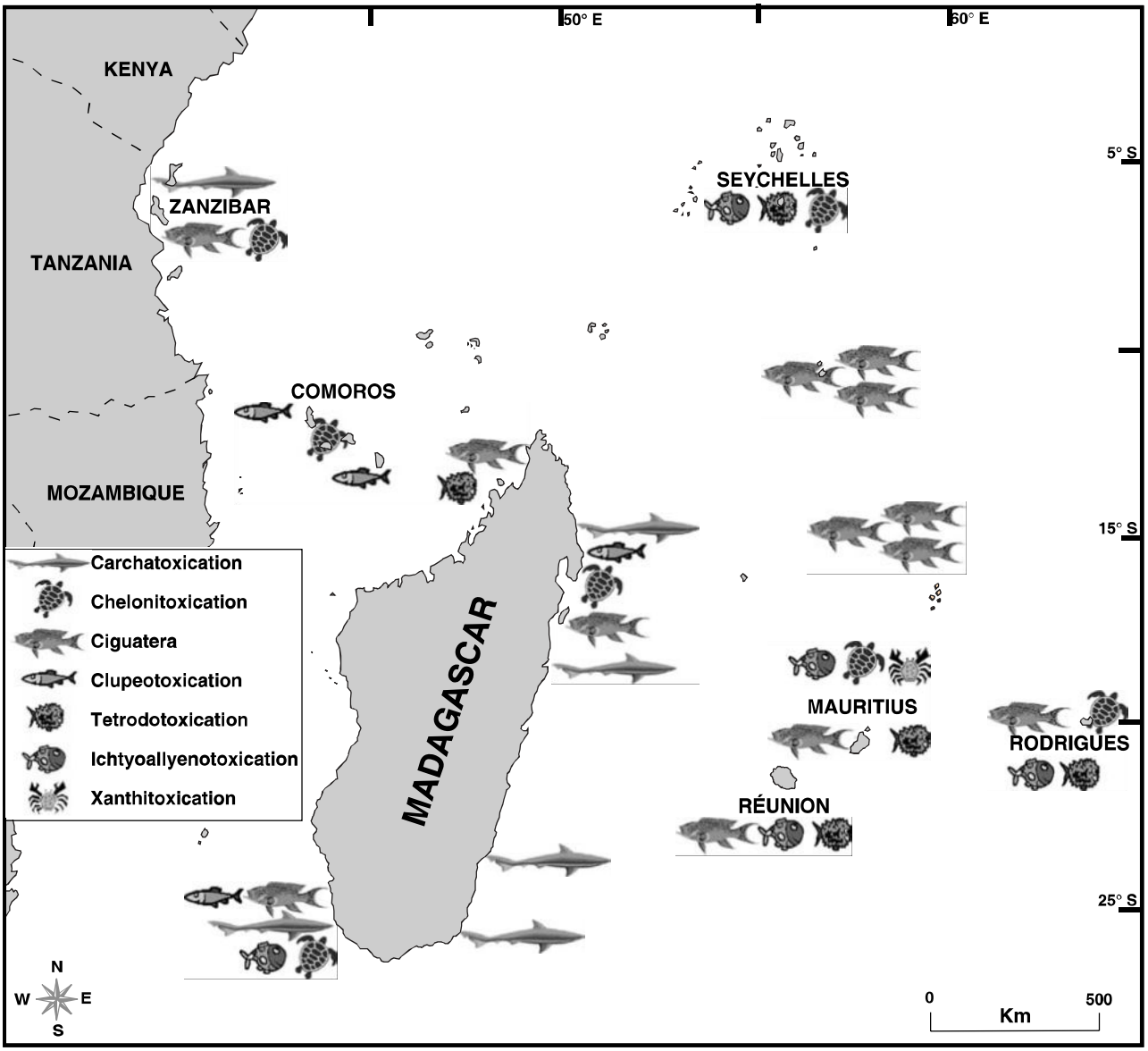


Fig. 29. Distribution of sea food poisoning in the WIO region (adapted from Turquet *et al.* 2000b).

Fig. 29. Distribution des intoxications par consommation d'animaux marins (ICAM) dans la la région ouest de l'océan Indien (adapté de Turquet et al. 2000b).

of skin irritation in some regions (Yasumoto 1998). The causative organism may be a cyanobacterium of the genus *Lyngbya*.

This seafood poisoning, which has been observed in Comoros, Tanzania and Madagascar, remains poorly studied in terms of vectors, source, nature and toxin activity.

Ciguatera, which is due to toxic coral reef fish, is rarely fatal. Historically recognised last century in Rodrigues, Mauritius and Réunion, this fish poisoning is well known (see section on algal toxins). The annual average incidence rate in Réunion was 1 per

cause des irritations cutanées dans certaines régions (Yasumoto 1998). L'organisme responsable semble être une cyanobactérie du genre *Lyngbia*.

Cette forme d'intoxication, qui est observée aux Comores, en Tanzanie et à Madagascar, demeure faiblement étudiée en termes de vecteurs, sources, nature et activités toxiniques.

La ciguatéra, qui est provoquée par des poissons coralliens toxiques, est rarement fatale. Historiquement identifiée au siècle dernier à Rodrigues, à Maurice et à la Réunion, cet empoisonnement par les poissons est bien connu (cf. paragraphe sur les tox-

10000 residents (Quod & Turquet 1996). It is still an underreported form of poisoning.

Clupeotoxication, which is due to toxic sardines, is a fatal poisoning with mortality frequency around 20%. Symptoms of the toxins and causative agents are presented in the section on algal toxins.

Generally the islands of the southwestern Indian Ocean region, which are characterised by oligotrophic marine water sometimes influenced by cyclones, are mainly affected by ciguatera fish poisoning. The Mozambique Channel region, which shows higher planktonic diversity and abundance, is more affected by turtle and sardine poisonings. In the upper part of the region (e.g. Seychelles) reports of seafood poisoning are very rare (Wheeler 1953). Information about phenomena near the African coasts are rare and reported only occasionally (Silver & Miller 2000, Lugomela pers. com.).

There is an urgent need for management and research to understand the ecotoxicological processeses involved in the regional problems.

ines algales). L'incidence annuelle moyenne à la Réunion était de 1 pour 10 000 habitants (Quod & Turquet 1996). C'est toujours une forme rarement signalée d'intoxication.

Le clupéotoxisme, qui est dû à des sardines toxiques, est un empoisonnement fatal avec des fréquences de mortalité d'environ 20 %. Les symptômes ainsi que les vecteurs sont présentés dans la section sur les algues toxiques.

De manière générale, les îles du sud-ouest de la région de l'océan Indien, qui sont caractérisées par des eaux oligotrophiques parfois soumises aux cyclones, sont essentiellement affectées par la ciguatéra. La région du canal du Mozambique, qui présente une diversité et une abondance planctonique supérieures, est plutôt affectée par les intoxications des tortues et des sardines. Dans la partie supérieure de la région (ex. les Seychelles), les cas d'intoxication par produits marins sont très rares (Wheeler 1953). Les informations disponibles sur ces phénomènes près des côtes africaines sont rares et rarement signalées (Silver & Miller 2000, Lugomela com. pers.).

Il est très important, dans l'intérêt de la science et de la société, de pousser les recherches sur les processus écotoxicologiques relatifs aux problèmes auxquels ces régions sont confrontées.

References - Références

Aanesen, R.T., Eilertsen, H.C., & Stabell, O.B. (1998). Light induced toxic properties of the marine alga *Phaeocystis pouchetii* towards cod larvae. *Aquatic Toxicology* 40: 109-121.

Abé, T.H. (1967). The armoured Dinoflagellata: II. Prorocentridae and Dinophysidae (A). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 14: 369-389.

Adachi R. & Fukuyo Y. (1979). The thecal structure of a marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera endemic area. *Bulletin of the Japanese Society for Scientific Fisheries* 45: 67–71.

Ahmed S., Arakawa, O. & Onoue, Y. (1995). Toxicity of cultured *Chattonella marina*. *In*: Lassus, P, Arzul, G., Erard, E., Gentien, P., & Marcaillou-Le Baut, C. (eds), *Harmful marine algal blooms*. Lavoisier Publishing, Paris, p. 499-504.

Aikman K.E., Tindall D.R. & Morton S.L. (1993). Physiology, potency of the dinoflagellate *Prorocentrum hoffmannianum* (Faust) during one complete growth cycle. *In*: Smayda T.J. & Shimizu Y. (eds) *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier, Amsterdam, p. 463-468.

Andersen, P. (1996). *Design and implementation of some harmful algal monitoring systems*. IOC Technical Series No. 44, UNESCO, 102 p.

Anagnostidis, K. & Komárek, J. (1988). Modern approach to the classification system of cyanophytes: 3. Oscillatoriales. *Archiv Hydrobiol.* Suppl. 80: 327-472.

Anagnostidis, K. & Komárek, J. (1991). Modern approach to the classification system of cyanophytes: 5. Stigonematales. *Archiv Hydrobiol.* Suppl. 86: 1-74.

Aune, T. & Yndestad, M. (1993). Diarrhetic shellfish poisoning. *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, p. 85-104.

Baden, D.G. & Trainer, V.L. (1993). Mode of action of toxins of seafood poisoning. *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, pp. 49-74.

Bagnis, R., Spiegel, A., N'guyen, L. & Plichard, R. (1992). Trente ans de surveillance sanitaire et épidémiologique de la ciguatera à Tahiti. *In*: Debitus C., Amade P., Laurent D. & Cosson J.P. (eds), *Actes du Troisième symposium sur les substances naturelles d'intérêt biologique de la région Pacifique-Asie, , Nouméa*, p. 335-338.

Balech, E. (1976). Some Norwegian *Dinophysis* species (Dinoflagellata). *Sarsia* 61: 75-94.

Balech, E.(1980). On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on circular [sic.] and sulcal plates. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Autón. México* 7: 57-68.

Balech, E., Akselman, R., Benavides, H.R., & Negri, R.M. (1984). Suplemento a 'Los dinoflagelados del Atlántico sudoccidental'. *Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata* 4: 5-20.

Balech, E. (1985). The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the *tamarensis* group. *In*: Anderson, D.M., White, A.W., & Baden, D.G. (eds). *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, Amsterdam, p. 33-38.

Balech, E. (1995). *The genus* Alexandrium *Halim (Dinoflagellata)*. Sherkin Island Marine Station. 151 pp.

Bates, S.S. (1998). Ecophysiology and metabolism of ASP toxin production. *In*:Anderson, D.M., Cembella, A.D., & Hallegraeff, G.M. (eds.), *Physiological ecology of harmful algal blooms*. NATO ASI Series Vol.G. 41, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p.427-451

Bates, S.S., Bird, C.J., Freitas, A.S.W., Foxall, R., Gilgan, M.W., Hanic, L.A., Johnson, G.E., McCulloch, A.W., Odensen, P., Pocklington, R.G., Quilliam, M.A., Sim, P.G., Smith, J.C., Subba Rao, D.V., Todd, E.C.D., Walther, J.A. & Wright, J.L.C. (1989). Pennate diatom *Nitzschia pungens* as primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Can. J. Aquat. Sci.*, 46: 1203-1215.

Bockstahler, K.R. & Coats, D.W. (1993). Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. *J. Euk. Microbiol.* 40: 49-60.

Bomber, J.W., Morton, S.L., Babinchak, J.A., Norris, D.R. & Morton, J.G. (1988). Epiphytic dinoflagellates of drift algae - another toxigenic community in the ciguatera food chain. *Bull. Mar. Sci.* 43: 204-214.

Bouaïcha, N., Chézeau, A. Turquet, J., Quod, J.P. Puiseux-Dao, S. (2001). Morphological and toxicological variability of *Prorocentrum lima* clones isolated from four locations at South West Indian Ocean. *Toxicon* 39: 1195-1202.

Böhm, A. (1935). Zum Variationsproblem der Peridineen. *Öst. bot. Z.* 84: 271-281.

Braarud, T. & Heimdal, B. R. (1970). Brown water on the Norwegian coast in autumn 1966. *Nytt Mag. Bot.* 17: 91-97.

Burkholder, J.M., Glasgow, H.B. Jr., & Lewitus, A.J. (1998). Physiological ecology of *Pfiesteria piscicida*, with general comments on 'ambush-predator' dinoflagellates. *In*: Anderson, D.M., Cembella, A.D., & Hallegraeff, G.M. (eds.), *Physiological ecology of harmful algal blooms*. NATO ASI Series Vol.G. 41, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p.175-191

Carlson, R.D. & Tindall, D.R. (1985). Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in the Virgin Islands. *In:* Anderson D.M., White A.W. and Baden D.G. (eds.) *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, New York, p. 171-176.

Carlson, R.D. (1984). The Distribution, Periodicity, and Culture of Benthic/Epiphytic Dinoflagellates in a Ciguatera Endemic Region of the Carribean. Ph.D. Thesis, Southern Illinois University, Carbondale, 308 pp.

Carmichael, W.W. (1994). The toxins of cyanobacteria. *Scientific American*, 270(1): 64-72.

Carmichael, W.W. (1995). Cyanobacterial toxins. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 163-175.

Carmichael, W.W. & Falconer, I.R. (1993). Diseases related to freshwater blue-green alga toxins, and their control measures. *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, p. 186-209

Carpenter, E.J. & Carmichael, W.W (1995). Taxonomy of cyanobacteria. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 373-380.

Castenholz, R.W. (1992). Species usage, concept, and evolution in the cyanobacteria (blue-green algae). *J. Phycol.* 737-745.

Cembella, A. (1989). Occurrence of okadaic acid, a major diarrheic shellfish toxin, in natural populations of *Dinophysis* spp. from eastern coast of North America. *J. Appl. Phycol.* 1: 307-310.

Cembella, A.D. (1998). Ecophysiology and metabolism of paralytic shellfish toxins in marine microalgae. *In*: Anderson, D.M., Cembella, A.D., & Hallegraeff, G.M. (eds.), *Physiological ecology of harmful algal blooms*. NATO ASI Series Vol.G. 41, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 381-403.

Cembella, A.D., Milenkovic, L., Douchette, G., & Fernandez, M. (1995). *In vitro* biochemical methods and mammalian bioassays for phycotoxins. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 177-179.

Champetier De Ribes G., Rasolofonirina, R.N., Ranaivonson, G., Razafimahefa, N., Rakotoson, J.D. & Rabeson, D. (1997). Intoxications par animaux marins vénéneux à Madagascar (Ichtyosarchotoxisme et chélonitoxisme): données épidémiologiques récentes. *Bull. Soc. Path. Ex.*, 90: 286-290.

Chang, F.H. (1985). Preliminary toxicity test of *Prymnesium calathiferum* n. sp. isolated from New Zealand. *In*: Anderson, D.M., White, A.W., & Baden, D.G. (eds.), *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, New York. p. 109-112.

Chang, F.H. & Ryan, K.G. (1985). *Prymnesium calathiferum* sp. nov. (Prymnesiophyceae), a new species isolated from

Northland, New Zealand. *Phycologia*, 24: 191-198.

Chinain, M., Faust, M.A. & Pauillac, S. (1999). Morphology and molecular analyses of three toxic species of *Gambierdiscus* (Dinophyceae): *G. pacificus*, sp. nov., *G. australes*, sp. nov., and *G. polynesiensis*, sp. nov. *J. Phycol.* 35: 1282-1296.

Christensen, T. (1988). *Alger i naturen og laboratoriet*. Københavns Universitets Institut for Sporeplanter, København, 137 pp. (in Danish)

Cohen, P., Holmes, C.F.B., & Tsukitani, Y. (1990). Okadaic acid: a new probe for the study of cellular regulation. *Trends Biochem. Sci.*, March: 98-102.

Daugbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J., & Moestrup, Ø. (2000). Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of 3 new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* 39: 302-317.

Debonnel, G., Beauchesne, L., & Montigny, C. (1989). Domoic acid, the alleged mussel toxin, might produce its neurotoxic effect through kainate receptor activation: an electrophysiological study in the rat dorsal hippocampus. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 67: 29-33.

Devassy, V.P. (1989). Red tide discolouration and its impact on fisheries. *In*: Okaichi, T., Anderson, D.M., & Nemoto, T. (eds.) *Red tides: Biology, environmental science, and toxicology*. Elsevier, New York. p. 57-60.

Devassy, V. P., Bhattathiri, P. M. A.Qasim, S. Z. (1978). *Trichodesmium*- phenomenon. *Indian J. Mar. Sci.* 7: 168-186.

Dickey, R.W., Bobzin, S.W., Faulkner, D.J., Bencsath, F.A. & Andrzejewski, D. (1990). Identification of okadaic acid from a Caribbean dinoflagellate *Prorocentrum concavum*. *Toxicon* 28: 371–377.

Dodge, J. D. (1975). The Prorocentrales (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 71: 103-125.

Dodge, J.D. & Bibby, B.T. (1973). The Prorocentrales (Dinophyceae). I. A comparative account of the fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviaella*. *Bot. J. Linn. Soc.* 67: 175-187.

Endean, R., Monks, S. A., Griffith, J. K., Llewellyn, L. E. (1993). Apparent relationships between toxins elaborated by the cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* and those present in the flesh of the narrow-barred Spanish mackerel *Scomberomorus commersoni*. *Toxicon* 31: 1155-1165.

Erard-Le Denn, E., & Ryckaert, M. (1990) Trout mortality associated to *Distephanus speculum*. *In*: Granéli, E., Sundström, B.Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 137.

Falconer, I. (ed.) (1993a). *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London. 224 pp.

Falconer, I.R. (1993b). Mechanism of toxicity of cyclic peptide toxins from blue-green algae. *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, p. 177-186.

Falconer, I.R. (1996). Potential impact on human health of toxic cyanobacteria. *Phycologia* 35 suppl.: 6-11.

Faust, M.A. (1990). Morphologic details of six benthic species of *Prorocentrum* (Pyrrhophyta) from a mangrove island, Twin Cays, Belize, including two new species. *J. Phycol.* 26: 548–558.

Faust, M.A. (1991). Morphology of ciguatera-causing *Prorocentrum lima* (Pyrrhophyta) from widely different sites. *J. Phycol.* 26: 642-648.

Faust, M.A. (1993a). Surface morphology of a marine dinoflagellate *Sinophysis microcephalus* (Dinophyceae) from a mangrove island, Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 29: 355-363.

Faust, M.A. (1993b). *Prorocentrum belizeanum, Prorocentrum elegans,* and *Prorocentrum caribbaeum,* three new benthic species (Dinophyceae) from a mangrove island, Twin Cays, Belize. *J. Phycol.* 29: 100-107.

Faust, M.A. (1993c). Sexuality in a toxic dinoflagellate, *Prorocentrum lima. In*: Smayda, T.J. and Shimizu, Y. (eds), *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier Science Publishers B.V., p. 121-126.

Faust M.A. (1993d). Alternate asexual reproduction of *Prorocentrum lima. In*: Smayda, T.J.and Shimizu, Y. (eds.) *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier Science Publishers B.V., pp. 115-120.

Faust, M.A. (1994). Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Carrie Bow Cay, Belize: *P. sabulosum* sp. nov., *P. sculptile* sp. nov. and *P. arenarium* sp. nov. *J. Phycol.* 30: 755–763.

Faust, M.A. (1995). Observation of sand-dwelling toxic dinoflagellates (Dinophyceae) from widely differing sites, including two new species. *Journal of Phycology* 31: 996- 1003.

Faust M.A. (1996). Dinoflagellates in a mangrove ecosystem, Twin Cays, Belize. *Nova Hedwigia* 112: 447-460.

Faust, M.A. (1999). Three new *Ostreopsis* species (Dinophyceae): *O. marinus* sp. nov., *O. belizeanus* sp. nov. and *O. carribeanus* sp. nov. *Phycologia* 38: 92-99.

Faust, M.A., Morton, S. & Quod, J.P. (1996). Further SEM study of marine dinoflagellates: the genus *Ostreopsis* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 32: 1053-1065.

Faust, M.A., Larsen, J., Moestrup, Ø. (1999). Potentially toxic phytoplankton. 3. Genus *Prorocentrum* (Dinophyceae). *ICES Identification Leaflets for Plankton*, 184: 24 pp.

Fritz, L. & Triemer, R.E. (1985). A rapid simple technique utilizing calcofluor white M2R for the visualization of dinoflagellate thecal plates. *J. Phycol.* 21: 662-664.

Fukuyo, Y. (1981). Taxonomical study on benthic dinoflagellates collected in coral reefs. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 47: 967–978.

Fukuyo, Y., Takano, H., Chihara, M., & Matsuoka, K. (1990). *Red tide organisms in Japan – An illustrated taxonomic guide*. Uchida Rokakuho, Co. Ltd. Tokyo, 430 pp.

Gaines, G. & Elbrächter, M. (1987). Heterotrophic nutrition. *In*: Taylor, F.J.R. (ed.), *The biology of dinoflagellates*. Botanical Monographs 21, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 224-268

Geitler, L. (1932). Cyanophyceae. *In*: Kolkwitz, R. (ed.), *Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich, und der Schweiz*, vol. 14. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1196 pp.

Gillespie, N.C., Lewis, R.J., Pearn, J.H., Bourke, A.T., Holmes, M.J., Bourke, J.B., Shields, W.J. (1986). Ciguatera in Australia: occurence, clinical features, pathophysiology and management. *Med. J. Aust.* 145, 585-590.

Golubic, S. (1977). Speciation in *Trichodesmium*: occupation of an oceanic pelagic niche. *Schweiz. Z. Hydrol.* 39: 141-143.

Gourret, P. (1883). Les Péridiniens du Golfe de Marseille. Annals Mus. Hist. nat. Marseille, Zoologie 8(1): 1-116, 4 pls.

Green, J.C., Hibberd, D.J., Pienaar, R.N. (1982). The taxonomy of *Prymnesium* (Prymnesiophyceae) including a description of a new cosmopolitan species, *P. patellifera* sp. nov., and further observations on *P. parvum* N. Carter. *Brit. phycol. J.* 17: 363-382.

Grzebyk, D., Sako, Y. & Berland, B. (1998). Phylogenetic analysis of nine species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) inferred from 18S ribosomal DNA sequences, morphological comparisons, and description of *Prorocentrum panamensis*, sp. nov. *J. Phycol.* 34: 1055–1068.

Hallegraeff, G. M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase (Phycological reviews 13). *Phycologia* 32: 79-99.

Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds) (1995). *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO. 551 pp.

Hallegraeff, G.M. (1995). 1. Harmful algal blooms: A global overview. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 1-22.

Hallegraeff, G.M. & Lucas, I.A.N. (1988). The marine dinoflagellate genus *Dinophysis* (Dinophyceae): photosynthetic, neritic and non-photosynthetic, oceanic species. *Phycologia* 27: 25-42.

Halstead, B.W. & Cox, K. W. (1973). An investigation on fish poisoning in Mauritius. *Proc. Roy. Soc. Arts Sciences Mauritius* 4 : 1-26.

Hasle, G.R. (1993). Nomenclatural notes on marine planktonic diatoms. The family Bacillariaceae. *Beiheft. Nov. Hedw.* 106: 315-321.

Hasle, G.R. (1994). *Pseudo-nitzschia* as a genus distinct from *Nitzschia* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 30: 1036-1039.

Hasle, G.R. & Fryxell, G.A. (1995). Taxonomy of diatoms. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 339-364.

Hasle, G.R. & Syvertsen, E.E. (1996). Marine diatoms. *In*: Tomas, C. R. (ed.) *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego, p. 5-385.

Hawser, S. P., Codd, G. A., Carpenter, E. J., Capone, D. G. (1991). A neurotoxic factor associated with the bloom-forming cyanobacterium *Trichodesmium*. *Toxicon* 29: 277-278.

Hawser, S. P., O' Neil, J. M., Roman, M. R., Codd, G. A. (1992). Toxicity of blooms of the cyanobacterium *Trichodesmium* to zooplankton. *J. Appl. Phycol.* 4: 79-86.

Heil, C.A., Maranda, L. & Shimizu, Y. (1993). Mucus associated dinoflagellates: large scale culturing and estimation of growth rate. *In:* Smayda T.J. & Shimizu Y. (eds.) *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier, Amsterdam, p. 501-506.

Henriksen, P., Knipschildt, F., Moestrup., Ø, & Thomsen, H.A. (1993). Autecology, life history and toxicology of the silicoflagellate *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae). *Phycologia*: 32: 29-39.

Holmes, M.J. (1998). *Gambierdiscus yasumotoi* sp. nov. (Dinophyceae), a toxic benthic dinoflagellate from southeastern Asia. *J. Phycol.* 34: 661-668.

Holmes, M.J., Lewis, R.J., Jones, A. & Hoy, A.W. (1995). Cooliatoxin, the first toxin from *Coolia monotis* (Dinophyceae). *Natural Toxins* 3: 355-362.

Hoppenrath, M. (2000). Morphology and taxonomy of *Sinophysis* (Dinophyceae, Dinophysiales) including two new marine sand-dwelling species from the Noth German Wadden Sea. *Eur. J. Phycol.* 35 : 153-162.

Hu, T., De Freitas, A.S.W., Doyle, J., Jackson, D., Marr, J., Nixon, E., Pleasance, S., Quilliam, M.A., Walter, J.A. & Wright, J.L.C. (1993). New DSP toxin derivatives isolated from toxic mussels and the dinoflagellates *Prorocentrum lima* and *Prorocentrum concavum*. *In*: Smayda, T & Shimizu, Y. (eds.), *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier, Amsterdam, p. 507–512.

Igarashi, T., Oshima, Y., Murata, M., & Yasumoto, T. (1995). Chemical studies on prymnesins isolated from *Prymnesium parvum*. *In*: Lassus, P, Arzul, G., Erard, E., Gentien, P., & Marcaillou-Le Baut, C. (eds.), *Harmful marine algal blooms*. Lavoisier Publishing, Paris, p. 303-308.

Igarashi, T., Satake, M. & Yasumoto, T. (1996). Prymnesin-2: A potent ichtyotoxic and hemolytic glycoside isolated from

red tide alga *Prymnesium parvum*. *J. Am. Chem. Soc.* 118: 479-480.

Imamura, K. & Fukuyo, Y. (1987). Dinoflagellates. *In*: Chihara M., Fukuyo Y., & Takano H. (eds.), *A Guide for Studies of Red Tide Organisms*, Japanese Fisheries Resource Conservation Association, p. 64-72 (in Japanese).

Jacobson, D.M. & Anderson, D.M. (1996). Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates. *J. Phycol.* 32: 270-285.

Janson, S., Carpenter, E.J. & Bergman, B. (1994). Compartmentalisation of nitrogenase in a non-heterocystous cyanobacterium: *Trichodesmium contortum*. *FEMS Microbiol. Lett.* 118: 9-14.

Janson, S., Siddiqui, P.J.A., Walsby, A.E., Romans, K.M., Carpenter, E.J., & Bergman, B. (1995). Cytomorphological characterization of the planktonic diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium* spp. from the Indian Ocean and Carribbean and Sargasso Seas. *J. Phycol.* 31: 463-477.

Jeffrey, S.W. & Vesk, M. (1997). Introduction to marine phytoplankton and their pigments. *In*: Jeffrey, S.W., Mantoura, R.F.C. & Wright, S.W. (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*. UNESCO Publishing, Paris, p. 37-84.

Jörgensen, E. (1923). Mediterranean Dinophyceae. *Report on the Danish oceanographical expeditions 1908-10 to the Mediterranean and adjacent seas*. Vol 2, Biol., J2: 1-48.

Kaas, H., Larsen, J., Møhlenberg, F., & Richardson, K. (1991). The *Chrysochromulina polylepis* bloom in the Kattegat (Scandinavia) May-June 1988. Distribution, primary production and nutrient dynamics in the late stage of the bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 151-161.

Kao, C.Y. (1993). Paralytic shellfish poisoning. *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, p. 75-86.

Khan, S. Arakawa, O. Onoue, Y. (1996). Neurotoxin production by a chloromonad *Fibrocapsa japonica* (Raphidophyceae). *J. World Aquacult. Soc.* 27: 254-263.

Khan, S. Arakawa, O. Onoue, Y. (1997). Neurotoxins in a toxic red tide of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in Kagoshima Bay, Japan. *Aquacult. Res.* 28: 9-14.

Kimball, J.F.jr. & Wood E.J.F. (1965). A dinoflagellate with characters of *Gymnodinium* and *Gyrodinium*. *J. Protozool.* 12: 577-580.

Kofoid, C.A. (1907). Dinoflagellates of the San Diego region III. Description of new species. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 3: 299-340.

Kofoid, C.A. (1909). On *Peridinium steinii* Jørgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. *Arch. Protistenk.* 16: 25-47, 2 pls.

Kofoid, C. A. & Swezy, O. (1921). The free-living unarmoured Dinoflagellata. *Mem. Univ. Calif.* 5: 1-564.

Kohler, S. T. & Kohler, C. C. (1992). Dead bleached coral provides new surfaces for dinoflagellates implicated in ciguatera fish poisonings. *Environ. Biol. Fish.* 35: 413-416.

Komárek, J. & Anagnostidis, K. (1990). Modern approach to the classification system of Cyanophytes: 4. Nostocales. *Archiv Hydrobiol.* Suppl. 82: 247-345

Komárek, J. & Anagnostidis, K. (1987). Modern approach to the classification system of cyanophytes: 2. Chroococcales. *Archiv Hydrobiol.* Suppl. 73: 157-226.

Kotaki, Y., Yoshida, M., Thuoc, C.V., Huyen, N.T.M., Hoi, N.C., Fukuyo, Y. & Kodama, M. (2000). Domoic acid production in *Nitzschia* sp. nov. (Bacillariophyceae), isolated from a shrimp-culture pond in Do Son, Vietnam. *J. Phycol.* 36: 1057-1060.

Kozakai, H., Oshima, Y., & Yasumoto, T. (1982). Isolation and structural elucidation of hemolysin from the phytoflagellate *Prymnesium parvum*. *Agric. Biol. Chem.* 46: 233-236.

Lam, C. W. Y.& Yip, S. S. Y. (1990). A three-month red tide event in Hong Kong. *In*: Granéli, E., Sundström, B., Edler, L. & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 481-486.

Larsen, J & Moestrup, Ø. (1989). Guide to toxic and potentially toxic marine algae. The Fish Inspection Service, Ministry of Fisheries, Denmark, Luna Tryk, Copenhagen 61 pp.

Larsen, J. & Moestrup, Ø. (1992). Potentially toxic phytoplankton. 2. Genus *Dinophysis* (Dinophyceae). *ICES Identification Leaflets for Plankton* 180: 12 pp.

Lassus, P. & Bardouil, M. (1991). Le complexe '*Dinophysis acuminata*': Identification des espèces le long des côtes Française. *Cryptogamie Algologie* 12: 1-9.

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.

Lewis R.J. (2001). The changing face of ciguatera. *Toxicon* 39(1), 97-106.

Lindahl, O. & Dahl, E. (1990). On the development of the *Chrysochromulina polylepis* bloom in the Skagerrak in May – June 1988. *In*: Granéli, E., Sundström, B. Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 189-194.

Lundholm N. & Moestrup Ø. (2000). Morphology of the marine diatom *Nitzschia navis-varingica* sp. nov. (Bacillariophyceae), another producer of the neurotoxin domoic acid. *J. Phycol.* 36: 1162-1174.

Lush, G.J., Hallegraeff, G.M., & Munday, B.L. (1998). Histopathological effects in juvenile greenback flounder *Rhombosolea taparina* exposed to the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *In*: Reguera, B., Blanco, J., Fernández, Mª, L., Wyatt, T. (eds.), *Harmful algae*, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 609-610.

Mackenzie, L., Haywood, A., Adamson, J., Truman, P., Till, D., Seki, T., Satake, M., & Yasumoto, T. (1996). Gymnodimine contamination of shellfish in New Zealand. *In*: Yasumoto, T., Oshima, Y. & Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and toxic algal blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 97-100.

Maclean, J.L. (1993). Developing-country aquaculture and harmful algal blooms. *In*: Pullin, R.S.V., Rosenthal, H. & Maclean, J.L. (eds.), *Environment and aquaculture in developing countries*. ICLARM Conf. Proc. 31: 252-284.

MacPhee, D.J., Hanic, L.A., Friesen, D.L. & Sims, D. E. (1992). Morphology of toxin-producing *Nitzschia pungens* Grunow forma *multiseries* Hasle. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 303-311.

Maranda, L., Wang, R., Masuda, K., & Shimuzu, Y. (1990). Investigation of the source of domoic acid in mussels. *In*: Granéli, E., Sundström, B.Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 300-304.

Maranda L., Chan C. & Martin C. (1999). *Prorocentrum lima* in waters of the Great South Channel near Georges Bank. *J. Phycol.* 35: 1158-1161.

Matsuoka, K., Iizuka, S., Takayama, H., Honjo, H., Fukuyo, Y., & Ishimaru, T. (1989). Geographic distribution of *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi around west Japan. *In*: Okaichi, T., Anderson, D.M., & Nemoto, T. (eds.) *Red tides: biology, environmental science, and toxicology*. Elsevier, New York, p. 101-104.

Matsuyama, Y., Uchida, T., Nagai, K., Ishimura, M., Nishimura, A., Yamaguchi, M., & Honjo, T. (1996). Biological and environmental aspects of noxious dinoflagellate red tides by *Heterocapsa circularisquama* in the west Japan. *In*: Yasumoto, T., Oshima, Y. & Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and toxic algal blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 247-250.

McLachlan, J.L., Boalch, G.T., & Jahn, R. (1997). Reinstatement of the genus *Exuviaella* (Dinophyceae, Prorocentrophycidae) and an assessment of *Prorocentrum lima*. *Phycologia* 35: 38-46.

Mercado, J.A., Viera, M., Tosteson, T.R., Gonzales, I., Silva, W. & Escalona, de Motta G. (1995). Differences in the toxi-city and biolgical activity of *Ostreopsis lenticularis* observed using different extraction procedures. *In*: Lassus P., Arzul G., Erard E., Gentien P. & Marcaillou C. (eds.) *Harmful marine algal blooms*. Lavoisier, Paris, p. 321-326.

Meunier, F.A., Mercado, J.A., Molgo, J., Tosteson, T.R. & Escalona, de Motta G. (1997). Selective depolarization of the muscle membrane in frog nerve-muscle preparations by a chromatographically purified extract of the dinoflagellate *Ostreopsis lenticularis*. *Br. J. Pharmacol.* 121: 1224-1230.

Moestrup, Ø. (1995). Current status of chrysophyte 'splinter groups': synurophytes, pedinellids, silicoflagellates. *In*: Sandgren, C.D., Smol, J. P.; Kristiansen, J. (eds.), *Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 75-91.

Moestrup, Ø. & Hansen, P.J. (1988). On the occurrence of the potentially toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* (= *Gonyaulax excavata*) and *A. ostenfeldii* in Danish and Faroese waters. *Ophelia* 28: 195-213.

Moestrup, Ø. & Larsen, J. (1992). Potentially toxic phytoplankton. 1. Haptophyceae (Prymnesiophyceae). *ICES Identification Leaflets for Plankton* 179: 11 p.

Moestrup, Ø. & Thomsen, H.A. (1990). *Dictyocha speculum* (Silicoflagellata, Dictyochophyceae), studies on armoured and unarmoured stages. *Biologiske Skrifter* 37: 5-57.

Moestrup, Ø. & Thomsen, H.A. (1995). Taxonomy of toxic haptophytes (Prymnesiophyceae). *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 319-338.

Moita, M.T. & Sampayo, M. (1993). Are there cysts in the genus *Dinophysis*? *In*: Smayda, T.J. & Shimuzu, Y. (eds.), *Toxic Phytoplankton Blooms in the Se*a. Elsevier, Amstersdam, p. 153-157.

Moore, R.E., Bartolini, G., Barchi, J., Bothner-By, A.A., Dodok, J. & Ford, J. (1982). Absolute stereochemistry of palytoxin. *J. Am. Chem. Soc.* 104: 3776-3779.

Mortensen, A.M. (1985). Massive fish mortalities in the Faroe Islands caused by a *Gonyaulax excavata* red tide. *In*: Anderson, D.M., White, A.W., & Baden, D.G. (eds.), *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, New York, p. 165-170.

Morton, S.L. & Bomber, J.W. (1994). Maximizing okadaic acid content from *Prorocentrum hoffmannianum* Faust. *J. Appl. Phycol.* 6: 41-44.

Morton, S.L., Moeller, P.D.R., Young, K.A. & Lanoue, B. (1998). Okadaic acid production from the marine dinoflagellate *Prorocentrum belizeanum* Faust isolated from the Belizean coral reef ecosystem. *Toxicon* 36: 201–206.

Morton, S.L., Petitpain, D.L., Busman, M. & Moeller, P.D.R. (2000). Production of okadaic acid and dinophysis toxins by different species of *Prorocentrum*. *Conf. abstract from 9th conf. on harmful algal blooms, Tasmania* p. 183.

Munga, D., Wawiye, P., Nyonje, B., Wakibya, J.G., Obungu., V. (1992). Control of algal blooms by *Artemia* in Salt Ponds of Kenya. *Larviculture and Artemia Newsletter* no. 25, 37pp.

Murakami, Y., Oshima, Y. & Yasumoto, T. (1982). Identification of okadaic acid as a toxic component of a marine dinoflagellate *Prorocentrum lima*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 48: 69–72.

Murata, M., Legrand, A.M., Ishibashi, Y., Fukui, M. & Yasumoto, T. (1990). Structures and configurations of ciguatoxin from the moray eel *Gymnothorax javanicus* and its likely precursor from the dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus*. *J. Am. Chem. Soc.*, 112: 4380-4386.

Murata, M., Naoki H., Iwashita, T., Matsunaga, S., Sasaki, M., Yokoyama, A. & Yasumoto T. (1993). Structure of maito-

toxin. *J. Am. Chem. Soc.*, 115: 2060-2064.

Nakajima, I., Oshima, Y. & Yasumoto, T. (1981). Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 47: 1029-1033.

Onuma, Y., Satake, M., Ukena, T., Roux, J., Chanteau, S., Rasolofofonirina, N., Ratsimaloto, M., Naoki, H. & Yasumoto, T. (1999). Identification of putative palytoxin as a cause of clupeotoxism. *Toxicon* 37: 55-65.

Ostenfeld, C.H. (1908). The phytoplankton of the Aral Sea and its effluents, with an enumeration of the algae observed. *Wiss. Ergebn. Aralsee Exped.* 8: 123-225.

Otterstrøm, C.V. & Steemann-Nielsen, E. (1939). Two cases of extensive mortality in fishes caused by the flagellate *Prymnesium parvum*. *Rep. Dan. Biol. Stn.* 44: 5-24

Paerl, H. W., Pinckney, J. L.Fear, J. M., & Peierls, B. L. (1998). Ecosystem responses to internal and watershed organic matter loading: consequences for hypoxia in the eutrophying Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 166: 17-25.

Partensky, F. & Sournia, A. (1986). Le dinoflagellé *Gyrodinium* cf. *aureolum* dans le plancton de l'Atlantique nord: identification, écologie, toxicité. *Cryptogamie Algologie* 7: 251-75.

Paul, G.K., Matsumori, N., Konoki, K., Sasaki, M., Murata, M., & Tachibana, K. (1996). Structure of amphidinol 3 and its choresterol-dependent [sic] membrane pertubation: a strong antifungal metabolite produced by the dinoflagellate, *Amphidinium klebsii*. *In*: Yasumoto, T., Oshima, Y. & Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and toxic algal blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 503-506.

Paul, G.K., Nobuaki, M., Keiichi, K., Michio, M., Kazuo, T. (1997). Chemical structures of amphidinols 5 and 6 isolated from marine dinoflagellate *Amphidinium klebsii* and their cholesterol-dependent membrane disruption. *J. Mar. Biotech.* 5: 124-128.

Payri, C.E. (1985). Contribution à la connaissance de la flore marine benthique de l'île de La Réunion (Archipel des Mascareignes, Océan Indien). *In*: Gabrie C. & Salvat B. (eds.). *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp. Tahiti 1985, Antenne Musèum-EPHE, Moorea, French Polynesia 6*, p. 635-640.

Pierce, R. H., Henry, M. S. Proffitt, L. S., & Hasbrouck, P. A.(1990). Red tide toxin (brevetoxin) enrichment in marine aerosol. *In*: Granéli, E., Sundström, B.Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 397-402.

Prego, R., Pazos, Y., Maneiro, J., & Marino, J. (1998). First bloom of silicoflagellate *Dictyocha speculum* causing salmon mortality in a Galician ria (NW Spain). *In*: Reguera, B., Blanco, J., Fernández, M[a], L., Wyatt, T. (eds.), *Harmful algae*, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 106.

Quilliam, M.A. & Wright, J.L.C. (1995). Methods for diarrhetic shellfish poisons. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 95-111.

Quod, J.P. & Turquet, J. (1996). Ciguatera fish poisoning in Réunion Island (SW Indian Ocean): epidemiology and clinical patterns. *Toxicon*, 34: 779-785.

Quod, J.P. (1994). *Ostreopsis mascarenensis* sp. nov. (Dinophyceae), dinoflagellé toxique associé à la ciguatera dans l'Océan Indien. *Cryptogamie Algologie* 15: 243–251.

Quod, J.P., Ten-Hage, L., Turquet, J., Mascarell, G. & Couté, A. (1999). *Sinophysis canaliculata* sp. nov. (Dinophyceae), a new benthic dinoflagellate from western Indian Ocean islands. *Phycologia* 38: 87–91.

Quod, J-P., Turquet, J., Conejro, S., & Ralijaona, C. (2000). Cigutera risk assesment in the Indian Ocean following the 1998 coral bleaching event. *In*: Souter, D., Obura, D., & Linden O. (eds.), *Coral Reef Degradation in the Indian Ocean, status report 2000*. CORDIO, p. 166-168.

Rensel, J:E. (1993). Severe blood hypoxia of Atlantic salmon (*Salmo salar*) exposed to the marine diatom *Chaetoceros concavicornis*. *In*: Smayda, T.J. & Shimuzu, Y. (eds.), *Toxic phyoplankton blooms in the sea*. Elsevier, Amsterdam, p. 625-630.

Rensel, J.E. (1995). Management of finfish aquaculture resources. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 463-474.

Rhodes, L. White, D., Syhre, M., & Atkinson, M. (1996). *Pseudonitzschia* species isolated from New Zealand coastal waters: domoic acid production *in vitro* and links to shellfish toxicity. *In*: Yasumoto, T., Oshima, Y. & Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and toxic algal blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 155-158.

Rines, J.E.B. & Hargraves, P.E. (1988). The *Chaetoceros* Ehrenberg (Bacillariophyceae) flora of Narrangansett Bay, Rhode Island, U.S.A. *Bibliotheca Phycologica* Band 79, J. Cramer, Berlin, 196 pp.

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: 741-743.

Satake, M., Murata, M., & Yasumoto, T. (1991). Amphidinol, a polyhydroxypolyene antifungal agent with an unprecedented structure, from marine dinoflagellate, *Amphidinium klebsii*. *J. Am. Chem. Soc*. 113: 9859-9861.

Schiller, J. (1933). Dinoflagellatae (Peridinieae). 1. Theil. *In*: Rabenhorst L. (ed.), *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, 10 band., 3. abt., 1. theil, p.1-617.

Schmidt, J. (1901). Preliminary report on the botanical results of the Danish expedition to Siam (1899-1900). Flora of Koh Chan. Contributions to the knowledge of the vegetation in the Gulf of Siam. Part VI. Peridiniales. *Botanisk Tidsskrift*, 24: 212-222.

Seki, T, Satake, M., MacKenzie, L., Kaspar, H.F., Yasumoto, T. (1995). Gymnodimine, a novel toxic imine isolated from the Foveaux strait oysters and *Gymnodinium* sp. *In*: Yasumoto, T., Oshima, Y. & Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and toxic algal blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 495-498.

Silver, M. & Miller, P. (2000). Seafood toxins in Zanzibar, East Africa. *Conf. abstract from 9th conf. on harmful algal blooms, Tasmania* p. 221.

Simonsen, S. & Moestrup, Ø. (1997). Toxicity tests in eight species of *Chrysochromulina* (Haptophyta). *Can. J. Bot*. 75: 129-136.

Sivonen, K. (1996). Cyanobacterial toxins and toxin production. *Phycologia* 35 suppl.: 12-24.

Skov, J., Lundholm, N., Moestrup, Ø., & Larsen, J. (1999). Potentially toxic phytoplankton. 4. The diatom genus *Pseudo-nitzschia* (Diatomophyceae/ Bacillariophyceae). ICES Identification leaflets for plankton, no. 185, 23 pp.

Skovgaard, A. (1996a). Mixotrophy in *Fragilidium subglobosum* (Dinophyceae): growth and grazing responses as functions of light intensity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 143: 247-253.

Skovgaard, A. (1996b). Engulfment of *Ceratium* spp. (Dinophyceae) by the thecate photosynthetic dinoflagellate *Fragilidium subglobosum*. *Phycologia* 35: 490-499.

Skulberg, O.M., Carmichael, W.W., Codd, G.A., & Skullberg, R. (1993). Taxonomy of toxic Cyanophyceae (Cyanobacteria). *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, p. 145-164.

Smayda, T. J. (1990). Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. *In*: Graneli, E., Sundström, B. Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 29-40.

Sournia, A. (1968). La cyanophycée *Oscilatoria* (=*Trichodesmium*) dans le plancton marin: Taxinomie, et observations dans le Canal de Mozambique. *Nova Hedwigia*, 15:1-12, 2 pls.

Sournia, A. (1995). Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into biodiversity. *In*: Lassus, P, Arzul, G., Erard, E., Gentien, P., & Marcaillou-Le Baut, C. (eds), *Harmful marine algal blooms*. Lavoisier Publishing, Paris, p. 103-112.

Stabell, O.B., Aanesen, R.T., & Eilertsen, H.C (1999). Toxic peculiarities of the marine alga *Phaeocystis pouchetii* detected by *in vivo* and *in vitro* bioassay methods. *Aquatic Toxicology* 44: 279-288.

Steidinger, K.A. (1993). Some taxonomic and biologic aspects of toxic dinoflagellates. *In*: Falconer I. (Ed.) *Algal toxins in seafood and drinking water*, Academic press, London, p. 1-28.

Steidinger, K. & Baden D.G. (1984). Toxic marine dinoflagellates. *In*: Spector, D.L. (ed.), *Dinoflagellates*. Academic Press, Orlando, p. 201-261.

Steidinger, KA. & Moestrup, Ø. (1990). The taxonomy of *Gonyaulax, Pyrodinium, Alexandrium, Gessnerium, Protogonyalax* and *Goniodoma*. *In*: Granéli, E., Sundström, B. Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York, p. 522-523.

Steidinger, K. A. & Tangen, K. (1996). Dinoflagellates. *In*: Tomas, C. R. (ed.) *Identifying marine phytoplankton*. Academic Press, San Diego, p. 387-584.

Stoecker, D.K., Li, A., Coats, D.W., Gustafson, D.E., & Nannen, M.K. (1997). Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152:1-12.

Stosch, H.A. von (1969). Dinoflagellaten aus der Nordsee, I. Über *Cachonina niei* Loeblich (1968), *Gonyaulax grindleyi* Reinecke (1967) und eine Methode zur Darstellung von Peridineen-panzern. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, 19: 558-568.

Sukenik, A., Rosin, C., Hadas, O., Porat, R., Teltsch, B., Banker, R., & Carmeli, S. (1998). Cylindrospermopsin, a hepatotoxin produced by the cyanobacterium *Aphanizomenon ovalisporum* isolated from lake Kinneret, Israel. *In*: Reguera, B., Blanco, J., Fernández, Mª, L., Wyatt, T. (eds.), *Harmful algae*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 478-480.

Sullivan, J.J. (1993). Methods of analysis for algal toxins: dinoflagellate and diatom toxins. *In*: Falconer, I. (ed.), *Algal toxins in seafood and drinking water*. Academic Press, London, p. 29-48.

Tafall, B.F.O. (1942). Notas sobre algunos Dinoflagelados planctónicos marinos de México, con descriptión de nuevas especies. *Anales de la E.N. de Ciencas Biological* 2: 435-447.

Tangen, K. (1977). Blooms of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) in North European waters, accompanied by mortality in marine organisms. *Sarsia* 63: 123-33.

Taylor, D.L. (1971). Taxonomy of some common *Amphidinium* species. *Br. Phycol. J.* 6: 129-133.

Taylor, F.J.R. (1976). Dinoflagellates from the international Indian Ocean expedition. A report on the material collected by the 'R.V. Anton Bruun' 1963-1964. *Bibliotheca Botanica*, 132: 1-234, 46 pls.

Taylor, F.J.R. (1987). Dinoflagellate morphology. *In*: Taylor, F.J.R. (ed.), *The biology of dinoflagellates*. *Botanical Monographs* 21, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 24-91.

Taylor, F.J.R., Fukuyo, Y., & Larsen, J. (1995). Taxonomy of harmful dinoflagellates. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae*. IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 283-317.

Ten-Hage, L. (2000). Les dinophycées benthiques du sud-ouest de l'Océan Indien: nouvelles espèces, écologie et potentiel toxique. Ph.D. Thesis. Paris VI University, 250 pp.

Ten-Hage, L., Delaunay, N., Pichon, V., Couté, A., Puiseux-Dao, S. & Turquet, J. (2000a). Okadaic acid production from the marine benthic dinoflagellate *Prorocentrum arenarium* Faust (Dinophyceae) isolated from Europa Island coral

reef ecosystem (SW Indian Ocean). *Toxicon* 38: 1043–1054.

Ten-Hage, L., Turquet, J., Quod, J.P., Puiseux-Dao, S. & Couté, A. (2000b). *Prorocentrum borbonicum* sp. nov. (Dinophyceae), a new toxic benthic dinoflagellate from southwestern Indian Ocean. *Phycologia* 34: 296-301.

Ten-Hage, L., Turquet, J., Quod, J.P. & Couté, A. (2000c). *Coolia areolata* sp. nov. (Dinophyceae), a new sand-dwelling dinoflagellate from southwestern Indian Ocean. *Phycologia* 39: 377-383.

Terao, K., Ohmori, S., Igarashi, K., Ohtani, I., Watanabe, M.F., Harada, K.I., Ito, E. & Watanabe, M. (1994). Electron microscopic studies on experimental poisoning in mice induced by cylindrospermopsin isolated from blue-green alga *Umezakia natans*. *Toxicon* 32: 833-843.

Terao, K., Ito, E., Igarashi, T., Aritake, S., Seki, T., Satake, M., & Yasumoto, T. (1996). Effects of prymnesin, maitotoxin and gymnodimine on the structure of gills of small fish akahire, *Tanichthys albonubes* Lin. *In*: Yasumoto, T., Oshima, Y. & Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and toxic algal blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 479-481.

Throndsen, J. (1978). Preservation and storage, *In*: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton manual*. Monographs on oceanographic methodology, UNESCO, p. 69-74.

Throndsen, J. (1993). The planktonic marine flagellates. *In*: Tomas, C.R. (ed.), *Marine phytoplankton a guide to naked flagellates and coccolithophorids*. Academic Press, San Diego, p. 7-145.

Tindall, D.R., Dickey, R.W., Carlson, R.D. & Morey-Gaines, G. (1984). Ciguatoxigenic dinoflagellates from the Caribbean Sea. *In:* Ragelis E.P. (ed.) *Seafood toxins*. American Chemical Society, Washington D.C., p. 225–240.

Tindall, D.R., Miller, D.M. & Bomber, J.W. (1989). Culture and toxicity of dinoflagellates from ciguatera endemic regions of the world. *Toxicon* 27: 83.

Tognetto, L., Bellato, S., Moro, I. & Andreoli, C. (1995). Occurrence of *Ostreopsis ovata* (Dinophyceae) in the Tyrrhenian Sea during summer 1994. *Bot. Mar.* 38: 291-295.

Torigoe, K., Murata, M. & Yasumoto, T. (1988). Prorocentrolide, a toxic nitrogenous macrocycle from a marine dinoflagellate, *Prorocentrum lima*. *J. Am. Chem. Soc.* 110: 7876–7877.

Turquet, J. (1997). Etude écologique et toxicologique des Dinophycées benthiques inféodées aux intoxications alimentaires dans le Sud-ouest de l'Océan Indien. Ph.D. Thesis. Paris VII University, 222 pp.

Turquet, J., Quod, J.P., Couté, A. & Faust, M. (1998). Assemblage of benthic dinoflagellates and monitoring of harmful species in Réunion island (SW Indian ocean) during the 1993-1996 period. *In*: Reguera B., Blanco J., Fernandez M.L. & Wyatt T. (eds), *Harmful algae*. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 44-47.

Turquet, J., Ralijaona, C., Toyb, M., Hurbungs, M., Jeannoda, V., Nageon, De Lestang, J. & Quod, J.P. (2000a). A rational strategy toward the management of seafood poisoning in the werstern Indian Ocean region. *Conf. abstract from 9th conf. on harmful algal blooms, Tasmania*, p. 238.

Turquet, J., Hurbungs, M., Jeannoda, V., Pannetier, S., Quod, J.P., Ramialiharisoa, A., Ranaivonson, G. (2000b). Manuel méthodologique. Suivi et prévention des intoxications par consommation d'animaux marins dans le sud-ouest de l'océan Indien. *Methodological guide Commission de l'Océan Indien*, 50 pp.

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: 265-270.

Usami, M., Sakate, M., Ishida, S., Inoue, A., Kan, Y. & Yasumoto, T. (1995). Palytoxin analogs from a dinoflagellate *Ostreopsis siamensis*. *J. Am. Chem. Soc.*, 117: 5389-5390.

Valkenburg, S.D. van & Norris, R.E. (1970). The growth and morphology of the silicoflagellate *Dictyocha fibula* Ehrenberg in culture. *J. Phycol.* 6: 48-54.

Wheeler, J. F. (1953). The problem of poisonous fishes. *Mauritius-Seychelles Fish Survey,* 1: 44-48.

Wille, N. (1904). *Die Schizophyceen der Plankton-Expedition.* Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, Bd. 2, Verlag von Lipsius & Tischer, Kiel & Leipzig, 88 pp., 3 pls.

Wright, J.L.C. & Cembella, A.D. (1998) Ecophysiology and biosynthesis of polyether marine biotoxins. *In*: Anderson, D.M., Cembella, A.D., & Hallegraeff, G.M. (eds.), *Physiological ecology of harmful algal blooms.* NATO ASI Series Vol.G. 41, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p.427-451.

Wright, J.L.C. & Quilliam, M.A. (1995). Methods for domoic acid, the amnesic shellfish poisons. *In*: Hallegraeff, G. M, Anderson, D.M., & Cembella, A.D. (eds), *Manual on harmful microalgae.* IOC Manuals and Guides No. 33, UNESCO, p. 113-133.

Yasumoto, T. (1998). Fish poisoning due to toxins of microalgal origins in the Pacific. *Toxicon*, 36: 1515-1518.

Yasumoto, T. & Murata, M. (1993). Marine toxins. *Chem. Rev.* 93: 1897-1909.

Yasumoto, T., Inoue, A., Ochi, T., Fujimoto, K., Oshima, Y., Fukuyo, Y., Adachi, R. & Bagnis, R. (1980a). Environmental studies on a toxic dinoflagellate responsible for ciguatera. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 46: 1397–1404.

Yasumoto, T., Oshima, Y., Sugawara, W., Fukuyo, Y., Oguri, H., Igarashi, T., & Fujita, N. (1980b). Identification of *Dinophysis fortii* as the causative organism of diarrhetic shellfish poisoning. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 46: 1405-1411.

Yasumoto, T., Seino, N., Murakami, Y., & Murata, M. (1987). Toxins produced by benthic dinoflagellates. *Biol. Bull.* 172: 128-131.

Yasumoto, T., Underdal, B., Aune, T., Hormazabal, V., Skulberg, O.M., & Oshima, Y. (1990). Screening for hemolytic and ichthyotoxic components of *Crysochromulina polylepis* and *Gyrodinium aureolum* from Norwegian waters. *In*: Granéli, E., Sundström, B.Edler, L., & Anderson, D. M. (eds). *Toxic marine phytoplankton.* Elsevier, New York, p. 436-440.

Yoo, J.S., Fukuyo, Y. & Agura, Y. (1997). Morphological variation of *Prorocentrum lima* (Dinophyceae) in culture. *In* Reguera B., Blanco J., Fernandez M. & Wyatt T. (eds) *VIII International conference on harmful algae, abstracts and poster classification*, Vigo, Spain, p. 217.

Yuki, K., & Yoshimatsu, S. (1989). Two fish-killing species of *Cochlodinium* from Harima Nada, Seto Inland Sea, Japan. *In*: Okaichi, T., Anderson, D.M., & Nemoto, T. (eds.) *Red tides: biology, environmental science, and toxicology.* Elsevier, New York, p. 451-454.

Zhou, J. & Fritz, L. (1993). Ultrastructure of two toxic marine dinoflagellates, *Prorocentrum lima* and *Prorocentrum maculosum. Phycologia* 32: 444-450.

IOC Manuals and Guides

No.	Title
1 rev. 2	Guide to IGOSS Data Archives and Exchange (BATHY and TESAC). 1993. 27 pp. (English, French, Spanish, Russian)
2	International Catalogue of Ocean Data Station. 1976. *(Out of stock)*
3 rev. 3	Guide to Operational Procedures for the Collection and Exchange of JCOMM Oceanographic Data. Third Revised Edition, 1999. 38 pp. (English, French, Spanish, Russian)
4	Guide to Oceanographic and Marine Meteorological Instruments and Observing Practices. 1975. 54 pp. (English)
5 rev.	Guide for Establishing a National Oceanographic Data Centre, 1997. 42 pp. (English)
6 rev.	Wave Reporting Procedures for Tide Observers in the Tsunami Warning System. 1968. 30 pp. (English)
7	Guide to Operational Procedures for the IGOSS Pilot Project on Marine Pollution (Petroleum) Monitoring. 1976. 50 pp. (French, Spanish)
8	*(Superseded by IOC Manuals and Guides No. 16)*
9 rev.	Manual on International Oceanographic Data Exchange. (Fifth Edition). 1991. 82 pp. (French, Spanish, Russian)
9 Annex I	*(Superseded by IOC Manuals and Guides No. 17)*
9 Annex II	Guide for Responsible National Oceanographic Data Centres. 1982. 29 pp. (English, French, Spanish, Russian)
10	*(Superseded by IOC Manuals and Guides No. 16)*
11	The Determination of Petroleum Hydrocarbons in Sediments. 1982. 38 pp. (French, Spanish, Russian)
12	Chemical Methods for Use in Marine Environment Monitoring. 1983. 53 pp. (English)
13	Manual for Monitoring Oil and Dissolved/Dispersed Petroleum Hydrocarbons in Marine Waters and on Beaches. 1984. 35 pp. (English, French, Spanish, Russian)
14	Manual on Sea-Level Measurements and Interpretation.
	Vol. I: Basic Procedure. 1985. 83 pp. (English, French, Spanish, Russian)
	Vol. II: Emerging Technologies. 1994. 72 pp. (English)
	Vol. III: Reappraisals and Recommendations as of the year 2000. 2002. 55 pp. (English)
15	Operational Procedures for Sampling the Sea-Surface Microlayer. 1985. 15 pp. (English)
16	Marine Environmental Data Information Referral Catalogue. Third Edition. 1993. 157 pp. (Composite English/French/Spanish/Russian)
17	GF3: A General Formatting System for Geo-referenced Data
	Vol. 1: Introductory Guide to the GF3 Formatting System. 1993. 35 pp. (English, French, Spanish, Russian)
	Vol. 2: Technical Description of the GF3 Format and Code Tables. 1987. 111 pp. (English, French, Spanish, Russian)
	Vol. 4: User Guide to the GF3-Proc Software. 1989. 23 pp. (English, French, Spanish, Russian)
	Vol. 5: Reference Manual for the GF3-Proc Software. 1992. 67 pp. (English, French, Spanish, Russian)
	Vol. 6: Quick Reference Sheets for GF3 and GF3-Proc. 1989. 22 pp. (English, French, Spanish, Russian)
18	User Guide for the Exchange of Measured Wave Data. 1987. 81 pp. (English, French, Spanish, Russian)

No.	Title
19	Guide to IGOSS Specialized Oceanographic Centres (SOCs). 1988. 17 pp. (English, French, Spanish, Russian)
20	Guide to Drifting Data Buoys. 1988. 71 pp. (English, French, Spanish, Russian)
21	*(Superseded by IOC Manuals and Guides No. 25)*
22	GTSPP Real-time Quality Control Manual. 1990. 122 pp. (English)
23	Marine Information Centre Development: An Introductory Manual. 1991. 32 pp. (English, French, Spanish, Russian)
24	Guide to Satellite Remote Sensing of the Marine Environment. 1992. 178 pp. (English)
25	Standard and Reference Materials for Marine Science. Revised Edition. 1993. 577 pp. (English)
26	Manual of Quality Control Procedures for Validation of Oceanographic Data. 1993. 436 pp. (English)
27	Chlorinated Biphenyls in Open Ocean Waters: Sampling, Extraction, Clean-up and Instrumental Determination. 1993. 36 pp. (English)
28	Nutrient Analysis in Tropical Marine Waters. 1993. 24 pp. (English)
29	Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. 1994. 178 pp . (English)
30	MIM Publication Series:
	Vol. 1: Report on Diagnostic Procedures and a Definition of Minimum Requirements for Providing Information Services on a National and/or Regional Level. 1994. 6 pp. (English)
	Vol. 2: Information Networking: The Development of National or Regional Scientific Information Exchange. 1994. 22 pp. (English)
	Vol. 3: Standard Directory Record Structure for Organizations, Individuals and their Research Interests. 1994. 33 pp. (English)
31	HAB Publication Series:
	Vol. 1: Amnesic Shellfish Poisoning. 1995. 18 pp. (English)
32	Oceanographic Survey Techniques and Living Resources Assessment Methods. 1996. 34 pp. (English)
33	Manual on Harmful Marine Microalgae. 1995. (English)
34	Environmental Design and Analysis in Marine Environmental Sampling. 1996. 86 pp. (English)
35	IUGG/IOC Time Project. Numerical Method of Tsunami Simulation with the Leap-Frog Scheme. 1997. 122 pp. (English)
36	Methodological Guide to Integrated Coastal Zone Management. 1997. 47 pp. (French, English)
37	Post-Tsunami Survey Field Guide. First Edition. 1998. 61 pp. (English, French, Spanish, Russian)
38	Guidelines for Vulnerability Mapping of Coastal Zones in the Indian Ocean. 2000. 40 pp. (French, English)
39	Improved Global Bathymetry; Final Report of SCOR Working Group 107. (***under preparation)***
40	Guidelines for the Study of Shoreline Change in the Western Indian Ocean Region. 2000. 73 pp. (English)
41	Potentially Harmful Marine Microalgae of the Western Indian Ocean Microalgues potentiellement nuisibles de l'océan Indien occidental. 2001. 104 pp./ (English/French)