



THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITÉ DES ANTILLES

Ecole doctorale : Milieu insulaire tropical à risques
Spécialité : Physiologie et biologie des organismes – populations et interactions

Présentée par
Aurélié BOISNOIR

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de L'UNIVERSITE DES ANTILLES

Sujet de la thèse :

**Les dinoflagellés benthiques de Guadeloupe et Martinique :
distribution et rôle trophique pour la méiofaune**

Soutenue le 22.03.2018, à Pointe à Pitre, Guadeloupe

Devant le jury composé de :

Pr Olivier GROS, Professeur, Université des Antilles, Président de jury

Dr Elisa BERDALET, HDR, Institut de Ciències del Mar, Rapporteur

Dr Laure GUILLOU, Directeur de recherche, CNRS, Rapporteur

Pr Thérèse MARIANNE-PEPIN, Professeur, Université des Antilles, Examinateur

Dr Rodolphe LEMEE, HDR, Université Pierre et Marie Curie, Directeur de thèse

Dr Pierre-Yves PASCAL, HDR, Université des Antilles, Directeur de thèse

A
Mes parents,
Elena

(...)

j'habite un vouloir obscur

j'habite un long silence

j'habite une soif irrémédiable

j'habite un voyage de mille ans

j'habite une guerre de trois cent ans

j'habite un culte désaffecté

entre bulbe et caïeu j'habite l'espace inexploité

j'habite du basalte non une coulée (...)

j'habite donc une vaste pensée

mais le plus souvent je préfère me confiner

dans la plus petite de mes idées (...)

Calendrier lagunaire, recueil « Moi, laminaire », Aimé Césaire

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres de mon jury. Olivier Gros, Elisa Berdalet, Laure Guillou et Thérèse Marianne-Pépin. Je suis honorée que vous ayez accepté de prendre part à l'évaluation de ma thèse.

Merci à Olivier Gros, de m'avoir accueillie au sein de l'équipe « Biologie de la mangrove ». Tes conseils, et ta disponibilité m'ont aidé à ne pas me décourager.

Je remercie particulièrement M. Lemée de m'avoir accompagnée depuis mon stage de Master 2 et de m'avoir fait découvrir le domaine des dinoflagellés benthiques. Grâce à vous j'ai eu la chance de découvrir un domaine qui a du sens pour moi et dans lequel je souhaite m'impliquer. Je vous remercie aussi pour tous les moyens mis en place pendant ma thèse. Je suis consciente des opportunités dont j'ai bénéficié ces dernières années. Grâce à vous j'ai participé à des congrès pendant lesquels j'ai rencontré des chercheurs et des collaborations ont pu se mettre en place au cours de cette thèse. #TeamRL

Je remercie chaleureusement Pierre-Yves, #Py-py, #Py-pus, #Pypynette... #KergPy pour son dévouement, son encadrement, ses mails le vendredi à 23h ou encore le week-end à 01:23 AM. Ton exigence, ta rigueur, m'ont bousculée mais m'ont permis de me faire la ... ☺. Tu m'as sortie de ma zone de confort... et ces heures d'enseignements durant les derniers mois de ma thèse, on en parle ? Je te remercie pour ta confiance car moi-même je ne pensais pas que j'arriverais à terminer cette thèse un jour. J'espère avoir bien participé #privatejoke. Et puis, tous les doctorants ne peuvent pas se targuer d'avoir eu un directeur aux Iles Kerguelen pendant la fin de leur thèse #TeamPy, #TeamWaffles, #TeamCompassion.

Je remercie toute l'équipe de mon laboratoire. Silvina, M. Noëlle, Patrick, Catherine, je vous remercie pour votre soutien. Nath et JM je vous remercie pour vos conseils. Grâce à vous je continue à croire que malgré les difficultés on peut s'épanouir dans notre domaine. Une mention spéciale pour Jenn #mamauvaise, Seb #monpetit et Francess. Je vous adore. Même en écrivant ces mots vous me faites chialer. Jenn nos moments de galères, nos joies, Aaron, nos peines ...cette thèse a vraiment été un concentré d'émotions. J'attends ton final #mapaillette. Seb je ne serai pas de ceux qui oublient de remercier ceux qui travaillent dans l'ombre. Ceux sans qui les manips seraient compliquées à mettre en place ou impossibles. Je te remercie pour ta disponibilité et ton soutien. Francess, merci pour ton optimisme.

Je tiens à remercier l'équipe BB du LOV. Sophie, tu étais là dès le début de cette aventure. Je te remercie pour tout, absolument tout ! AnneSo, je crois que je suis toujours traumatisée par la quantité de vaisselle qu'on a pu faire pendant ces 4 mois passés à Villefranche-sur-Mer. Je te remercie pour ton aide et te souhaite un bon courage pour la suite. Je ne peux oublier Coco, Anne, Linda, Isa qui m'ont facilité la vie notamment pour les démarches administratives.

Je remercie aussi Cécile Jauzein et Laure Maugendre pour leur soutien sans oublier Charlotte Dromard, et Lou Frotté.

Je tiens à remercier les équipes de l'Institut Pasteur de Guadeloupe. Merci à M. Talarmin de m'avoir donné accès à du matériel. Grâce à cette collaboration de nombreux comptages ont été réalisés lors de cette thèse. Je remercie Thierry Zozio et Stéphanie Guyomard pour leur aide.

Je remercie le GdR phycotox de m'avoir donné l'opportunité de partir à l'Ifremer de Concarneau pour faire des analyses morpho-génétiques de dinoflagellés benthiques venant des Antilles françaises. Le projet CARTAGO m'a permis d'être formée par le très célèbre chercheur Nicolas Chomérat. Nicolas je te remercie pour tes formations, ta patience, ton humilité. C'est un véritable honneur de travailler avec toi. Lors de mes passages à la station j'ai bien vu que tu me transmettais tes connaissances sans retenue et j'espère que ce n'est que le début d'une longue collaboration.

Je remercie Claude Le Bec, directeur de la station Ifremer de Concarneau, de m'avoir accueillie sous le magnifique crachin breton finement dentelé. Je remercie Gwen pour son soutien et sa confiance et ses pouvoirs magiques sans oublier Audrey, Sylviane et Elizabeth.

Je remercie chaleureusement Jean-Claude Falguière, Gilbert Dutto et Jacques Denis de la station Ifremer des Antilles pour leur soutien. Trois semaines à l'époque pour mon premier stage ! Suite à cela vous m'avez toujours soutenue et je vous remercie. Je remercie aussi Emmanuel Thouard qui a été attentif à mon avancement et m'a proposée son aide pendant cette folle aventure.

Je remercie mes amis et ma famille de m'avoir accompagnée dans cette aventure. La thèse c'est bien, mais s'amuser c'est notre seconde nature. La StanFamily <3, Tatie Lulu, Antoine, Christophe, Jean Yves, Céthia, Méina, Vanessa, Rodrigue #MonBest, Malika <3 #laseuleetlunique, Aurélien #monhipsterdemerde, Maïcha #voisine, le groupe de 12h30 de #simplycrossfit, mes poulettes de #CrossfitNice. Merci !

Dans ma petite vingtaine de déplacement, j'ai rencontré beaucoup de personnes dans les aéroports dont d'une femme extraordinaire en la personne de Marie-Hélène Théliam. Sa détermination est un exemple pour moi.

Johann ! Ça n'a pas été facile pour toi non plus e.fo..é! Merci de m'avoir supportée. Merci de m'avoir laissé faire mes loongs monologues tout en pleurant. Merci pour les bons repas. Merci les fous rires jusqu'aux larmes après nos journées de folie. Merci d'avoir été présent même quand j'étais #àfleurdequeueuse. #TeamChocolate, #TeamSoca, #TeamJoieDeVivre #TeamLeVerreAMoitié ?, #TeamNetflix.

Je remercie mes parents et mon frère, mes sponsors inconditionnels ! Tylo, on fait quoi maintenant ? ☺ Maman les mots me manquent. Merci pour ton soutien infailible. Tu étais présente dans les moments les plus sombres, même quand ta santé ne te le permettait pas. Tu y as cru jusqu'au bout. Plus que moi. Papa merci pour tout. Tes petits plats, tes blagounettes, l'assistance à terre chaque mois lors des prélèvements en Martinique. Je suis consciente de la chance que vous m'avez donnée.

Elena...

Résumé

La distribution des dinoflagellés benthiques toxiques est inconnue en Guadeloupe et en Martinique, alors qu'à l'échelle du bassin caribéen ces microalgues sont responsables de toxico-infections alimentaires collectives sérieuses comme la ciguatera. Au cours de cette thèse, l'écologie des dinoflagellés benthiques toxiques a été abordée *via* des études de répartitions spatio-temporelles (Chapitres 1, 2, 3) et une approche d'écologie trophique (Chapitre 4).

Dans un premier temps, 27 sites ont été explorés afin de décrire la répartition spatiale des dinoflagellés benthiques en Guadeloupe et en Martinique (Chapitre 1). Seuls les macrophytes (supports biologiques des dinoflagellés benthiques) les plus abondants aux différents sites ont été considérés. Au cours de cette étude, 161 prélèvements ont été analysés et 7 fois plus de dinoflagellés benthiques toxiques ont été trouvés en Guadeloupe qu'en Martinique. Le genre *Ostreopsis* a dominé la communauté des dinoflagellés benthiques dans ces deux îles, alors que cette tendance a rarement été retrouvée dans le bassin caribéen.

Dans un deuxième temps, 3 sites de chaque département ont été sélectionnés afin de mettre en place un suivi mensuel des abondances de dinoflagellés benthiques toxiques sur 18 mois (Chapitre 2). Les sites retenus *i*) présentaient une forte abondance de dinoflagellés benthiques toxiques et *ii*) avaient été identifiés comme sites potentiellement dangereux par l'Agence Régionale de la Santé. Au cours de cette étude, 927 prélèvements de macrophytes ont été analysés et 5 fois plus de dinoflagellés benthiques toxiques ont été trouvés en Guadeloupe qu'en Martinique. Les genres *Ostreopsis* et *Prorocentrum* ont dominé respectivement en Guadeloupe et en Martinique. Alors que la Guadeloupe se trouve dans la zone où les cas de ciguatera sont les plus nombreux, le genre *Gambierdiscus*, (responsable de cette intoxication), était deux fois plus abondant en Martinique, suggérant l'existence d'espèces avec des toxicités différentes entre les deux îles. L'abondance des dinoflagellés était peu influencée par les paramètres abiotiques (température et salinité), mais structurée par des paramètres biotiques (macrophytes hôtes). *Halophila stipulacea*, une angiosperme invasive dans les Petites Antilles, a été identifiée comme favorisant le développement du genre *Gambierdiscus*.

La répartition des dinoflagellés benthiques toxiques a aussi été étudiée en fonction de la profondeur sur 2 sites en Guadeloupe pendant la saison sèche et la saison humide (Chapitre 3). Au cours de cette étude, les genres *Ostreopsis* et *Prorocentrum* étaient les plus abondants. Aucune

influence de la profondeur n'a été trouvée sur l'abondance totale des dinoflagellés benthiques ; cependant les genres *Ostreopsis* et *Gambierdiscus* étaient principalement abondants en surface, alors que le genre *Coolia* était présent plus en profondeur.

L'approche d'écologie trophique concernait le lien trophique entre dinoflagellés benthiques toxiques et méiofaune (Chapitre 4). Les transferts au sein des réseaux trophiques de phycotoxines synthétisées par les dinoflagellés benthiques toxiques sont généralement étudiés chez les organismes de grande taille, délaissant les organismes de petite taille qui sont pourtant en contact direct avec les microalgues. Au cours de cette étude, une attention particulière a été portée aux copépodes harpacticoïdes qui composent la méiofaune. Cette étude expérimentale, par marquage des microalgues aux isotopes stables, s'est focalisée sur les copépodes harpacticoïdes et a permis de mesurer le taux d'ingestion d'*Amphidinium* sp. et d'*Ostreopsis* sp.. Cette étude démontre que les organismes de la méiofaune peuvent constituer une voie d'entrée des toxines synthétisées par les dinoflagellés benthiques dans les réseaux trophiques.

Abstract

The distribution of benthic toxic dinoflagellates is unknown in Guadeloupe and Martinique even if at the Caribbean basin spatial scale, those microalgae are responsible for serious poisoning such as ciguatera. During this thesis, the ecology of benthic toxic dinoflagellates present was studied using: spatio-temporal studies (Chapters 1, 2, 3) and a trophic ecology approach (Chapter 4).

First, 27 sites were explored to describe the spatial distribution of benthic dinoflagellates present in Guadeloupe and Martinique (Chapter 1). Only the most abundant macrophytes (biological substrates of benthic dinoflagellates) at the different sites were considered. In this study, 161 samples were analyzed and 7 times more toxic benthic dinoflagellates were found in Guadeloupe than in Martinique. The genus *Ostreopsis* dominated the benthic dinoflagellate community in both islands, although this trend has only rarely been found in the Caribbean basin.

Then, 3 sites per department were chosen in order to set up a monthly monitoring of benthic dinoflagellates abundances during 18 months (Chapter 2). The sites selected *i*) had a high abundance of benthic toxic dinoflagellates and *ii*) were identified as potentially dangerous by the Agence Régionale de la Santé. During this study, 927 samples of macrophytes were analyzed and 5 times more benthic toxic dinoflagellates were found in Guadeloupe than in Martinique. *Ostreopsis* and *Prorocentrum* genera dominated respectively in Guadeloupe and in Martinique. Two times more *Gambierdiscus* were found in Martinique than in Guadeloupe even if Guadeloupe is located in the high prevalence area and this genus being responsible for ciguatera. This result suggested that species with different toxicities structured the benthic toxic dinoflagellates community in this area. The abundances of benthic dinoflagellates were little influenced by abiotic parameters (temperature and salinity) but structured by biotic parameters (host macrophytes). *Halophila stipulacea* an invasive angiosperm in the Lesser Antilles has been identified as promoting the development of the genus *Gambierdiscus*.

The distribution of benthic toxic dinoflagellates was also studied according to the depth at 2 sites in Guadeloupe during the dry and the wet seasons (Chapter 3). In order to avoid bias due to the presence of different macrophytes, this experiment was conducted only on *H. stipulacea* constituting mono-specific meadows along a strong depth gradient. In this study, the *Ostreopsis* and *Prorocentrum* genera were the most abundant. No influence of the depth was found on total

abundance of benthic dinoflagellates; however, *Ostreopsis* and *Gambierdiscus* genera were mainly abundant near the surface while the genus *Coolia* was present deeper.

The trophic ecology approach focused on the trophic link between toxic benthic dinoflagellates and meiofauna (Chapter 4). Transfers within the food webs of phycotoxins synthesized by benthic dinoflagellates are mainly studied in large organisms neglecting smaller ones in direct contact with microalgae. This experimental study, by labeling the microalgae with stable isotopes, focused on harpacticoid copepod and measured for the first time their ingestion rates of *Amphidinium* sp. and *Ostreopsis* sp.. This study demonstrated that meiofauna organisms can constitute an input channel of phycotoxins from benthic dinoflagellates in food webs.

Avant-propos

Ce travail de thèse a été initié suite au projet PROLITENSAN financé par la Fondation de France.

La Collectivité Territoriale de la Martinique a par la suite financé cette thèse *via* une allocation de recherche doctorale versée pendant 2 ans puis d'un contrat à durée déterminée pendant 1 an. Ce travail de thèse a aussi bénéficié du soutien financier de Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-Mer. Parallèlement à ce travail de thèse, j'ai dispensé 59h équivalent TD en tant que vacataire au département de Biologie de l'Université des Antilles lors de ma dernière année de thèse.

Cette thèse a pu être réalisé grâce au soutien de l'Institut Pasteur de Guadeloupe.



Au cours de cette thèse 2 collaborations ont été mises en place.

Le projet DinoAntilles a débuté en 2017 et est financé par le programme EC2CO, l'Agence Régionale de la Santé et la Direction de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Forêt de Guadeloupe. Il est réalisé en collaboration avec l'agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail de Maisons-Alfort et l'équipe Phyc de l'Ifremer Nantes. Ce projet a pour but d'identifier de nouveaux organismes marins à intérêt commercial comme potentiels vecteurs de la ciguatera.

Le projet CARTAGO a été initié en juillet 2017 grâce à un financement accordé par le GdR Phycotox. Il vise à identifier au niveau spécifique grâce à des analyses moléculaires les espèces d'*Ostreopsis* et *Gambierdiscus* présentes en Guadeloupe et en Martinique. Ce projet est mené en collaboration avec l'Ifremer Concarneau.

Les résultats de cette thèse ont été valorisés à travers des présentations orales lors de congrès (régional, national et international) :

- Aurélie Boisnoir, Pierre-Yves Pascal, Sébastien Cordonier, Sophie Marro, Rodolphe Lemée, Spatio-temporal distribution of benthic toxic dinoflagellates in the French West Indies, 11th International conference on modern and fossil dinoflagellates 17-21 July 2017, Bordeaux, France.

- Aurélie Boisnoir, Pierre-Yves Pascal, Sophie Marro, Rodolphe Lemée, Distribution and abundances of benthic toxic dinoflagellates in the French West Indies, Conférence annuelle GdR Phycotox – Gis Cyano 2017, 14-16 mars 2017, Gif sur Yvette, France.

- Aurélie Boisnoir, Pierre-Yves Pascal, Sophie Marro, Rodolphe Lemée, Première étude spatiale sur les dinoflagellés benthiques toxiques en Guadeloupe et en Martinique, congrès PROLITENSAN, 4-6 avril 2016, Fort de France, Martinique.

Chaque étude menée au cours de cette thèse représente un chapitre de ce manuscrit. Les résultats des études sont voués à être publiés dans des revues scientifiques internationales :

- Aurélie Boisnoir, Pierre-Yves Pascal, Sophie Marro, Rodolphe Lémée, First spatial distribution of toxic dinoflagellates in the Lesser Antilles (Guadeloupe and Martinique, Caribbean Sea, soumis dans *Marina Botanica*.

- Aurélie Boisnoir, Pierre-Yves Pascal, Sébastien Cordonnier, Rodolphe Lemée, Spatio-temporal dynamics and biotic substrate preferences of benthic dinoflagellates in the Lesser Antilles, Caribbean Sea, en cours de finalisation avant soumission.

- Aurélie Boisnoir, Pierre-Yves Pascal, Sébastien Cordonnier, Rodolphe Lemée, Depth distribution of benthic dinoflagellates in the Caribbean Sea, en révision pour corrections mineures dans *Journal of Sea Research*, acceptée.

- Aurélie Boisnoir, Anne-Sophie Pavaux, Pierre Yves Pascal, Nikolaos Schizas, Sophie Marro, Thierry Blasco, Rodolphe Lemée, Ingestion of toxic benthic dinoflagellates by harpacticoid copepods, en cours de finalisation avant soumission.

Parallèlement à ce travail de thèse, j'ai aussi participé au Projet Mare Nostrum :

- Douglas Couet, Cécile Jauzein, Louis Wilmotte, Sophie Marro, Aurélie Boisnoir, Rodolphe Lemée, Distribution of the toxic dinoflagellates *Ostreopsis* and *Gambierdiscus* in the Mediterranean Sea: an up-to-date map, en cours de finalisation avant soumission.

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE.....	1
1. Généralités	2
2. Classification et identifications des dinoflagellés benthiques	4
3. Les dinoflagellés théqués	7
3.1. Les genres <i>Gambierdiscus</i> et <i>Fukuyoa</i>	7
3.2. Le genre <i>Ostreopsis</i>	7
3.3. Le genre <i>Coolia</i>	8
3.4. Le genre <i>Prorocentrum</i>	8
3.5. Le genre <i>Sinophysis</i>	9
4. Les dinoflagellés « athéqués »	9
4.1. Le genre <i>Amphidinium</i>	9
5. Les espèces cryptiques chez les dinoflagellés benthiques	10
6. Toxicité des dinoflagellés benthiques en lien avec les problèmes sanitaires, écologiques et socio-économiques.....	10
7. Détection des toxines	14
8. Ecologie des dinoflagellés	17
8.1. Stratégies d'échantillonnage des dinoflagellés benthiques	17
8.2. Régulation des dinoflagellés benthiques	18
8.3. La régulation « bottom-up », la croissance	19
8.1.1. La température	19
8.1.2. L'intensité lumineuse et la profondeur.....	20
8.1.3. La salinité	21
8.1.4. Les nutriments	22
8.1.5. Les substrats	23
8.4. La régulation « top-down »	24
8.1.6. La prédation	24
8.1.7. La mortalité.....	25
8.1.1. D'autres paramètres régulateurs, l'immigration et la dispersion.....	26
9. Evolution de la distribution des dinoflagellés benthiques et des problèmes sanitaires qu'ils induisent.....	27
9.1. Au niveau mondial.....	27
9.2. Dans la mer des Caraïbes.....	29
10. Objectifs	31

Sommaire

CHAPITRE 1	34
First spatial distribution of toxic dinoflagellates in the Lesser Antilles (Guadeloupe and Martinique, Caribbean Sea).....	35
<i>Phylogenetic and morphological categories of macrophytes</i>	39
<i>Dinoflagellate abundances and affinities with macrophytes</i>	43
<i>Dinoflagellates abundance and environmental variables</i>	44
<i>Ciguatera and Gambierdiscus</i>	44
Acknowledgments	46
CHAPITRE 2	68
Spatio-temporal dynamics and biotic substrate preferences of benthic dinoflagellates in the Lesser Antilles, Caribbean Sea.....	70
CHAPITRE 3.....	95
Depth distribution of benthic dinoflagellates in the Caribbean Sea.....	97
CHAPITRE 4	118
Ingestion of toxic benthic dinoflagellates by harpacticoid copepods	120
DISCUSSION GENERALE.....	133
1. Distribution des dinoflagellés benthiques dans le bassin caribéen.....	135
1.1. Les genres <i>Gambierdiscus</i> et <i>Fukuyoa</i> au centre de toutes les attentions dans le bassin caribéen.....	135
1.2. L'impact potentiel du changement global sur la distribution des dinoflagellés benthiques du bassin caribéen..	137
1.3. L'impact potentiel des changements globaux sur la saisonnalité des dinoflagellés benthiques du bassin caribéen	140
1.4. Des facteurs environnementaux importants à considérer	144
2. Les dinoflagellés benthiques toxiques et la méiofaune	147
PERSPECTIVES.....	150
1. La diversité spécifique	151
2. Ecotoxicité.....	151
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	154

INTRODUCTION GENERALE

Les façades maritimes des régions tempérées et tropicales sont attractives pour le développement des activités humaines et offrent à la population mondiale de nombreuses sources de nourriture (Berdalet et al., 2017). Cependant, certaines de ces zones sont régulièrement frappées par des blooms de dinoflagellés benthiques toxiques qui exposent la population à des problèmes sanitaires (Berdalet et al., 2015). Lors du déclin de ces blooms, la dégradation de la biomasse de ces dinoflagellés benthiques entraîne une hypoxie qui peut avoir un impact sur l'environnement (Berdalet et al., 2015) et avoir des répercussions économiques dans les domaines de la pêche et du tourisme (Berdalet et al., 2015). De ce fait, la prolifération des dinoflagellés benthiques toxiques a suscité la mise en place de nombreuses études afin d'améliorer les connaissances sur ces micro-algues (Berdalet et al., 2017).

Les travaux réalisés au cours de cette thèse sont en relation avec l'écologie des dinoflagellés benthiques toxiques ou potentiellement toxiques de la Martinique et de la Guadeloupe. Dans un premier temps, je vais présenter dans cette introduction quelques généralités sur les dinoflagellés benthiques. Je vais ensuite présenter les différents genres et espèces de ce groupe, ainsi que leurs toxines. Je terminerai par un état de l'art concernant l'écologie de ces espèces, puis une présentation des objectifs de mon travail de thèse.

1. Généralités

Les dinoflagellés constituent un groupe de protistes large et diversifié. Il regroupe 83 860 espèces présentes en milieu marin (Le Bescot et al., 2016). Les dinoflagellés se répartissent au sein d'un continuum trophique allant de l'autotrophie à la mixotrophie (Schnepf and Elbrächter, 1992). La moitié des dinoflagellés est autotrophe et peut s'adapter aux conditions environnementales pour devenir mixotrophes (Schnepf and Elbrächter, 1992; Taylor et al., 2008). Différentes interactions associant des dinoflagellés avec d'autres organismes ont été identifiées comme la symbiose mutualiste indispensable dans la construction de récifs coralliens (Pearse and Muscatine, 1971), la kleptoplastie (processus par lequel les chloroplastes d'un organisme photosynthétique sont utilisés par un autre organisme ; Minnhagen et al., 2008) ou encore le parasitisme qui concerne environ 150 espèces de dinoflagellés (Park et al., 2004). Les dinoflagellés peuvent être des parasites d'organismes photosynthétiques (Chambouvet et al., 2008; Coats, 1999) et de métazoaires (Fields et al., 2015; Gómez and Skovgaard, 2015; Skovgaard et al., 2012). Toutefois, la majorité des dinoflagellés a un mode de vie libre (Gómez, 2012) alors que seuls 160 sont benthiques (Taylor et al., 2008). Les

dinoflagellés ont un rôle écologique très structurant. Ils constituent, avec les diatomées, les principaux producteurs primaires à la base de la chaîne alimentaire aussi bien en milieu pélagique (Falkowski et al., 2004) qu'au sein des micro-algues composant le microphytobenthos (Giere, 2009).

Les dinoflagellés, aussi appelés dinophytes ou péridiniens, sont des micro-organismes unicellulaires eucaryotes. Ils possèdent 2 flagelles orthogonaux insérés ventralement leur permettant de se déplacer. Le flagelle transversal entoure équatorialement la cellule le long d'une gouttière appelée cingulum. En oscillant, il permet à la cellule de tourner sur elle-même. Le flagelle longitudinal lui est libre et prend naissance dans le sulcus. Il est à l'origine de mouvements rotatoires se faisant perpendiculairement à ceux du flagelle transversal. La conjugaison de ces deux mouvements induit une nage hélicoïdale (Fenchel, 2001). L'insertion des flagelles peut être de 2 types chez les dinoflagellés benthiques. Elle est dite dinocontée quand le flagelle transversal est ceint dans le cingulum (Figure 1). Cette insertion des flagelles concerne la plupart des dinoflagellés benthiques. Cependant, certaines espèces de dinoflagellés benthiques sont dépourvues de cingulum. Dans ce cas, le flagelle transversal entoure la partie antérieure de cellule et l'on parle de dinoflagellés desmocontés (Okamoto and Keeling, 2014). Les dinoflagellés ont aussi des caractéristiques intracellulaires.

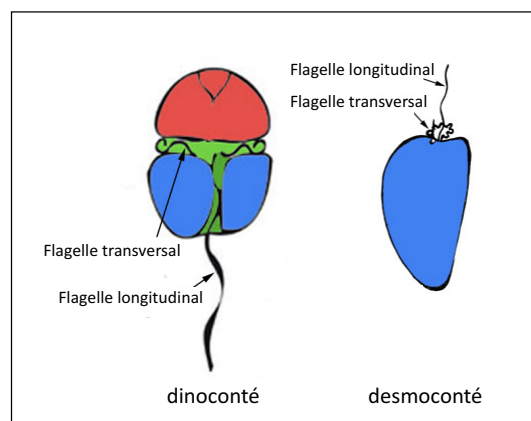


Figure 1: Dessin présentant les 2 types d'insertion des flagelles chez les dinoflagellés benthiques (<https://lc.cx/gnSU>, Tree of life web project, dernière visite le 21.01.18)

Le noyau de la plupart des dinoflagellés (sauf des Syndiniales) est différent de tous les autres eucaryotes. Ce dinocaryon contient des chromosomes constamment condensés qui le rendent facilement visible au microscope optique. Le génome des dinoflagellés est de grande taille (100 pg ~ 10¹¹ bases) et a une teneur élevée en bases guanine et cytosine. Leur génome est composé de séquences ADN répétées non codantes (Moreno Díaz de la Espina et al., 2005).

2. Classification et identifications des dinoflagellés benthiques

Certaines espèces de dinoflagellés ont besoin d'un support pour se développer. Elles sont dites benthiques ou épibenthiques et peuvent représenter 80% du microphytobenthos (Selina, 2016). Elles sont présentes en de plus fortes abondances sur des macrophytes (Morton and Faust, 1997). Les dinoflagellés benthiques sont des alvéolés car ils possèdent des vésicules sous-membranaires. Ces microalgues appartiennent à la classe des Dinophyceae et se répartissent au sein de 4 ordres (Dinophysiales, Gonyaulacales, Gymnodiniales et Prorocentrales) dont les différences concernent principalement la structure de leur membrane cellulaire (Figure 2).

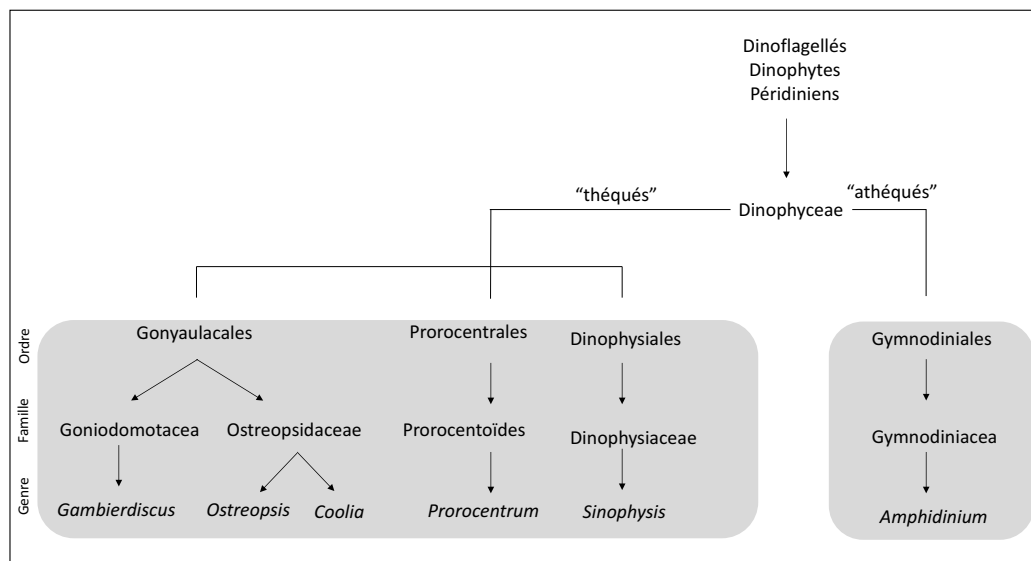


Figure 2: Classification des dinoflagellés benthiques toxiques

Les Dinophysiales, Gonyaulacales et les Prorocentrales regroupent des dinoflagellés benthiques dits théqués, armés ou encore cuirassés. Les Dinophysiales et les Gonyaulacales sont dinocontées (flagelle transversal sein dans le cingulum) tandis que les Prorocentrales sont desmocontées (flagelle transversale libre). Ces cellules ont sous leur membrane extracellulaire des vésicules remplies de cellulose qui rigidifient la membrane cellulaire formant une structure compacte appelée thèque ou amphiesma (Figure 3).

Les Gymnodiniales sont dits nus car leurs vésicules intra-membranaires ne contiennent pas de cellulose (Murray et al., 2012). Ils sont dépourvus de thèque (Steidinger, 1997). L'imprégnation argentique utilisée en microscopie électronique a permis de visualiser l'agencement des vésicules amphiesmales (Fensome et al., 1993) appelé Felderung (Spector, 2012) ou encore argyrome (Fensome et al., 1993).

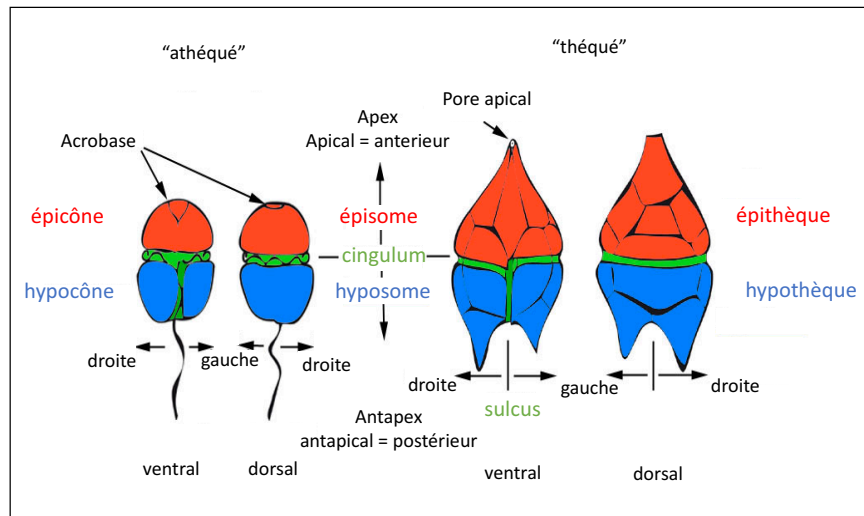


Figure 3: Dessin présentant les différentes structures des dinoflagellés « athéqués » et des dinoflagellés « théqués »
 (https://lc.cx/gnSU, Tree of life web project, dernière visite le 21.01.18).

Les genres *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Amphidinium*, *Coolia* et *Sinophysis* ont été identifiés au cours de cette thèse (Tableau 1). Ils sont présentés *via* leurs critères morphologiques principaux.

Tableau 1: Espèces de dinoflagellés benthiques présentes dans le bassin caribéen.

	Genre	Espèce
« théqué »	<i>Gambierdiscus</i> (Adachi and Fukuyo, 1979)	<i>G. caribaeus</i> (Litaker et al., 2009)
		<i>G. carolinianus</i> (Litaker et al., 2009)
		<i>G. carpenteri</i> (Litaker et al., 2009)
		<i>G. excentricus</i> (Fraga et al., 2011)
		<i>G. silvae</i> (Fraga and Rodríguez, 2014)
		<i>G. toxicus</i> (Adachi and Fukuyo, 1979)
	<i>Fukuyoa</i> (Gómez et al., 2015)	<i>F. nuetzleri</i> (Gómez et al., 2015)
	<i>Ostreopsis</i> (Schmidt, 1901)	<i>O. belizeana</i> (Faust, 1999)
		<i>O. caribbeana</i> (Faust, 1999)
		<i>O. heptagona</i> (Norris et al., 1985a)
		<i>O. labens</i> (Faust and Morton, 1995)
		<i>O. lenticularis</i> (Fukuyo, 1981)
		<i>O. marinus</i> (Faust, 1999)
		<i>O. ovata</i> (Fukuyo, 1981)
		<i>O. siamensis</i> (Fukuyo, 1981)

	<i>Coolia</i> (Meunier, 1919)	<i>C. monotis</i> (Meunier, 1919), <i>C. santacroce</i> (Karafas et al., 2015) <i>C. tropicalis</i> (Faust, 1995)
	<i>Prorocentrum</i> (Ehrenberg, 1834)	<i>P. belizeanum</i> (Faust, 1993a) <i>P. caribbaeum</i> (Faust, 1993a) <i>P. concavum</i> (Fukuyo, 1981) <i>P. elegans</i> (Faust, 1993) <i>P. emarginatum</i> (Fukuyo, 1981) <i>P. formosum</i> (Faust, 1993b) <i>P. foraminosum</i> (Faust, 1993b) <i>P. fukuyoi</i> (Murray et al., 2007) <i>P. gracile</i> (Schütt, 1985) <i>P. hoffmannianum</i> (Faust, 1990) <i>P. levis</i> (Faust et al., 2008) <i>P. lima</i> (Dodge, 1975; Ehrenberg, 1834) <i>P. maculosom</i> (Faust, 1993b) <i>P. mexicanum</i> (Osario-Tafall, 1942) <i>P. norrisianum</i> (Faust, 1997) <i>P. reticulatum</i> (Faust, 1997) <i>P. ruetzlerianum</i> (Faust, 1990) <i>P. sabulosum</i> (Faust, 1994) <i>P. steidingerae</i> (Gómez et al., 2017) <i>P. sculptile</i> (Faust, 1994) <i>P. tropicale</i> (Faust, 1997)
	<i>Sinophysis</i> (Nie and Wang, 1944)	<i>S. canaliculata</i> (Quod et al., 1999), <i>S. ebriolus</i> (Balech, 1956) <i>S. microcephala</i> (Nie and Wang, 1944) <i>S. stenomosoma</i> (Hoppenrath, 2000a) <i>S. verruculosa</i> (Chomérat et al., 2009) <i>S. hoppenrathiana</i> (Chomérat, 2016) <i>S. vespertilio</i> (Chomérat, 2016)
“athéqué”	<i>Amphidinium</i> (Claparède and Lachmann, 1859)	<i>A. carterae</i> (Hulburt, 1957) <i>A. operculatum</i> (Maranda and Shimizu, 1996)

3. Les dinoflagellés théqués

3.1. Les genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa*

Les cellules du genre *Gambierdiscus* ont une forme de lentille (Adachi and Fukuyo, 1979). Certaines espèces sont globulaires alors que d'autres sont comprimées antéro-postérieurement (Litaker et al., 2009).

Gambierdiscus toxicus, la première espèce décrite dans ce genre *Gambierdiscus* (Adachi and Fukuyo, 1979) a été découverte en Polynésie française.

Actuellement, 15 espèces de *Gambierdiscus* ont été décrites (Kretzschmar et al., 2017; Smith et al., 2017; Sparrow et al., 2017) et 8 d'entre elles sont présentes dans le bassin caribéen (Litaker et al., 2017) (Figure 4).

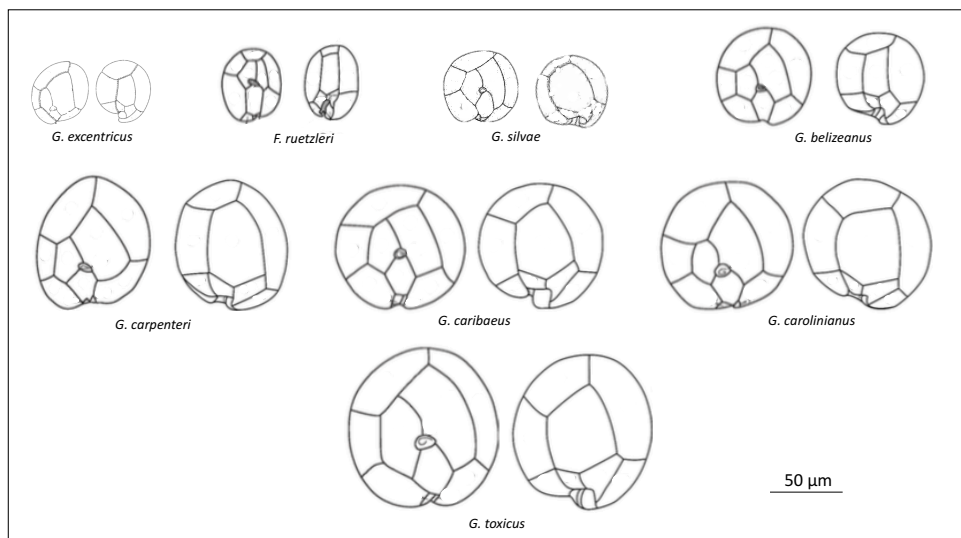


Figure 4: Dessin des différentes espèces de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* présentes dans le bassin caribéen (Litaker et al., 2017; Mc Millan et al., 1986; Pottier et al., 2001). *Gambierdiscus* ribotype 2 n'est pas présenté.

Le genre *Fukuyoa* n'a pas été identifié morphologiquement pendant ce travail de thèse. Il regroupe 3 espèces (Smith et al., 2017) dont une, *F. ruetzleri*, qui a été trouvée dans le bassin caribéen (Litaker et al., 2017).

3.2. Le genre *Ostreopsis*

Les cellules du genre *Ostreopsis* sont reconnaissables à leur forme dite de « goutte » (Hasle et al., 1996). Elles ont une forme ovoïde et sont comprimées antéro-postérieurement (Faust and Gullledge, 2002). L'espèce type décrite chez le genre *Ostreopsis* est *O. siamensis* (Schmidt, 1901) puis 10 autres espèces provenant de différentes zones géographiques ont ensuite été décrites. Parmi les 11 espèces décrites actuellement 9 espèces sont présentes dans le bassin caribéen (Figure 5).

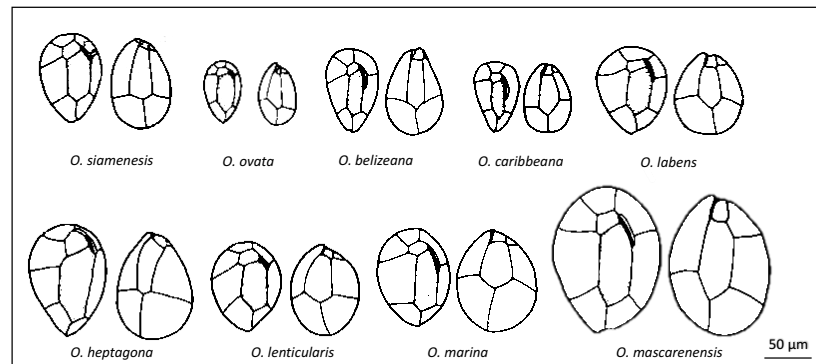


Figure 5: : Dessins des différentes espèces d'*Ostreopsis* (Accoroni et al., 2016) présentes dans le bassin caribéen (Rhodes, 2011). L'épithèque (gauche) et l'hypothèque (gauche) sont représentées pour chaque espèce.

3.3. Le genre *Coolia*

Les espèces du genre *Coolia* sont sphériques (Faust, 1995; Karafas et al., 2015; Meunier, 1919). Sept espèces ont été décrites dans le genre *Coolia*. L'espèce type *Coolia monotis* (Meunier, 1919) a été trouvée dans la Manche puis 6 autres espèces ont été décrites.

Trois espèces de ce genre sont présentes dans le bassin caribéen (Faust, 1992, 1995; Karafas et al., 2015; Okolodkov et al., 2014).

3.4. Le genre *Prorocentrum*

Les espèces du genre *Prorocentrum* sont rondes, ovoïdes ou cordiformes (Hoppenrath et al., 2013). Une suture sagittale remplace le cingulum qui soude les 2 valves de la thèque (Fensome et al., 1993). Le sulcus est confondu avec l'espace périflagellaire, d'où émergent les deux flagelles insérés antérieurement soutenus par des plaques.

Une quarantaine d'espèces benthiques de *Prorocentrum* a été décrite (Hoppenrath et al., 2013). L'espèce *P. micans* est l'espèce type de ce genre (Ehrenberg, 1834). Une vingtaine d'espèces du genre *Prorocentrum* est présente dans la région des Caraïbes (Almazán-Becerril et al., 2015; Faust, 1990, 1993b, 1997; Gómez et al., 2017; Wood, 1968) (Figure 6).

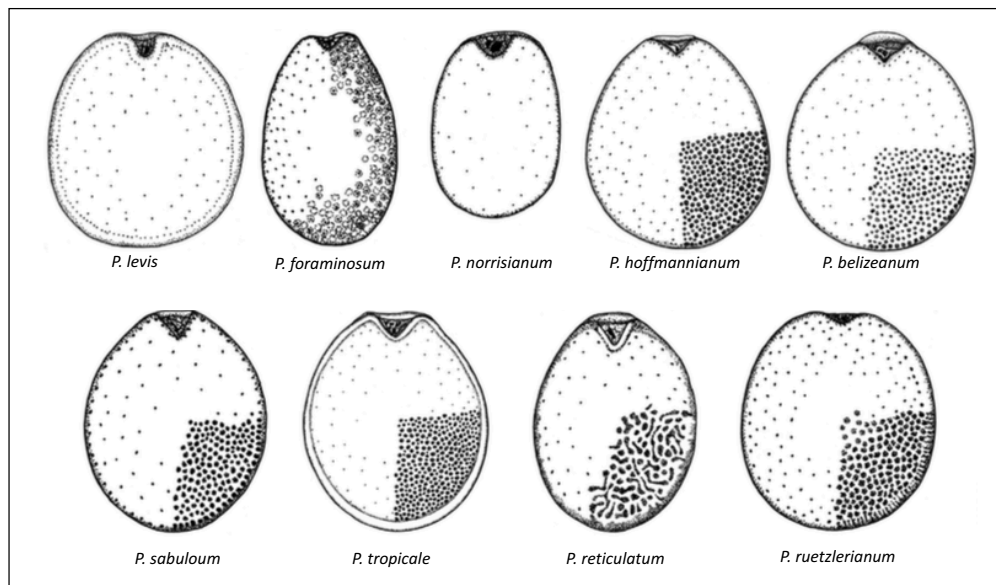


Figure 6: Dessin de la valve droite de quelques espèces de *Procoenidium* présentes dans le bassin caribéen (Hoppenrath et al., 2013).

3.5. Le genre *Sinophysis*

Les cellules du genre *Sinophysis* ont l'épithèque très réduite par rapport à l'hypothèque (Paulmier, 1992). Les cellules ont une thèque divisée par une suture sagittale verticale en 2 valves latérales (Fensome et al., 1993; Taylor, 1980). Le cingulum sépare l'épithèque de l'hypothèque. Les plaques de ces dinoflagellés sont présentes sur la face ventrale de l'épithèque, l'hypothèque et le sulcus ne comporte qu'un seul pore flagellaire (Fensome et al., 1993).

Parmi ces 9 espèces décrites, 7 sont présentes dans le bassin caribéen (Almazán-Becerril et al., 2015; Chomérat, 2016; Martínez-Cruz et al., 2015; Okolodkov and Gárate-Lizárraga, 2006).

4. Les dinoflagellés « athéqués »

4.1. Le genre *Amphidinium*

Les cellules du genre *Amphidinium* sont comprimées dorso-ventralement et peuvent être arrondies, ovoïdes, allongées. L'épicône est petit et moins haut et large que l'hypocône (Paulmier, 1992; Steidinger, 1997). Les cellules de ce genre n'ont pas de suture sagittale (Fensome et al., 1993; Steidinger, 1997; Wedemayer et al., 1982). Sur plus d'une centaine d'espèces décrites, 2 espèces sont présentes dans le bassin caribéen.

5. Les espèces cryptiques chez les dinoflagellés benthiques

Différents critères morphologiques (taille, forme de la thèque, ornements présents à la surface de la thèque, flagelles, forme des bandes intercalaires) ont longtemps été utilisés pour identifier les dinoflagellés benthiques (Faust, 1990, 1993c, 1995; Faust and Morton, 1995) or ces caractères morphologiques, peuvent être très variables au sein d'une même espèce comme c'est le cas pour *Prorocentrum lima* (Faust, 1991; Hoppenrath et al., 2013), et se sont révélés être inadapés pour définir de nouvelles espèces (David et al., 2013; Hoppenrath et al., 2013; Parsons et al., 2012; Penna et al., 2005). Aussi, la détermination de nouvelles espèces de dinoflagellés benthiques basée sur des critères morphologiques a entraîné des confusions d'identification comme la description d'une même espèce sous deux noms différents (ex : *P. concavum* (Fukuyo, 1981) et *P. arabianum* (Morton et al., 2002)). Actuellement, lors de la description d'une nouvelle espèce de dinoflagellés benthiques, en plus de l'étude morphologique, il est fortement recommandé de déposer dans les bases de données comme GenBank les séquences d'ADN de la nouvelle espèce et de les comparer à celles des espèces déjà décrites (Parsons et al., 2012). L'utilisation conjointe de l'approche moléculaire et de l'étude morphologique des dinoflagellés a déjà permis de résoudre des problèmes taxonomiques (Daugbjerg et al., 2000; Scholin et al., 1994). L'étude phylogénétique des dinoflagellés benthiques repose principalement sur l'analyse des ITS (Internal Transcribed Spacer) et des LSU (Large Subunit) de l'ADN ribosomal (Scholin et al., 1994) .

6. Toxicité des dinoflagellés benthiques en lien avec les problèmes sanitaires, écologiques et socio-économiques

Une trentaine d'espèces de dinoflagellés benthiques peuvent synthétiser des toxines (Holmes and Teo, 2002; Hoppenrath et al., 2014) parmi les plus toxiques au monde (Botana et al., 2009; Friedman et al., 2008). Les phycotoxines de dinoflagellés benthiques peuvent causer des dommages écologiques entraînant des mortalités massives d'organismes marins (Shears and Ross, 2009). Les blooms de dinoflagellés benthiques toxiques peuvent aussi générer des problèmes économiques pour les pêcheurs professionnels, en aquaculture ou encore dans le secteur du tourisme (Bagnis, 1981; Shumway, 1990; Bauder et al., 2001; Heredia-Tapia et al., 2002; Berdalet et al., 2015). L'ensemble des pertes économiques liées à la présence des dinoflagellés benthiques est difficilement quantifiable (Ahmed, 1991; Berdalet et al., 2015).

Les toxines des dinoflagellés benthiques sont particulièrement dangereuses si elles sont intégrées dans les réseaux trophiques. Les organismes herbivores et filtreurs peuvent ingérer et bio-

concentrer les toxines des dinoflagellés toxiques tout au long de leur vie (Chungue et al., 1977; Gleibs and Mebs, 1999; Yasumoto et al., 1971, 1976). Ces toxines peuvent être rendues disponibles pour les organismes détritivores dans les fécès des organismes herbivores et filtreurs, ou encore suite à la mort de ces derniers (Hégaret et al., 2007; Kelly et al., 1992). De plus, par le processus de bio-accumulation, les quantités de toxines des dinoflagellés benthiques peuvent augmenter à chaque niveau trophique pour atteindre de fortes concentrations chez les prédateurs supérieurs (Lewis and Holmes, 1993a; Randall, 1958; Vernoux, 1988).

Les toxines des dinoflagellés benthiques impliquées dans les intoxications humaines sont thermostables (Kohli et al., 2015; Rodríguez et al., 2016; Thakur and Jha, 2017). De ce fait, elles peuvent aussi être responsables d'intoxications alimentaires chez l'Homme suite à la consommation d'organismes marins contaminés par les phycotoxines des dinoflagellés (Valdiglesias et al., 2013).

Actuellement, une trentaine d'espèces de dinoflagellés benthiques est connue pour être toxique (Hoppenrath et al., 2014). Dans les prochains paragraphes sont présentés les 7 principaux genres de dinoflagellés benthiques toxiques présents dans le bassin caribéen parmi lesquels 4 de ces genres sont actuellement connus pour être responsables de toxi-infections alimentaires collectives. Chez le genre *Gambierdiscus*, *G. toxicus* est la principale espèce de dinoflagellés benthiques trouvée suspectée d'être à l'origine d'une intoxication alimentaire appelée ciguatera qui survient suite à la consommation de poissons récifaux habituellement comestibles (Yasumoto et al., 1980; Bagnis, 1981). En effet, des ciguatoxines (CTX) ont été extraites de cultures de *G. toxicus*, et de *G. toxicus* sauvages (Bagnis et al., 1980). Ces toxines liposolubles (Scheuer et al., 1967) ont aussi été retrouvées dans les viscères, la chair, le cerveau et les gonades de plusieurs espèces de poissons appartenant à des niveaux trophiques variés (Vernoux, 1988; Lewis and Endean, 1984; Copeland et al., 2014). Les toxines hydrosolubles présentes dans le complexe toxinique des *G. toxicus* comme les maïtotoxines (MTX) (Bagnis et al., 1980) sont aussi suspectées d'intervenir dans la ciguatera car elles ont été retrouvées dans les fractions organiques avec les CTX mais aussi dans le tube digestif et les viscères des poissons herbivores pêchés dans des zones ciguatériques (Lewis and Holmes, 1993a; Pisapia et al., 2017; Yasumoto et al., 1976). La ciguatera est l'intoxication alimentaire d'origine non bactérienne la plus répandue dans le monde (Friedman et al., 2008). Les régions dans lesquelles la ciguatera a une forte incidence sont généralement superposables aux régions insulaires inter-tropicales comportant des récifs coralliens (Chinain et al., 2014). Ainsi, le bassin caribéen (12-500 cas/100 000 hab.), l'océan Pacifique (18 000/100 000 hab.) et l'océan Indien (<10 /100 000 hab.) sont les 3 principaux foyers les plus fortement touchés par la ciguatera (Van Dolah, 2000; Chinain et al., 2014). La ciguatera toucherait chaque année au moins 10 000 personnes (Baden et al., 1995;

Lewis, 2001; Ragelis, 1984). Cette estimation ne représenterait que 20 % du nombre réel de cas d'intoxications (Lewis, 2001). Cette incertitude est liée aux difficultés à diagnostiquer cette intoxication alimentaire (Chinain et al., 2014).

Les personnes atteintes de cet ichtyosarcotoxisme présentent des symptômes gastro-intestinaux (vomissements, nausées, diarrhées, douleurs abdominales) qui surviennent 6-24 heures après la consommation de poisson contaminé. Ces symptômes disparaissent habituellement après 1-4 jours. Des symptômes cardiaques (hypotension, bradycardie) peuvent aussi survenir pendant les premières heures de l'intoxication et doivent nécessiter des soins médicaux urgents (Figure 7). Les symptômes neurologiques (paresthésies, douleurs articulaires et musculaires, fatigue, démangeaisons, inversion de la perception des températures) sont variables en fonction des patients (Gillespie et al., 1986). Des différences régionales concernant le tableau clinique de la ciguatera ont été observées (Lewis, 2000). Dans les Caraïbes, les symptômes gastro-intestinaux sont prédominants en phase aiguë (les 12 premières heures qui suivent la consommation d'organismes contaminés) et suivis des symptômes neurologiques qui concernent principalement le système neurologique périphérique (Johnson and Jong, 1983; Poon-King et al., 2004; Friedman et al., 2008). Les symptômes neurologiques sont eux prédominants dans le Pacifique (Bagnis et al., 1979; Nicholson and Lewis, 2006). Ils peuvent être plus graves que dans les Caraïbes car des cas de coma ont déjà été observés (Bagnis et al., 1979). Dans l'océan Indien, les symptômes neurologiques dus à la ciguatera sont accompagnés d'hallucinations, de perte de l'équilibre, de vertiges et de dépression (Quod and Turquet, 1996).

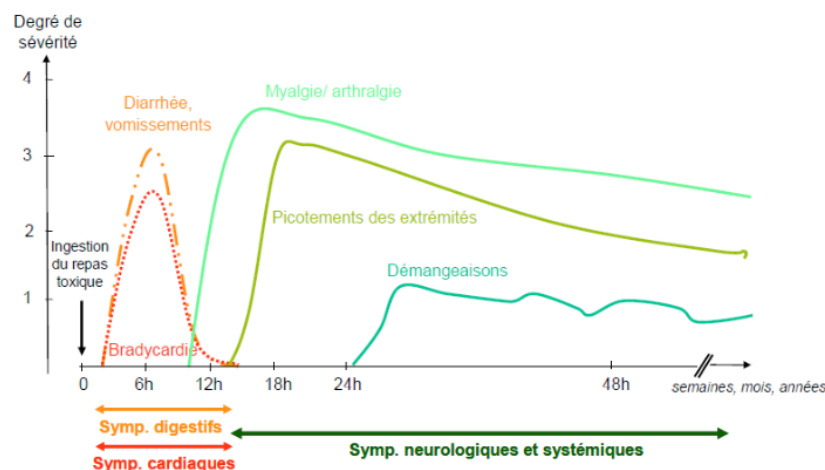


Figure 7: Chronologie des 3 grands types de symptômes observés au cours d'une intoxication ciguatérique (adapté Lawrence et al., 1980).

Différents degrés de sévérités de ciguatera ont été observés suite à la consommation de parties différentes au sein d'un même poisson par plusieurs personnes. La bio-accumulation des CTX se

fait différemment dans les tissus des poissons. Ainsi, la consommation de la chair entraînerait des cas de ciguatera moins sévères que la consommation du cerveau, des gonades et du foie (Chateau-Degat et al., 2007; Friedman et al., 2008; Copeland et al., 2014). La ciguatera est rarement fatale (Friedman et al., 2008) et la mort des personnes contaminées n'a été observée que dans 1 % des cas (Vernoux, 1988). Elle peut survenir en cas de forte déshydratation, de choc cardiovasculaire, ou de problème respiratoire. L'injection de mannitol par intraveineuse est actuellement le traitement le plus efficace contre les symptômes de la ciguatera (Friedman et al., 2008). Grâce à cette thérapie les symptômes neurologiques sont réduits ; et elle préviendrait le développement de symptômes chroniques (Friedman et al., 2008). Une des caractéristiques de la ciguatera est que la première intoxication ne confère pas d'immunité (Nicholson and Lewis, 2006). Au contraire, la sensibilité aux toxines des personnes intoxiquées peut augmenter suite à la première intoxication (Nicholson and Lewis, 2006). Aujourd'hui, 8 espèces de *Gambierdiscus* et 1 espèce du genre *Fukuyoa* récemment décrit (Gómez et al., 2015) sont connues pour être toxiques dans le bassin caribéen (Litaker et al., 2017).

Les espèces du genre *Ostreopsis* synthétisent la palytoxine (PTX) et des dérivés de palytoxine (PTX-like) comme des ostreocines (Ukena et al., 2001), des mascarenotoxines (Lenoir et al., 2004a; Rossi et al., 2010) et des ovatoxines (Ciminiello et al., 2008, 2010, 2012; Garcia-Altare et al., 2015; Rossi et al., 2010). Dans les régions tropicales, des cas mortels de palytoxicose et clupéotoxisme ont été observés suite à la consommation de crustacés et de poissons contenant des PTX (Alcala et al., 1988; Onuma et al., 1999; Poupée-Desportes, 1770). Dans les régions tempérées, les PTX et les PTX-like sont responsables d'irritations de contact (Tichadou et al., 2010) et d'intoxication par inhalation de bio-aérosols (Gallitelli et al., 2005; Durando et al., 2007). Aucune intoxication alimentaire due à l'ingestion d'organismes marins contaminés aux PTX n'a à ce jour été observée en zone tempérée, malgré le fait que ces toxines aient déjà été retrouvées dans des organismes marins des régions tempérées (Taniyama et al., 2003; Aligizaki et al., 2008; Biré et al., 2013, 2015).

Le genre *Prorocentrum* synthétise une toxine liposoluble, l'acide okadaïque (Valdiglesias et al., 2013), qui s'accumule dans les bivalves et les crustacés (Kumagai et al., 1986; Vale and Sampayo, 2002). Cette toxine est responsable d'un syndrome diarrhéique qui peut être fatal pour l'Homme (Tripuraneni et al., 1997). Il y a une dizaine d'espèces de *Prorocentrum* benthiques toxiques (Glibert et al., 2012). Cependant, il y aurait probablement plus d'espèces toxiques que ce qui est actuellement connu (Glibert et al., 2012).

Les *Amphidinium* produisent des amphidinols et des amphidinolides (Kobayashi, 2008; Paul et al., 1997). Des expériences conduites en laboratoire ont démontré que le genre *Amphidinium* peut

affecter la vie d'organismes marins (Pagliara and Caroppo, 2012). Cependant, la bioaccumulation de ces toxines à travers la chaîne alimentaire n'a jamais été démontrée et aucune intoxication alimentaire n'aurait été liée au genre *Amphidinium* (Botana, 2014).

Des cooliatoxines, des analogues aux yessotoxines, ont été initialement retrouvées chez *C. monotis* (Holmes et al., 1995). Cette toxine a été décrite comme affectant le système nerveux périphérique des souris (Holmes et al., 1995) et ayant une activité hémolytique (Holmes et al., 1995; Nakajima et al., 1981; Pagliara and Caroppo, 2012). D'autres analogues inconnus ayant une activité toxique chez la souris ont ensuite été trouvés sans que les cooliatoxines ne soient présentes chez *C. monotis* (Rhodes et al., 2000). En 2005, des souches sauvages toxiques et non toxiques ont été trouvées chez la même espèce (Penna et al., 2005). Cependant, des erreurs de taxonomie chez le genre *Coolia* ont entraîné des confusions concernant la toxicité de ce genre (Rhodes et al., 2014). La classification des souches toxiques a été revue et elles ont été identifiées comme étant *C. tropicalis* et *C. malayensis* (Rhodes et al., 2014) puis de nouvelles yessotoxines ont été trouvées chez *C. malayensis* (Wakeman et al., 2015). Jusqu'à maintenant, la présence de ce genre n'a jamais été associée à un problème de santé publique (Ben-Gharbia et al., 2016).

7. Détection des toxines

La contamination d'organismes marins par des toxines de dinoflagellés benthiques ne modifie pas les traits morphologiques des organismes contaminés. Il est impossible de différencier morphologiquement un organisme sain d'un organisme contaminé (Vernoux, 1988). La mise en place de tests pratiques permettant de détecter la toxicité des organismes marins est un enjeu pour les chercheurs de ce domaine (Kerbrat, 2010) (Table 2). A ce jour, il n'existe aucun test de toxicité en vente à la fois sensible, simple, rapide, fiable et peu onéreux (Kerbrat, 2010).

Les tests *in-vivo* étaient initialement réalisés sur les souris puis d'autres vertébrés tels que les chats (Legrand et al., 1985), les poussins (Pottier and Vernoux, 2002), les mangoustes (Randall, 1980) se sont révélés être plus sensibles mais nécessitaient de grandes quantités d'extraits (Chinain et al., 2014). De ce fait les tests *in-vivo* ont ensuite été réalisés sur des invertébrés comme les moustiques (Pompon et al., 1984), les larves de diptères (Labrousse and Matile, 1996) ou encore de crevettes (Boydron, 2004). Ces tests ont progressivement été remplacés par des tests fonctionnels et physico-chimiques respectant la règle de 3R : Reduce, Refine, Replace (Réduire, Améliorer, Remplacer) (Chinain et al., 2014). Ces tests réalisés en laboratoire reposent sur le mode d'action des toxines (aussi appelés tests fonctionnels) ou encore sur leurs propriétés physico-chimiques.

Aujourd'hui ce sont les moyens les plus fiables permettant de détecter des organismes marins contaminés (Chinain et al., 2014).

Il existe différents types de tests fonctionnels qui reposent sur des principes différents : les tests radioligand- récepteurs, de cytotoxicité cellulaire, ou encore les tests immunologiques. Les tests physico-chimiques reposent eux sur des techniques de chromatographie liquide à haute pression couplée à la détection de famille de toxines par différentes techniques (ultra-violet, fluorescence, ou spectrométrie de masse en tandem) (Chinain et al., 2014).

Enfin, les populations locales ont développé des tests traditionnels qui permettent d'évaluer la dangerosité du risque lié à la présence de toxines (Chinain et al., 2014). L'état de rigidité du poisson, l'aspect de certains de leurs organes, l'utilisation de pièces métalliques bouillies avec des organismes marins ou le nourrissage d'animaux avec les viscères de poisson avant consommation de la chair sont des pratiques ancestrales, très souvent utilisées dans le Pacifique (Chinain et al., 2014; Kerbrat, 2010; Lewis, 1983, 1986). En dépit d'un taux de prédictibilité de 70% (Chinain et al., 2014; Lewis, 1986), ces tests permettent à la population de gérer au quotidien le risque de toxicité des organismes marins et représentent un atout indéniable (Chinain et al., 2014) sous réserve que les utilisateurs aient une longue pratique de ces tests (Lewis, 1983).

Tableau 2:Principes, avantages, et inconvénients d'analyses de phycotoxines + : faible, ++ : moyen, +++ : élevé, *Réalisé d'après les données de Frémy and Lassus, 2001; Kerbrat, 2010

Test	Type	Principe	Temps d'analyse	Coût et niveau d'équipement	Avantages	Inconvénients
Bioessais sur animaux (vertébrés et invertébrés)	<i>In-vivo</i>	Injection intra-péritonéale ou intraveineuse de l'extrait à analyser, avec un suivi des symptômes et l'observation du temps de survie des organismes	3-48h*	+	Toxicité globale Sensibilité	Ethique
Radio-Ligand-récepteur (Receptor Binding-Assay, RBA)	Fonctionnel	Mesure la liaison d'une toxine radio-marquée à un récepteur ; les toxines marquées étant en compétition avec les toxines non radio-marquées contenues dans l'extrait à tester	4-24h*	+++	Toxicité globale Sensibilité Utilisation d'extraits bruts ou partiellement purifiés	Radio-marquage
Neuro-2-a	Fonctionnel	Repose sur la capacité de certaines toxines à se fixer sur les canaux sodiques voltage-dépendants	4-42h*	+++	Toxicité globale Sensibilité	Possibilité d'interférences selon la nature des toxines, difficulté de mise au point du test, parfois manque de reproductibilité.
- Radio-immunologie (Radioimmunoassay, RIA) - ELISA (Enzyme linked immunosorbent assay)	Fonctionnel	Se basent sur le principe d'une reconnaissance hautement spécifique entre un anticorps (anti-corps anti-toxine) et son antigène (toxine)	2h	++	Sensibilité Spécificité	
Chromatographie	Physicochimiques	Permet la détection et une quantification spécifique et précise des phycotoxines, mais également l'identification de composés avec une grande sensibilité et sélectivité en fonction de leurs propriétés structurales	6h	+++	Spécificité	Coût appareillage, nécessite une connaissance au préalable des toxines et de leurs caractéristiques chimiques.

8. Ecologie des dinoflagellés

Un des nombreux challenges des chercheurs de ce domaine est d'identifier les différents facteurs environnementaux favorisant la survenue des blooms de dinoflagellés benthiques toxiques afin de mieux les gérer ou de prévoir leurs effets. Ces études écologiques sur les dinoflagellés benthiques sont indispensables mais elles nécessitent des stratégies d'échantillonnage adaptées qui doivent pallier aux difficultés telles que la répartition agrégative de ces organismes ou encore le fait qu'ils soient fixés à un substrat. L'amélioration des connaissances sur l'utilisation d'outils moléculaires doit se faire en même temps que l'avancée des connaissances en écologie. L'utilisation de sondes moléculaires spécifiques permettra d'évaluer l'abondance des dinoflagellés benthiques et réduira le temps d'acquisition des données. Cependant, toutes les sondes spécifiques n'existent pas encore.

8.1. Stratégies d'échantillonnage des dinoflagellés benthiques

Différentes méthodes permettent d'évaluer la distribution des dinoflagellés benthiques.

La méthode la plus couramment utilisée consiste à compter les dinoflagellés benthiques présents sur des macrophytes (Jauzein et al., 2016; Tester et al., 2014a) et à exprimer les abondances en nombre de cellules par gramme de poids frais de macrophyte (cellules.gPF⁻¹). Plusieurs problèmes sont associés à cette méthode. Tout d'abord, cette dernière est destructrice car elle nécessite l'échantillonnage de macrophytes et peut être contraignante en cas d'espèces protégées de macrophytes. Les macrophytes colonisés ont également des morphologies complexes avec un rapport variable entre la surface et la masse compliquant les comparaisons d'abondances de dinoflagellés benthiques entre substrats (Tester et al., 2014a). La normalisation des abondances cellulaires par la surface (cellules.cm⁻²) prend en compte les différences de morphologie des substrats (Lobel et al., 1988). Cependant, la surface des macrophytes est une mesure difficile à obtenir et peut être source d'erreur supplémentaire lors de la normalisation (Lobel et al., 1988; Richlen and Lobel, 2011; Tester et al., 2014a). Enfin, les macrophytes ont des distributions variables dans le temps et dans l'espace ce qui complique les comparaisons d'abondance entre sites ou entre différentes périodes de l'année (Okolodkov et al., 2007). Certains macrophytes peuvent également stimuler ou inhiber la croissance des dinoflagellés (Accoroni et al., 2015b). Ces interactions allélopathiques entre les dinoflagellés benthiques et les

macrophytes peuvent induire des biais supplémentaires lors des comparaisons d'abondance entre sites.

Il existe des alternatives permettant de s'affranchir de la récolte des macrophytes. Les substrats artificiels collectent des dinoflagellés benthiques qui ont été re-suspendus dans la colonne d'eau et non des cellules du biofilm reposant sur les macrophytes (Abbate et al., 2012; Jauzein et al., 2016; Mangialajo et al., 2017). Ils doivent être immergés pendant 24h pour avoir des abondances cellulaires comparables aux abondances de dinoflagellés sur les macrophytes (Jauzein et al., 2016; Tester et al., 2014a). En revanche, le BEDI (Benthic Dinoflagellates Integrator ; Mangialajo et al., 2017) et les prélèvements de dinoflagellés benthiques à la seringue (Abbate et al., 2012) ne nécessitent pas de période d'incubation. Ces techniques permettent de connaître rapidement les abondances de dinoflagellés benthiques contrairement aux substrats artificiels.

Aussi, dans les régions tempérées, une corrélation positive a été trouvée entre les abondances de *Ostreopsis* présents dans la colonne d'eau et celles présentes sur les macrophytes (Abbate et al., 2012; Jauzein et al., 2016; Mangialajo et al., 2017) cependant cette relation n'a pas été trouvée en région tropicale pour le genre *Gambierdiscus* (Parsons et al., 2017). Cette absence de corrélation peut être expliquée par l'affinité entre certaines espèces macrophytes et *Gambierdiscus* spp. (Rains and Parsons, 2015).

8.2. Régulation des dinoflagellés benthiques

D'après l'équation suivante :

$dN/dt = (\text{Croissance} + \text{Immigration}) - (\text{Prédation} + \text{Mortalité} + \text{Dispersion cellulaire})$, la dynamique de population est un équilibre entre le gain et la perte de cellules (Fraga et al., 2012). Un bloom ne peut survenir que si le gain, qui comprend la croissance cellulaire et l'arrivée de nouvelles cellules dans une zone, est supérieur aux pertes cellulaires dues à la prédation, à la mortalité et à leur dispersion. Alors que ces différents facteurs de régulation de blooms ont été largement étudiés pour les micro-algues planctoniques, ce n'est pas le cas pour les espèces benthiques (Fraga et al., 2012). Ces différents facteurs peuvent être des facteurs de contrôle « bottom-up », des facteurs de contrôle « top-down » et d'autres paramètres régulateurs. La régulation « bottom-up » se fait par la disponibilité en ressources nutritives et la régulation « top-down » dépend de la pression de prédation (Fretwell, 1977, 1987). La croissance des organismes phototrophes dépend de la photosynthèse. Ce mécanisme permet la fixation de carbone

inorganique dans les organismes photosynthétiques possible grâce à l'énergie lumineuse et à la disponibilité en nutriments du milieu (Masojídek et al., 2013)

8.3. La régulation « bottom-up », la croissance

8.1.1. La température

La température semble jouer un rôle important dans la phénologie des blooms d'algues benthiques nuisibles et souligne le fait que ces phénomènes avaient lieu initialement dans les régions tropicales et qu'ils surviennent actuellement pendant l'été dans les régions tempérées (Parsons et al., 2012; Pistocchi et al., 2011). Les dinoflagellés benthiques peuvent s'adapter au changement climatique en augmentant leur taux de croissance (Kibler et al., 2015; Tester, 1994) et en agrandissant leur aire de répartition (Rhodes, 2011). Avec l'augmentation de la température de surface, les récifs coralliens blanchissent (Glynn, 1993; Reyer et al., 2017) et sont progressivement remplacés par des assemblages de macrophytes (Chong-Seng et al., 2012; Hoegh-Guldberg, 1999) qui sont des substrats favorables au développement des dinoflagellés benthiques toxiques.

Il a été suggéré qu'*Ostreopsis* avait besoin de températures relativement élevées pour proliférer et que le changement climatique serait une des causes de son expansion dans les zones tempérées comme en Méditerranée (Granéli et al., 2011; Hallegraeff, 2010). Cependant, une analyse des données montre que la température n'a pas le même effet sur ce genre dans les différentes régions du monde (Accoroni and Totti, 2016). En régions tempérées, des températures élevées peuvent entraîner de fortes abondances d'*Ostreopsis* (Cohu et al., 2013; Granéli et al., 2011; Mangialajo et al., 2011) même si cette tendance n'est pas systématique (Magda Vila et al., 2001b). Dans les régions tropicales, la température ne participe pas aux fluctuations d'abondances d'*Ostreopsis* (Ballantine et al., 1988; Okolodkov et al., 2007).

Comme pour le genre *Ostreopsis*, les conditions environnementales favorisant la survenue d'un bloom de *Gambierdiscus* sont peu connues (Litaker et al., 2010). Cependant, il est reconnu que des températures élevées pendant des périodes prolongées sont souvent corrélées à une augmentation d'abondance des *Gambierdiscus* et une augmentation du nombre de cas de ciguatera (Bagnis et al., 1990; Chateau-Degat et al., 2005). Ce phénomène a été observé dans le bassin caribéen (Tester et al., 2010) et dans l'océan Pacifique (Chinain et al., 1999).

Les espèces benthiques du genre *Prorocentrum* sont souvent présentes dans les régions tropicales où les températures sont proches de 30 °C (Faust, 1993). Cependant, ce genre est aussi

présent dans les régions tempérées dans lesquelles les températures peuvent fluctuer entre 10 °C et 29 °C (Aligizaki et al., 2009; Glibert et al., 2012). Des corrélations positives entre les abondances de *Prorocentrum* et la température ont été trouvées aussi bien en régions tempérées (Munir et al., 2013) qu'en régions tropicales (Okolodkov et al., 2007).

La grande aire de répartition du genre *Coolia* est due à sa capacité à pouvoir survivre à une large gamme de températures (Rhodes et al., 2000). Ce genre a été observé en milieu tempéré entre l'été et l'automne (Aligizaki and Nikolaidis, 2006; Ismael, 2014; Zingone et al., 2006). Les abondances du genre *Coolia* sont corrélées positivement à la température en milieu tempéré (Armi et al., 2010; Ismael, 2014) mais aussi en milieu tropical (Morton et al., 1992a).

Aucune information n'a été trouvée sur l'effet de la température sur les genres *Amphidinium* et *Sinophysis*.

8.1.2. L'intensité lumineuse et la profondeur

Les dinoflagellés benthiques sont communs à faibles profondeurs où l'énergie lumineuse est si intense (Fraga et al., 2012) qu'ils ont dû mettre en place des mécanismes pour limiter la photosynthèse afin d'éviter la photo-destruction de leur appareil photosynthétique (Samuelsson and Richardson, 1982). Même s'ils vivent fixés sur des substrats, certains genres peuvent effectuer des déplacements leur permettant d'échapper aux fortes intensités lumineuses (Ballantine et al., 1988; Hoppenrath, 2000b; Magda Vila et al., 2001b) comme c'est le cas chez d'autres micro-algues constituant le microphytobenthos (Serôdio et al., 2006). L'appareil photosynthétique peut se désexciter rapidement quand il est soumis à de fortes intensités lumineuses (Fork et al., 1981; Powles and Critchley, 1980) et ce mécanisme de photo-inhibition a été observé chez les dinoflagellés benthiques (López-Rosales et al., 2014; Samuelsson and Richardson, 1982). Enfin, il y aurait un lien entre la composition pigmentaire des micro-algues et les intensités lumineuses tolérées par ces dernières. Le rapport entre la quantité de péricidine et de chlorophylle c_2 traduirait une adaptation des micro-algues à la lumière (Zapata et al., 2012). Plus ce rapport serait grand et plus les micro-algues seraient adaptées à de faibles intensités lumineuses, comme c'est le cas pour *Prorocentrum levis*, alors que les espèces de dinoflagellés planctoniques qui sont soumises à des plus fortes intensités lumineuses auraient un rapport entre la quantité de péricidine et chlorophylle c_2 plus faible (Zapata et al., 2012). *Ostreopsis* et *Gambierdiscus* auraient des rapports intermédiaires (Zapata et al., 2012). Dans les systèmes aquatiques, l'intensité lumineuse est atténuée avec la profondeur. Parmi les conditions environnementales, il est difficile de

discriminer les effets spécifiques de l'intensité lumineuse avec ceux de la profondeur. Les dinoflagellés benthiques toxiques ont principalement été étudiés dans des zones côtières peu profondes. La plupart des études ont été menées de la zone infralittorale jusqu'à 5 m de profondeur (Chang et al., 2000; Okolodkov et al., 2007; Parsons and Preskitt, 2007; Mangialajo et al., 2008; Shears and Ross, 2009; Shah et al., 2014) où les dinoflagellés sont supposés être présents en plus forte abondance du fait de leur comportement autotrophe (Taylor, 1985; Faust, 1997; Ten-Hage et al., 2000; Fraga et al., 2008; Fraga and Rodríguez, 2014). La profondeur est un facteur environnemental influençant différemment chaque genre de dinoflagellés benthiques. Une diminution d'abondance en fonction de la profondeur a été observée pour le genre *Ostreopsis* aussi bien dans l'océan Pacifique (Richlen and Lobel, 2011) que dans la mer Méditerranée (Totti et al., 2010; Cohu and Lemée, 2012; Cohu et al., 2013) alors que pour le genre *Gambierdiscus*, cette répartition n'est pas systématique. En effet, les plus fortes abondances de ce genre ont été trouvées en surface (Taylor, 1985; Xu et al., 2014), en profondeur (Richlen and Lobel, 2011) ou à profondeur variable (Loeffler et al., 2015). Concernant le genre *Prorocentrum*, de fortes abondances ont été observées davantage en profondeur qu'en surface (Richlen and Lobel, 2011). Une seule étude présentant la répartition du genre *Coolia* en fonction de la profondeur a été trouvée. Dans cette étude menée dans la Méditerranée, les plus fortes abondances de ce genre ont été trouvées en profondeur (Cohu and Lemée, 2012). Les genres *Amphidinium* et *Sinophysis* n'ont jamais été considérés (à notre connaissance) dans les études écologiques visant à comprendre la répartition des dinoflagellés benthiques en fonction de la profondeur.

8.1.3. La salinité

Des résultats différents ont été trouvés concernant l'effet de la salinité sur la croissance du genre *Ostreopsis*. Cet effet est variable selon les souches en conditions expérimentales (Tawong et al., 2015). Lors d'études conduites en Méditerranée et en mer des Caraïbes, aucun effet significatif de la salinité n'a été démontré sur les abondances d'*Ostreopsis* (Accoroni et al., 2015a; Okolodkov et al., 2007). Cependant, ce paramètre environnemental agit différemment sur les abondances du genre *Gambierdiscus*. Il peut être positivement corrélé aux abondances de *Gambierdiscus* (Sparrow et al., 2017; Tester et al., 2013a) ou encore ne pas avoir d'effet sur leurs abondances (Chinain et al., 1999). Peu d'informations ont été trouvées sur le genre *Prorocentrum*. Cependant, lors d'une étude menée en région tempérée, une corrélation négative a été mise en évidence entre les abondances de *Prorocentrum* et la salinité (Munir et al., 2013).

En région Caraïbe, aucun lien n'a été trouvé entre les abondances de *Prorocentrum* et la salinité (Okolodkov et al., 2007). Concernant le genre *Coolia*, une corrélation négative a été observée entre les abondances et la salinité, aussi bien dans les régions tempérées que tropicales (Delgado et al., 2005; Ismael, 2014; Parsons and Preskitt, 2007). En région tropicale, aucune corrélation n'a été trouvée entre la salinité et les abondances du genre *Amphidinium* (Okolodkov et al., 2007, 2014). Aucune étude n'a encore été déployée pour tester l'effet de la salinité sur les abondances d'*Amphidinium* et de *Sinophysis* benthiques en région tempérée. Cependant, les abondances de *Sinophysis* sont associées à de faibles salinités dans la région Caraïbe (Okolodkov et al., 2014).

8.1.4. Les nutriments

D'après certaines études récentes, l'enrichissement en nutriments des environnements côtiers (eutrophisation anthropogénique) favoriserait la survenue des blooms d'algues benthiques nuisibles (Glibert et al., 2010; Glibert and Burkholder, 2006). Très peu d'études ont confortés ces relations. Chez le genre *Ostreopsis*, une relation positive a été démontrée entre les abondances et les concentrations en nutriments dans l'océan Pacifique (Parsons and Preskitt, 2007) alors qu'aucune relation n'a été trouvée entre ces deux variables en Méditerranée et dans l'océan Pacifique (Cohu et al., 2011a; Shears and Ross, 2009; Magda Vila et al., 2001b). Pour le genre *Gambierdiscus*, aucune corrélation entre leur abondance et la quantité de nutriments n'a été trouvée dans l'océan Pacifique (Parsons and Preskitt, 2007) alors qu'une corrélation positive entre ces deux variables n'a été mise en évidence par Yasumoto et al. (1980) dans cette même zone géographique. Dans la mer des Caraïbes l'abondance des *Gambierdiscus* a été reliée à de fortes abondances de nutriments, mais cette corrélation peut refléter le caractère côtier des *Gambierdiscus* car les plus fortes concentrations ont été retrouvées près des côtes et non au large (Carlson, 1984). Dans une autre étude menée en mer des Caraïbes, aucune corrélation n'a été trouvée entre l'abondance de *Gambierdiscus* et les nutriments (Loeffler et al., 2015). Concernant le genre *Prorocentrum*, la plupart des informations en lien avec les nutriments concerne des expériences menées en laboratoire (Glibert et al., 2012) et se focalise principalement sur *P. lima* (Nascimento et al., 2005; Pan et al., 1999) et *P. hoffmannianum* (Aikman et al., 1993). Il a été démontré que l'ammonium serait la source d'azote préférée de *P. lima*, contrairement aux nitrates et aux nitrites. Cette même tendance a été observée chez une souche de *P. hoffmannianum* prélevée en mer des Caraïbes (Aikman et al., 1993). Dans l'océan Pacifique, aucune corrélation n'a été

trouvé (Parsons and Preskitt, 2007) alors que dans l'océan Indien et dans la région Caraïbe, une corrélation positive a été mise en évidence (Okolodkov et al., 2014; Skinner et al., 2015). Aucune information en lien avec les abondances de *Coolia* n'a été trouvée dans la littérature. Les abondances du genre *Amphidinium* ont été associées à de faibles concentrations en nutriments en région Caraïbe (Okolodkov et al., 2014). Les abondances de *Sinophysis* ne sont, quant à elles, pas corrélées avec les nutriments dans l'océan Pacifique (Parsons and Preskitt, 2007) alors qu'elles sont présentes de façon proportionnelle aux concentrations en nutriments dans la région Caraïbe (Okolodkov et al., 2014). Par ailleurs, le milieu de culture enrichi $f/2$ (Guillard, 1975; Guillard and Ryther, 1962) est le milieu le plus utilisé dans les cultures de dinoflagellés benthiques. Quand ce milieu est utilisé sans être dilué, les dinoflagellés benthiques issus des cultures sont déformés et ont une croissance très lente ce qui prouve que les dinoflagellés benthiques toxiques seraient adaptés pour vivre dans des milieux oligotrophes (Pistocchi et al., 2011; Shears and Ross, 2009; Tindall and Morton, 1998). Les dinoflagellés benthiques sont donc capables de compléter leur comportement autotrophe en consommant de la matière organique (Burkholder et al., 2008; Pistocchi et al., 2011; Jauzein et al., 2017). La mixotrophie ne peut donc pas être écartée (Fraga et al., 2012; Glibert et al., 2012; Jauzein et al., 2017; Zingone, 2014).

8.1.5. Les substrats

Les dinoflagellés benthiques ont été retrouvés sur divers substrats tels que des macrophytes (Ballantine et al., 1985; Morton and Faust, 1997; Aligizaki and Nikolaidis, 2006), des coraux morts (Bourdeau and Bagnis, 1989), du sable et d'autres types de sédiments (Aligizaki and Nikolaidis, 2006; Faust, 2009a; Shah et al., 2014; Magda Vila et al., 2001b), des cordes en nylon (Faust, 2009a), des substrats artificiels (Faust, 2009a; Parsons et al., 2017; Tester et al., 2014a) et des pierres (Totti et al., 2010). De façon générale, les plus fortes abondances de dinoflagellés benthiques ont été retrouvées sur les macrophytes (Aligizaki and Nikolaidis, 2006). Des études ont démontré que certaines caractéristiques des macrophytes, comme l'espèce (Ballantine et al., 1985; Delgado et al., 2005), le groupe taxonomique (Delgado et al., 2005; Monti et al., 2007; Morton and Faust, 1997) ou la morphologie peuvent favoriser le développement des dinoflagellés benthiques. De plus, certaines macrophytes synthétisent des molécules qui stimuleraient ou inhiberaient la croissance des dinoflagellés benthiques (Grzebyk et al., 1994; Morton and Faust, 1997). D'après Okolodkov et al. (2007), les fluctuations d'abondance des dinoflagellés seraient principalement dues à la saisonnalité des macrophytes. Par ailleurs, la

surface foliaire colonisable par les dinoflagellés benthiques serait un facteur important dans le développement des blooms de dinoflagellés benthiques (Figure 8).

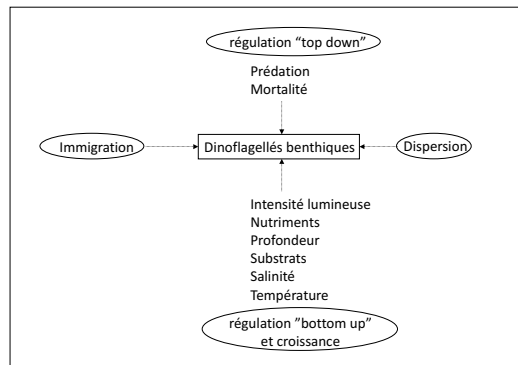


Figure 8: Facteurs contrôlant le développement des dinoflagellés benthiques.

8.4. La régulation « top-down »

8.1.6. La prédation

Les dinoflagellés benthiques sont consommés par différents organismes répartis au sein de la macrofaune et de la mégafaune. En effet, les toxines de différents genres de dinoflagellés ont été retrouvées chez des organismes herbivores comme les poissons-chirurgiens (*Ctenochaetus striatus* et *Acanthurus lineatus*), les poissons-perroquets (*Scarus gibbus*) (Chungue et al., 1977) ou encore les oursins (*Paracentrotus lividus*) (Amzil et al., 2012; Biré et al., 2013). En se nourrissant de macrophytes, les poissons herbivores consomment les épiphytes comprenant les dinoflagellés. En consommant les macrophytes, certains herbivores réduisent les surfaces de substrat disponible, ce qui limite le développement des blooms de dinoflagellés benthiques (Zapata et al., 2012). Les dinoflagellés benthiques remis en suspension dans la colonne d'eau peuvent être consommés par des clupéidés planctonophages (les harengs, les sardines et les anchois) (Onuma et al., 1999; Randall, 2005) et par des organismes filtreurs comme les bécotiers géants (*Tridacna maxima*) (Roué et al., 2016) et les moules (*Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*) (Lee et al., 1988; Amzil et al., 2012). Cependant, peu d'études se sont focalisées sur l'ingestion des dinoflagellés benthiques par les organismes de petite taille qui constituent la méiofaune. Ces organismes ont un rôle important dans le réseau trophique. La méiofaune est composée d'organismes dont la gamme de taille varie entre 40 μm et 500 μm (Giere, 2009). Les organismes qui la composent se nourrissent principalement de micro-algues (Blanchard, 1991; Montagna, 1995) et, dans une moindre mesure, de bactéries (Pascal et al., 2009). Dans le milieu pélagique, les copépodes planctoniques peuvent se nourrir de dinoflagellés planctoniques (Klein Breteler et al., 1990,

1999) et peuvent ainsi réguler les blooms planctoniques (Haley et al., 2011). En milieu benthique, les copépodes harpacticoïdes associés aux macroalgues, qui peuvent dominer la méiofaune, se nourrissent principalement de micro-algues épiphytes. Comme en milieu pélagique, les copépodes harpacticoïdes pourraient constituer une voie d'entrée des toxines des dinoflagellés benthiques dans les réseaux trophiques et réguler ainsi leurs efflorescences par le broutage.

8.1.7. La mortalité

La mortalité peut dépendre du cycle cellulaire ou être causée par différents organismes.

La mort cellulaire programmée (cycle cellulaire) a des conséquences importantes sur la dynamique des blooms. Différents processus de mort cellulaire programmée ont été identifiés chez les dinoflagellés et seraient dus en partie au fait qu'ils soient des mésocaryotes (Segovia, 2008).

Des parasites peuvent infecter aussi les dinoflagellés benthiques. L'alvéolé *Parvilicifera prorocentri* a été retrouvé au Canada dans beaucoup d'individus de l'espèce *Prorocentrum fukuyoi* (Leander and Hoppenrath, 2008). Lorsque cet endo-parasite infecte son hôte, *Prorocentrum levis*, une pusule apparaît au niveau de l'espace périflagellaire de *Prorocentrum levis*. Cette invagination de la membrane n'a pas jamais été observée à cet endroit chez *Prorocentrum fukuyoi* suggérant que la mise en place de cette structure se fait pendant l'infection de l'hôte. Dès l'entrée du zoospore dans *Prorocentrum fukuyoi*, *Parvilicifera prorocentri* commence à se diviser jusqu'à occuper la quasi-totalité de *Prorocentrum fukuyoi* et entraîne la mort de son hôte (Leander and Hoppenrath, 2008). À notre connaissance, les régulations de blooms par les virus, les bactéries ou encore les dinoflagellés n'ont pas encore été démontrée chez les dinoflagellés benthiques toxiques. Cependant, la régulation des blooms *via* les virus existe chez des dinoflagellés planctoniques. C'est le cas notamment chez *Heterocapsa circularisquama* (Nagasaki, 2008; Tomaru et al., 2004). De plus, une hypothèse a été émise concernant le rôle des virus et des bactéries dans la régulation des blooms de *Karenia brevis*, des dinoflagellés planctoniques (Meyer et al., 2014; Paul et al., 2002). En infectant les bactéries plutôt que *K. brevis* directement, les virus provoqueraient un changement de composition de la communauté bactérienne induisant la fin des blooms de *K. brevis* (Paul et al., 2002). En effet, au cours d'expériences menées en laboratoire, Paul et al. (2002) ont réussi à tuer des cultures de *K. brevis* avec des concentrations virales proches des concentrations trouvées en milieu naturel. Cependant, les virus n'ont pas été identifiés comme étant la cause directe de la mort des cultures de *K. brevis* car aucun phénomène de lyse n'a été

observé en microphotographie. Enfin, certains dinoflagellés planctoniques peuvent aussi être parasités par d'autres dinoflagellés (Chambouvet et al., 2008). Dans ce cas, le dinospore parasite peut être consommé et entrer dans la chaîne de transfert du carbone contrairement au virus (Chambouvet et al., 2008).

8.1.1. D'autres paramètres régulateurs, l'immigration et la dispersion

Les dinoflagellés benthiques se répartissent au sein d'un continuum de cellules vivantes fixées à un substrat et des cellules libres dans la colonne d'eau (Fraga et al., 2012) (Figure 9).

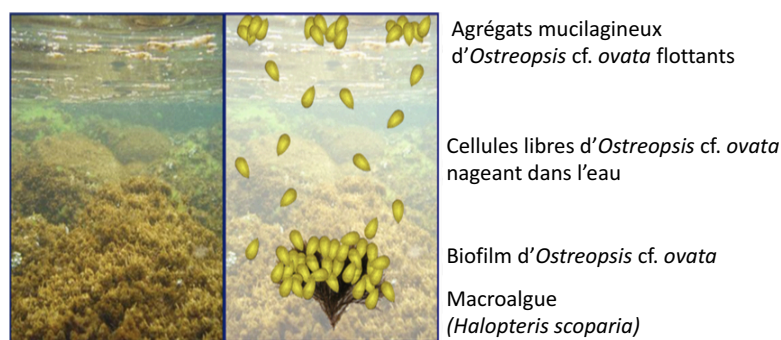


Figure 9: Bloom d'*Ostreopsis cf. ovata* en Méditerranée. Biofilm d'*O. cf. ovata* recouvrant des macroalgues (gauche). Schéma représentant le développement d'un bloom benthique d'*O. cf. ovata*. *Ostreopsis cf. ovata* se développe jusqu'à constituer un biofilm sur les macrophytes. Ces cellules peuvent se décrocher de leur substrat, nager dans la d'eau ou encore former des agrégats mucilagineux flottants à la surface (droite) (Mangialajo et al., 2017).

Les genres *Ostreopsis*, *Gambierdiscus* et *Prorocentrum* synthétisent du mucus qui leur permet de se fixer au substrat et de le coloniser (Ballantine et al., 1988; Bomber et al., 1988b; Faust, 1990; Steidinger, 1997; Yasumoto et al., 1980). Par sa structure, le mucus va constituer une matrice mucilagineuse dans laquelle les cellules seront retenues et la quantité de mucus va augmenter avec l'abondance cellulaire (Ballantine et al., 1988). Pendant la photosynthèse, des bulles de gaz vont se former au sein de dinoflagellés benthiques et dans le mucus leur permettant de se détacher de leur substrat et de se retrouver dans la colonne d'eau (Fraga et al., 2012; Grzebyk et al., 1998; Nakahara et al., 1996; Rains and Parsons, 2015). Ainsi, ils peuvent se retrouver en forte abondance dans la colonne d'eau et former des agrégats mucilagineux flottants à la surface (Grzebyk et al., 1998; Mangialajo et al., 2017; Parsons et al., 2011). Le mucus va ainsi limiter la dispersion des cellules (Fraga et al., 2012; Grzebyk et al., 1998) aussi bien en milieu benthique qu'en milieu pélagique. La dispersion des cellules peut être amplifiée par l'action du vent et de l'hydrodynamisme (Grzebyk et al., 1994; Mabrouk et al., 2011; Richlen and Lobel, 2011; Shears

and Ross, 2009; Totti et al., 2010). Cette tendance a aussi été trouvée dans le bassin caribéen (Carlson and Tindall, 1985; Taylor, 1985; Tindall and Morton, 1998). Cependant, dans d'autres études, de plus fortes abondances ont été observées aux sites modérément agités (Magda Vila et al., 2001b) et exposés au vent (Parsons and Preskitt, 2007).

9. Evolution de la distribution des dinoflagellés benthiques et des problèmes sanitaires qu'ils induisent

9.1. Au niveau mondial

Les espèces toxiques des genres *Ostreopsis*, *Gambierdiscus* et *Amphidinium* qui composent la communauté des dinoflagellés benthiques étaient initialement restreints aux régions tropicales (Besada et al., 1982; Taylor et al., 2007) et endémiques aux zones dans lesquelles survenaient communément les cas de ciguatera (Chinain et al., 2014). En effet, ces genres apparaissaient uniquement dans l'océan Pacifique (Fukuyo, 1981), la mer des Caraïbes (Ballantine et al., 1988; Besada et al., 1982; Morton et al., 1998) et l'océan Indien (Berland et al., 1992; Grzebyk et al., 1994). Les genres *Prorocentrum* et *Coolia* sont eux largement présents dans les régions tropicales et tempérées (Rhodes and Thomas, 1997; Taylor et al., 2007). Certaines espèces du genre *Sinophysis* peuvent être présentes dans les régions tropicales alors que d'autres espèces ne sont présentes que dans les régions tempérées (Mohammad-Noor et al., 2004). Ces micro-algues toxiques peuvent être présentes naturellement à de faibles abondances sans entraîner de dommages environnementaux ou sanitaires suggérant que leur toxicité est en générale liée à de fortes abondances (Van Dolah, 2000).

Depuis les années 90, la fréquence des efflorescences de micro-algues et leur dispersion géographique ont augmenté dans le monde entier (Hallegraeff, 1993; Van Dolah, 2000). Les efflorescences d'algues unicellulaires nuisibles, aussi appelées « blooms », sont des phénomènes naturels qui surviennent en réponse à des conditions favorables de l'environnement qui permettent aux micro-algues de proliférer à de fortes concentrations (Van Dolah, 2000). Environ 75 % des blooms algaux nuisibles sont dus à la prolifération de dinoflagellés (Smayda, 1997). La prolifération de dinoflagellés benthiques en zones côtières est un phénomène complexe dans lequel plusieurs facteurs liés à l'activité humaine interagissent (Cohu et al., 2013). En effet, l'eutrophisation des côtes (Masó and Garcés, 2006) et la construction de ports, qui augmentent le temps de résidence de l'eau (Magda Vila et al., 2001a; Vila and Masó, 2005), favoriseraient la survenue des blooms de dinoflagellés benthiques toxiques. Tandis que le transport des kystes de

dinoflagellés dans les eaux de ballaste ou sur les débris flottants d'origine anthropique (Hamer et al., 2001; Masó et al., 2003; Vila and Masó, 2005) ainsi que le changement climatique (Masó and Garcés, 2006; Miraglia et al., 2009) favoriseraient leur dispersion. Ainsi, certains genres endémiques des zones Indo-Pacifique, de l'océan Indien et de la mer des Caraïbes (Pérez-Arellano et al., 2005) ont pu étendre leurs zones de dispersion vers de nouvelles régions tropicales où jusque-là leur présence était inconnue. C'est le cas notamment pour le genre *Gambierdiscus* dont les toxines responsables de la ciguatera ont été retrouvées dans différentes espèces de poissons pêchées le long des côtes camerounaises (Bienfang et al., 2008) ou encore pour le genre *Ostreopsis* qui a été trouvé sur des macrophytes présents sur la côte pacifique de l'Équateur (Carnicer et al., 2016). Ces genres ont aussi été retrouvés dans des régions tempérées comme dans la partie nord-est de l'océan Atlantique (Pérez-Arellano et al., 2005; Rodríguez et al., 2017), en Méditerranée (Accoroni et al., 2016; Aligizaki and Nikolaidis, 2008; Cohu and Lemée, 2012), en mer du Japon (Nishimura et al., 2013; Sato et al., 2011) ou encore sur les côtes néo-zélandaises (Chang et al., 2000; Rhodes et al., 2017; Shears and Ross, 2009) (Figure 10).

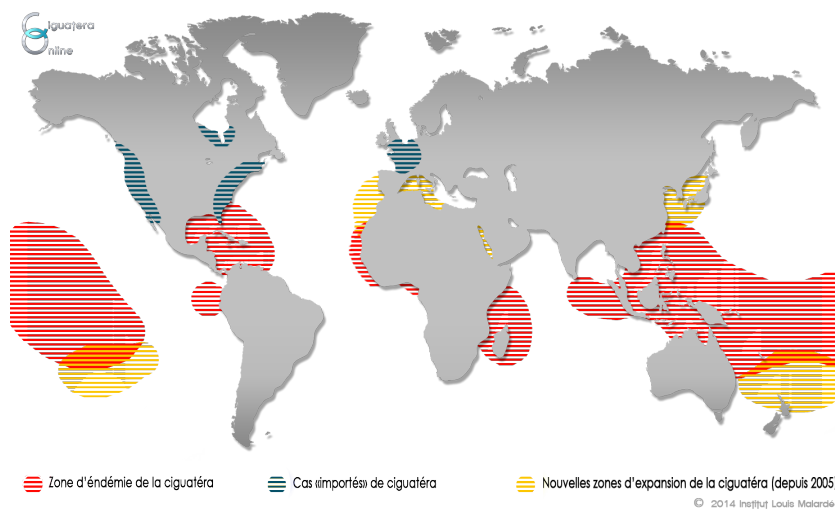


Figure 10: Répartition des cas de ciguatera dans le monde (www.ciguatera-online.com, Institut Louis Malardé, 2014, dernière visite le 09.01.18). Contrairement aux informations présentées sur la carte, il est important de noter qu'aucun cas de ciguatera n'a pour l'instant été reporté en Méditerranée. Toutefois, le genre *Gambierdiscus* a bien été trouvé sur les côtes méditerranéennes (Aligizaki and Nikolaidis, 2008; Laza-Martínez et al., 2016).

La présence des dinoflagellés benthiques toxiques dans les régions tempérées a suscité l'intérêt de beaucoup de chercheurs ces dernières années d'où l'augmentation du nombre d'études dans ces zones contrairement aux régions tropicales pour lesquelles le nombre d'études est resté relativement stable au cours des années (Shears and Ross, 2009). Il est difficile de savoir si l'augmentation du nombre d'études dans les régions tempérées est liée à une augmentation de l'occurrence des blooms où encore au développement de ce domaine de recherche (Granéli and Turner, 2008; Hallegraeff et al., 2003; Shears and Ross, 2009). Cependant, la stabilité du nombre d'études dans les régions tropicales pourrait suggérer l'expansion de l'aire de répartition des dinoflagellés benthiques toxiques dans de nouveaux territoires (Shears and Ross, 2009).

9.2. Dans la mer des Caraïbes

L'étude de l'occurrence des intoxications associées à la présence des dinoflagellés benthiques peut se faire grâce à trois méthodes différentes : *i*) les suivis épidémiologiques, *ii*) le dosage des toxines dans les organismes marins appartenant à des niveaux trophiques différents et *iii*) le suivi des abondances de dinoflagellés benthiques responsable des différentes intoxications. Actuellement, la région Caraïbe est la deuxième région au monde la plus touchée par la ciguatera (Chinain et al., 2014) et le genre *Gambierdiscus* a largement été étudié contrairement aux autres genres de dinoflagellés benthiques toxiques.

Les études épidémiologiques menées dans les Caraïbes ont démontré que la prévalence de la ciguatera n'est pas homogène dans cette région. Les flambées de ciguatera surviennent surtout dans la partie nord des Caraïbes, dans une région qui s'étend du Golfe du Mexique à Antigua et où les taux d'incidence excèdent 10 cas pour 10 000 hab. (Tester et al., 2010). C'est l'île de la Martinique qui représente la frontière entre les zones de forte (au nord de la Martinique) et de faible (au sud de la Martinique) prévalence de la ciguatera de la région Caraïbe (Olsen et al., 1983). Les cas de ciguatera sont systématiquement déclarés en Guadeloupe et en Martinique auprès de l'Agence Régionale de la Santé et les suivis épidémiologiques montrent que les taux d'incidence pour cette intoxication sont comparables en Guadeloupe et en Martinique (Tester et al., 2010). Or ces îles sont respectivement dans les zones de forte et de faible prévalence de la ciguatera. De plus, le nombre d'intoxications alimentaires collectives au sein de ces deux îles a augmenté ces dix dernières années (Petit-Sinturel, 2015).

Des dosages de ciguatoxines ont été réalisés au sein d'organismes marins pêchés au nord des Petites Antilles, à Anguilla, Saint Martin et à Saint Barthélémy (Bagnis, 1981; Bourdeau and Bagnis, 1989). Depuis 2002, la consommation de poissons en Guadeloupe est règlementée et soumise à un arrêté préfectoral qui interdit la pêche et la commercialisation de certaines espèces de poissons (Vernoux, 1988) (Figure 11) afin de limiter les cas de ciguatera. Ce type de réglementation n'existe pas en Martinique. Selon la croyance locale, dans ces deux départements français, les cas d'intoxication à la ciguatera seraient liés à la consommation de poissons contaminés pêchés dans les îles du nord puis revendus sur place.

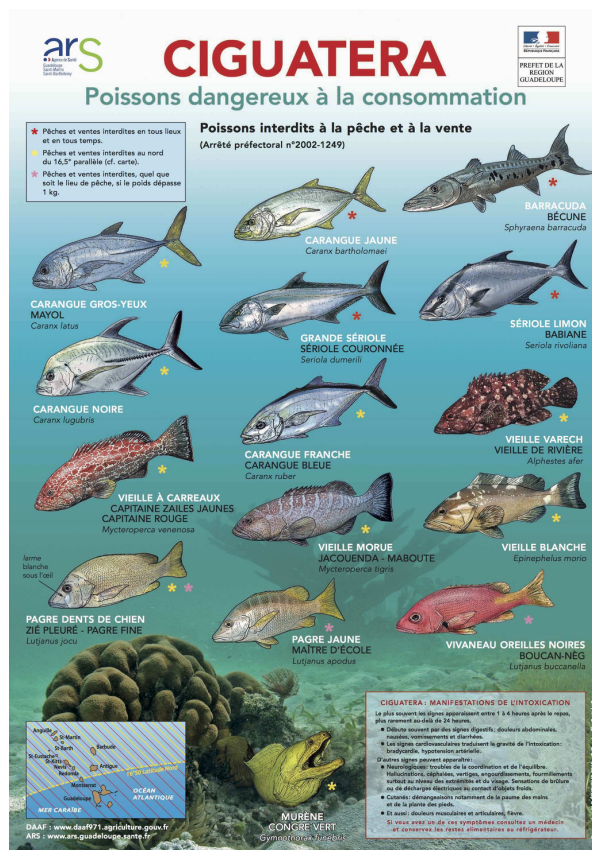


Figure 11: Campagne de communication de l'ARS présentant les espèces de poissons interdites à la pêche et à la vente en Guadeloupe d'après l'arrêté préfectoral n°2002-1249 (<https://lc.cx/gMVP>, DAAF, 2015, dernière visite le 09.01.2018).

Il y aurait une corrélation entre l'abondance saisonnière des *Gambierdiscus*, la toxicité des barracudas (*Sphyraena barracuda*) et le nombre de cas de ciguatera (Tosteson, 2004). Cependant, les données collectées entre 1990 et 2000 le long de la côte sud-ouest de Porto-Rico montrent une perte de la saisonnalité de la toxicité des barracudas et une augmentation significative du nombre de barracudas toxiques (Tosteson, 2004). Ces changements seraient dus à un

allongement de la période de températures élevées dans les Caraïbes. D'après plusieurs études menées dans cette région, il existerait une ciguatoxicité saisonnière évidente dans les organismes marins (Carlson and Tindall, 1985; Chinain et al., 1999; Tester et al., 2010; Tosteson, 2004); cependant toutes les études ne vont pas en ce sens (de Sylva, 1994).

Les suivis d'abondance des dinoflagellés benthiques dans la Caraïbe sont disparates. En effet, plusieurs études écologiques concernant les dinoflagellés benthiques ont déjà eu lieu en Amérique centrale (Faust, 1990, 1999; Mancera-Pineda et al., 2014; Morton and Faust, 1997; Rodriguez et al., 2010), dans le Golfe du Mexique (Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2007, 2014), au large des côtes de la Floride (Bomber and Mitchell, 1985; Norris et al., 1985a), dans les Grandes Antilles (Ballantine et al., 1985, 1988; Carlson and Tindall, 1985; Delgado et al., 2005), et au nord des Petites Antilles (Bourdeau et al., 1995; Bourdeau and Bagnis, 1989). Contrairement à la zone de forte prévalence de la ciguatera, qui est actuellement largement étudiée, la zone de faible prévalence qui englobe le sud des Petites Antilles est délaissée. À notre connaissance, aucun suivi des abondances de dinoflagellés benthiques présents en Guadeloupe et en Martinique n'a été mis en place. Or ces îles de la Caraïbe offrent la possibilité de comprendre l'expansion géographique des dinoflagellés benthiques toxiques dans une zone tropicale où certains genres étaient présents initialement.

10. Objectifs

Le premier objectif de cette thèse consiste à étudier la distribution des dinoflagellés benthiques présents en Guadeloupe et en Martinique, ce qui n'a encore jamais été réalisé.

La distribution spatiale des dinoflagellés benthiques a d'abord été étudiée en prélevant les macrophytes majoritairement présents à différents sites sur les deux îles pendant une même période. Cette première étude a permis d'identifier les genres de dinoflagellés benthiques présents dans ces deux îles. Elle a aussi permis d'identifier des sites avec de fortes abondances de dinoflagellés (Chapitre 1).

Le deuxième objectif consiste à identifier les paramètres écologiques contrôlant les variations temporelles d'abondance des dinoflagellés benthiques en Guadeloupe et en Martinique. Pour cela, un suivi temporel des abondances des dinoflagellés épiphytes a été mis en place sur trois sites en Guadeloupe et en Martinique (Chapitre 2). Les sites retenus ont été choisis suite à la première étude (Chapitre 1).

L'effet de la profondeur sur la répartition des dinoflagellés benthiques a également été analysé en Guadeloupe sur deux sites ayant des profondeurs différentes. Cette étude a été menée entre 2015 et 2016 pendant deux saisons distinctes (la saison sèche et la saison humide) (Chapitre 3).

Pour terminer, le dernier objectif de cette thèse est de voir si des organismes de la méiofaune reposant sur les macrophytes à proximité des dinoflagellés benthiques peuvent constituer une voie d'entrée des toxines des dinoflagellés benthiques dans la chaîne alimentaire. Pour cela, des dinoflagellés épiphytiques ont été marqués avec des isotopes stables avant d'être mis en présence de copépodes harpacticoïdes (Chapitre 4).

Une autre étude est en cours afin d'identifier de nouvelles espèces d'intérêt commercial qui seraient vectrices de la ciguatera.

Les différents chapitres de cette thèse sont tous destinés à être publiés. Ils sont donc rédigés en anglais et sont organisés selon une structure classique indépendante (introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion, conclusion). Une discussion générale de la thèse, rédigée en français (comme l'introduction générale), est destinée à mettre en relief les principaux résultats de cette thèse en regard de l'état de l'art des sujets abordés. J'ai volontairement orienté cette discussion vers les interactions entre l'écologie des dinoflagellés benthiques toxiques et le changement global, une des préoccupations majeures actuelles des scientifiques.

CHAPITRE 1

Etude soumise dans *Botanica marina* le 08.01.18.

First spatial distribution of toxic dinoflagellates in the Lesser Antilles (Guadeloupe and Martinique, Caribbean Sea)

Aurélie Boisnoir^{1&2*}, Pierre-Yves Pascal², Sophie Marro¹, Rodolphe Lémée¹

¹ Sorbonne Universités, CNRS-INSU, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, LOV UMR 7093, F-06230 Villefranche-sur-mer, France

² Laboratoire de Biologie Marine, UMR-CNRS-MNHN-UPMC 7138, Université des Antilles, BP 592 F-97159, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France

*Corresponding author: aurelie.boisnoir@gmail.com

Abstract: For the first time, distribution and abundances (cells per gram of fresh macrophyte weight) of potentially toxic benthic dinoflagellates were studied, around Guadeloupe (20 sites) and Martinique (6 sites) islands (Lesser Antilles, Caribbean Sea). Benthic dinoflagellates were identified at the genus level and cells counts were undertaken on different host species of macroalgae and seagrasses. Abundance values of potentially toxic benthic dinoflagellates were one order of magnitude higher in Guadeloupe than in Martinique. The highest abundances of benthic dinoflagellates were found in the northern part of Guadeloupe Island, while their distribution was more homogeneous in Martinique. *Ostreopsis* was the dominant genus in Guadeloupe and Martinique. Regarding biotic substrate preferences, Phaeophyceae hosted the highest total abundances of benthic dinoflagellates on both islands, while the lowest total abundances were observed on Ulvophyceae in Guadeloupe and Florideophyceae in Martinique. The genus *Gambierdiscus*, known as the causal agent of the ciguatera fish poisoning (CFP), developed on all macrophyte groups on both islands without showing any preferences towards biotic substrates. The presence of this potentially harmful dinoflagellate genus at both islands could explain the existence of local cases of CFP in Guadeloupe and Martinique islands.

Keywords: Caribbean Sea; ciguatera; dinoflagellates; *Gambierdiscus*; *Ostreopsis*

Running title: Benthic HABs in Guadeloupe and Martinique

Introduction

Several species of benthic dinoflagellates can generate Harmful Algal Blooms (HABs), sometimes leading to the intoxication through the production of toxins (Yasumoto et al., 1987; Holmes & Teo, 2002). These phycotoxins synthesized by benthic dinoflagellates can cause ecological damages with significant mass mortalities of marine organisms (Shears & Ross, 2009) as well as severe human intoxications through the consumption of contaminated fish products (Valdiglesias et al., 2013). Several *Ostreopsis* (Schmidt, 1901) species are able to synthesize palytoxins which are probably the cause of palytoxicosis and clupeotoxism intoxications revealed after consuming contaminated fish and crustaceans in tropical areas (Alcala et al., 1988; Randall, 2005). Most species belonging to the genus *Gambierdiscus* (Adachi & Fukuyo, 1979) are described as the causal agent of ciguatera fish poisoning (CFP). Species of this genus synthesize ciguatoxins (Bagnis, 1981; Yasumoto et al., 1987) that accumulate within different levels of the food chain, (Ledreux et al., 2014) and make the consumption of some carnivorous fish more dangerous for the human populations compared to other marine organisms in lower levels of the food chain (Pérez-Arellano et al., 2005). CFP is the most widespread non-bacterial food poisoning associated to the consumption of tropical fish (Tester et al., 2009) and impacts several islands of the Pacific Ocean (incidence rate (IR): 18 000 cases / 100 000 inhabitants), Indian Ocean (IR < 10 000 / 100 000 inhabitants) and Caribbean basin (IR: 12- 500 / 100 000 inhabitants); (Chinain et al., 2014) (Chinain et al., 2014). Some benthic species of the genus *Prorocentrum* (Ehrenberg, 1834) can cause human intoxications called Diarrhetic Shellfish Poisoning (DSP) due to the presence of okadaic acid in seafood (Tripuraneni et al., 1997; Lee et al., 2016). Several species of *Coolia* (Meunier, 1919) and *Amphidinium* (Claparède & Lachmann, 1859) are able to synthesize toxins which affect marine life, nevertheless bioaccumulation of these toxins through the marine food chain has not yet been proven (Holmes et al., 1995; Botana, 2014; Ben-Gharbia et al., 2016). To our knowledge, the implications of *Coolia* (Meunier, 1919), *Amphidinium* (Claparède & Lachmann, 1859) and *Sinophysis* (Nie & Wang, 1944) species in human health have not been reported nor proven. Moreover, these genera are often found associated to the other genera listed above, making the relation to toxicity difficult.

CFP is considered as the most significant health hazard due to tropical fish consumption just after bacterial contamination. The survey of CFP and associated poisoning can be performed using

three main methods: *i*) epidemiologic studies, *ii*) assessment of toxins in organisms at different trophic levels, and *iii*) abundance measurement and distribution of microalgae responsible of poisoning. In the Caribbean, currently available data suggest that there is a wide variability regarding the attention given to CFP (Tester et al., 2009). Monitoring and/or ecological studies involving the distribution of benthic dinoflagellates have already been undertaken in the Gulf of Mexico (Okolodkov et al., 2007, 2014) and in Caribbean islands such as the Florida Keys (Norris et al., 1985), the Bahamas Archipelago (Bomber et al., 1988), Cuba (Delgado et al., 2005), Virgin Island (Carlson & Tindall, 1985), and Puerto Rico (Ballantine et al., 1985, 1988). Toxins identification studies associated to CFP in marine organisms has also been performed in the northern part of the Lesser Antilles, in St Martin and St Barthélemy (Bagnis, 1981; Bourdeau & Bagnis, 1989). Since 2002, a decree prohibits the fishing and commercialization of several fish species in both islands. Epidemiological studies dating from 1996 through 2006 revealed that the highest incidence rates of CFP were reported in Antigua–Barbuda and Montserrat with 34 et 59 cases per 10 000 habitants per year, respectively (Tester et al., 2010).

The territories north of Martinique presented a higher prevalence of ciguatera compared to the south (Olsen et al., 1983). Thereby, Guadeloupe and Martinique are respectively inside and outside of the high prevalence area. For both islands, all CFP cases were reported to the Regional Health Agency thereby triggering epidemiologic surveys which showed that the frequency of CFP outbreaks was stable in Guadeloupe between 2013 and 2016 (Boucaud-Maitre et al., 2018) while CFP cases decreased in Martinique between 1998 and 2007 (Rosine et al., 2008). Despite the presence of the CFP, no data relative to the abundance of benthic dinoflagellates are available in those two islands. Such ecological studies are now needed, not only focusing on *Gambierdiscus* species, but also on other potentially toxic genera, such as *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Coolia* and *Amphidinium*.

Species of *Ostreopsis* and *Gambierdiscus* are particularly harmful for human populations and interest in studying these species has revived since the discovery of cryptic species (Berdalet et al., 2017). *Ostreopsis siamensis* and *Gambierdiscus toxicus* are the type of species generally described for these genera. During several years, microscopic observations of morphological features by light microscopy lead to misidentifications (Litaker et al., 2009; Parsons et al., 2012). By using more recent molecular techniques and scanning electron microscopy (SEM) observations, more than a dozen *Ostreopsis* and *Gambierdiscus* species have been identified and several of them are known to be toxic (Litaker et al., 2010; Accoroni et al., 2016; Rhodes et al., 2017). Using SEM and molecular tools proved to be useful and mandatory in studying the distribution, the diversity and the description of

benthic dinoflagellates. However, such techniques are time-consuming and not compatible with large scale ecological studies involving a large number of samples. On the other hand, the use of quantitative PCR seems promising for ecological studies (Smith et al., 2017), but needs to be improved and specific primers need to be designed for all the potentially present species.

In the framework of a large program aiming to study the diversity, ecology and impact of toxic benthic dinoflagellates in the Lesser Antilles (Guadeloupe and Martinique Islands), the first steps, developed for this present work, were *i*) to describe the distribution and abundances of benthic dinoflagellates at the genus level, and *ii*) to identify potential affinities between ecological variables and biotic substrates hosting specific harmful dinoflagellates genera.

Materials and methods

Sampling

Samples were collected between January 26th and February 15th, 2014 in the Lesser Antilles, off the Caribbean and Atlantic coasts of Guadeloupe (20 stations) and Martinique (6 stations) islands (Figure 1). The northern part of Martinique was not explored due to harsh environmental conditions (swell, steep coast) which made sampling difficult to proceed. At each station, macrophyte species with the highest spatial coverage were collected by snorkeling (Table 1). Macrophytes were sampled referring to the protocol used to evaluate the abundance of *Ostreopsis cf. ovata* in the Mediterranean Sea (Cohu et al., 2011, 2013). All macrophytes were collected between 0.5 and 3 m of deep, and with care by avoiding the loss of epiphytic cells. Macrophytes were sampled with their surrounding seawater in 250 ml plastic flasks. These samples were fixed with acidic lugol (1% vol/vol). Each macrophyte was vigorously shaken during 10 s and rinsed twice with 100 ml of 0.2 μm filtered seawater to collect a maximum of epiphytic dinoflagellates. The macroalgae biomass was separated from the seawater sample by using a 500 μm -meshed sieve (Retsch[®], \varnothing 100 mm). The biomass was then dried with an absorbent paper and weighed (OHAUS[®], Adventurer Pro Precision Balance, \pm 0.1g) to estimate the fresh weight (FW). A total of 161 samples were collected and analyzed.

Dinoflagellate abundances

Epiphytic cell abundance measurements (cells per gram of fresh macrophyte weight) were performed by cell counts using a 1-ml Sedgwick Rafter cells[®] with a standard light microscope (Zeiss, Axio Lab.A1, 20x, in bright field). The number of cells per gram of fresh weight (cells g⁻¹FW) was

calculated considering the amount of water present for each sample and the weight of the fresh macrophyte. Cell counts were undertaken for *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Coolia* and *Amphidinium* genera. *Gambierdiscus* and *Fukuyoa* were difficult to differentiate by light microscopy, therefore, *Fukuyoa* genus, when present, were counted as *Gambierdiscus*. *Sinophysis* species were not considered in this study, for they seem not to be toxic for humans (cf. Introduction).

Phylogenetic and morphological categories of macrophytes

Macrophytes were identified at the genus level (Table 2). When the genus determination was uncertain, “complex” identity was indicated. Macrophytes were classified into Ulvophyceae, Phaeophyceae, Florideophyceae and seagrass groups in order to evaluate a potential relationship between benthic dinoflagellates and these phylogenetic groups of macrophytes. Morphological characteristics of macrophytes were described as blade-, cylindrical- or non-ramified.

Environmental parameters

Sampling sites were classified into three categories: Atlantic coast, Caribbean coast, and mangrove environment. The orientation of the bays was determined by a perpendicular line passing through the bottom of the bay and using the 4 cardinal points. The slope of the continental shelf (zone where macrophytes were collected) of each site was estimated and classified in three categories: low (<10 °), average (between 10 ° and 30 °) and strong (> 30 °) slope. The official National Institute of Geography (<http://www.ign.fr/>, last visit: 08/28/2017) provided the necessary data to determine the fresh water input as close as 200 m from each sampling site. Water transparency was also noted qualitatively and sampling sites were distinguished in two categories: clear and turbid waters.

Another factor considered in this study was the presence of chlordecone, a toxic, persistent, organochlorine insecticide used between 1972 and 1993 in French Caribbean islands. Driven by the water cycle, this terrestrial pollution is progressively transferred to the aquatic ecosystems (Coat et al., 2011). In a regional ordinance (2005; <http://bit.ly/2uCCVs8>, last visit: 08/26/2017) which prohibits fishing, consumption and marketing of organisms originating from Guadeloupe and Martinique, the littoral is divided into three categories: area with a total fishing ban, area with a fishing ban only on several species, and a no ban area. Sampling sites in this present study were localized within these three different areas linked to chlordecone levels.

Data analysis

Geographical mapping of benthic dinoflagellate abundances were made by using Qgis 2.10 Pisa software[©] and statistical analyzes were performed with XLSTAT software[©]. Cell abundances of

dinoflagellates in Guadeloupe and Martinique did not follow a normal distribution, therefore non-parametric statistical analyses were used. Kruskal Wallis test was used to compare the distribution of each dinoflagellate genus *i*) between Guadeloupe and Martinique, *ii*) according to macrophyte hosts of different groups and morphology, and *iii*) according to sampling sites and environmental parameters. All descriptive analyses are presented as mean \pm standard error (SE).

Results

Macrophytes

A total of 111 macrophytes samples were collected in Guadeloupe and 49 in Martinique (Table 2). In both islands, the Ulvophyceae was the dominant host group, followed by the Phaeophyceae, the Florideophyceae and seagrasses. Blade-ramified macrophytes dominated the seagrass group in both islands. In Guadeloupe, seagrasses were more cylindrically ramified than non-ramified, in opposition to Martinique.

Twenty-six macrophyte genera were identified in Guadeloupe and 17 in Martinique. The macrophyte diversity was greater within the Florideophyceae and Ulvophyceae groups for both islands compared to Seagrass and Phaeophyceae. Phaeophyceae were more diversified than seagrasses in Guadeloupe and the opposite was observed in Martinique.

In each group of macrophytes, one genus dominated widely. Ulvophyceae were dominated by the genus *Caulerpa*, Phaeophyceae by the genus *Dictyota* and Florideophyceae by the *Galaxaura* complex. For the seagrass group, *Thalassia* was the dominant genus in Guadeloupe while *Halophila* predominated in Martinique.

Cell abundances of benthic dinoflagellates

Abundances of benthic dinoflagellate in Guadeloupe ranged between 0 and 55 910 cells g^{-1} FW and were one order of magnitude higher than in Martinique ($p=0.018$). The genus *Ostreopsis* was dominant in both islands. Cell abundances of *Ostreopsis* ($p<0.001$) and *Coolia* ($p=0.001$) were significantly different between the two islands, while *Prorocentrum*, *Gambierdiscus* and *Amphidinium* abundances were similar ($p>0.05$), Table 3.

In Guadeloupe, abundances of *Ostreopsis* averaged $2\,403 \pm 601$ cells g^{-1} FW, *Prorocentrum* averaged $1\,177 \pm 225$ cells g^{-1} FW and *Coolia* and *Amphidinium* averaged 212 ± 60 cells g^{-1} FW and 14 ± 3 cells g^{-1} FW respectively. The genus *Gambierdiscus* was estimated with an average abundance

of 6 ± 3 cells $g^{-1}FW$ over all macrophytes. Significant positive correlations were found between *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Amphidinium* and *Coolia* genera (Table 4).

In Martinique, *Ostreopsis* abundances reached an average of 260 ± 91 cells $g^{-1}FW$, *Prorocentrum* reached 247 ± 96 cells $g^{-1}FW$, *Coolia* and *Amphidinium* averaged 10 ± 3 cells $g^{-1}FW$ and 4 ± 2 cells $g^{-1}FW$ respectively. The genus *Gambierdiscus* abundance was estimated with an average of 6 ± 3 cells $g^{-1}FW$ over all macrophytes. A significant positive correlation existed between *Ostreopsis* and *Gambierdiscus* (Table 4).

Sampling sites

In Guadeloupe, the highest average abundances of potentially toxic benthic dinoflagellates were found at Chapelle ($18\,180 \pm 6461$ cells $g^{-1}FW$, $n=9$), Souffleur ($10\,753 \pm 1797$ cells $g^{-1}FW$, $n=10$) and Fajou ($14\,167$ cells $g^{-1}FW$, $n=1$) sampling sites ($p<0.001$, Figure 2). The genus *Ostreopsis* was found with the highest abundances ($p<0.001$) at these three sites, varying between $3\,408$ and $14\,751$ cells $g^{-1}FW$. Souffleur was the site with the highest abundance of *Prorocentrum* ($5\,823 \pm 857$, $n=10$, $p<0.001$). Rivière Sens, Pompierre and Morne Rouge had the highest abundances of *Gambierdiscus* ($p<0.001$) with abundances ranging between 54 and 105 cells $g^{-1}FW$ (Figure 3).

In Martinique, abundances of benthic dinoflagellates were significantly higher at Fond Boucher ($1\,134 \pm 377$ cells $g^{-1}FW$) and Morne Cabri ($2\,543 \pm 2212$ cells $g^{-1}FW$) compared to other sites. The highest cell abundance of *Ostreopsis* ($1\,049 \pm 361$ cells $g^{-1}FW$, $p=0.001$) was recorded in Fond Boucher, which significantly differed from the other sampling sites. Cell abundances of *Gambierdiscus*, *Amphidinium* and *Coolia* were comparable between all sampling sites in Martinique, with the lowest abundances of benthic dinoflagellates recorded at Tartane.

Relation between benthic dinoflagellates and macrophytes

Macrophyte groups hosted different abundances of potentially toxic benthic dinoflagellates. In Guadeloupe, the highest total cell abundances of benthic dinoflagellates were significant on seagrasses ($5\,098 \pm 2250$ cells $g^{-1}FW$) and on Phaeophyceae ($6\,343 \pm 1677$ cells $g^{-1}FW$), and the lowest total cell abundances was recorded on Ulvophyceae (424 ± 128 cells $g^{-1}FW$, $p<0.001$) (Figure 4). Abundances of dinoflagellates growing on Ulvophyceae reached one order of magnitude lower than on seagrasses and Phaeophyceae. *Ostreopsis* and *Coolia* abundances were found with highest values only on Phaeophyceae ($p<0.001$) whilst the genus *Prorocentrum* was found with the highest abundances on Phaeophyceae, seagrasses and the Florideophyceae ($p<0.001$). *Amphidinium* and

Gambierdiscus cell abundances reached similar levels on all macrophyte groups ($p > 0.05$), see Figure 5. However, the highest abundance of benthic dinoflagellates was found on Florideophyceae with 43 898 cells of *Ostreopsis* $g^{-1}FW$ and on *Galaxaura* complex with 11 898 cells of *Prorocentrum* $g^{-1}FW$, representing respectively 79% and 21% of the total abundance, respectively. *Gambierdiscus* cell abundance reached a maximum level on *Thalassia* with 242 cells $g^{-1}FW$ which represented 58% of the sample. *Coolia* and *Amphidinium* abundances reached maximum values on *Syringodium*, with 3 264 cells $g^{-1}FW$ and on *Thalassia* with 163 cells $g^{-1}FW$ respectively. The total abundance of dinoflagellates was not related to the morphology of the macrophytes. Indeed, no correlation was found between abundance values and blade, cylindrical or non-ramified macrophytes ($p = 0.074$). However, when considering the different dinoflagellate genus independently, results showed that *Prorocentrum* and *Ostreopsis* both presented the highest cell abundances on blade-ramified substratum ($p < 0.04$) (Figure 5a).

In Martinique, the highest abundance of dinoflagellates was found on Phaeophyceae (975 ± 288 cells $g^{-1}FW$) and Florideophyceae (547 ± 212 cells $g^{-1}FW$), and the lowest abundance on Ulvophyceae (151 ± 42 cells $g^{-1}FW$, $p = 0.001$) (Figure 6). *Ostreopsis* had the highest cell abundances on the Phaeophyceae with on average 712 ± 298 cells $g^{-1}FW$ ($p < 0.0003$). *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Amphidinium* and *Coolia* had similar abundance levels on the different macrophyte groups (Figure 5b). On the other hand, the highest total abundance of dinoflagellates was recorded on the seagrass *Halophila* with 4 755 cells $g^{-1}FW$. A maximum of 4 351 cells of *Prorocentrum* $g^{-1}FW$ were recorded on *Dictyota* at Fond Boucher and a maximum of 3 451 cells of *Ostreopsis* $g^{-1}FW$ on *Syringodium* were found at La Datcha. The maximum abundances of *Gambierdiscus* and *Amphidinium* were recorded at Sainte Anne and reached 125 and 99 cells $g^{-1}FW$ on *Caulerpa* and *Liagora* complex, respectively. Such levels represented 25% and 12% of the sample. *Coolia* represented a maximum of 19% of the sample with an abundance of 93 cells $g^{-1}FW$. Blade-ramified macrophytes hosted significantly more potentially toxic benthic dinoflagellates compared to cylindrical and non-ramified structures ($p = 0.012$) (Figure 5b). *Ostreopsis* was found with higher cell abundances on blade-ramified macrophytes than on non-ramified structures ($p = 0.015$).

Relation between benthic dinoflagellates and ecological parameters

In Guadeloupe, potentially toxic benthic dinoflagellates were more abundant on the Caribbean coast than on the Atlantic coast or in mangrove environments ($p = 0.001$). The western part of Guadeloupe revealed more dinoflagellates than the eastern part ($p < 0.001$). Sampling sites

with turbid water had lower abundances of benthic dinoflagellates than sites with clear water ($p=0.009$). The identified zones contaminated by chlordecone had the lowest abundances of dinoflagellates ($p=0.034$). The occurrence of freshwater inflow within 200 m of the sampled site did not affect the abundance of epibenthic dinoflagellates ($p>0.924$).

In Martinique, no environmental parameters considered in the present study affected the abundances of benthic dinoflagellates ($p>0.05$).

Discussion

This work is the first exploratory study focusing on the distribution and abundance of benthic dinoflagellates in Guadeloupe and Martinique. Species of the genera *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Coolia* and *Amphidinium* were identified in all sampling sites. Differences in abundances and distribution emerged between both island. Results also showed that dinoflagellate genera had preferences for certain biological substrates as well as relationships with environmental parameters. Similar studies have been undertaken in other Caribbean islands, but abundances were not always expressed in the same units (Carlson & Tindall, 1985) and differed considering the sampling period and the macrophytes used as hosts.

Dinoflagellate abundances and affinities with macrophytes

Ostreopsis and *Prorocentrum* were the most abundant genera of epibenthic dinoflagellates in Guadeloupe and Martinique. Cell abundances of *Ostreopsis* were comparable to previous studies undertaken in the Caribbean basin (Ballantine et al., 1985, 1988; Okolodkov et al., 2014). In this present study, *Ostreopsis* abundances were determined between 963 and 5 677 cells g^{-1} FW on the same macrophyte in Guadeloupe and in Martinique. A previous study carried out in Cuba, between January 2000 and 2002, (Delgado et al., 2005) showed that the genus *Prorocentrum* reached an average abundance of 50 cells g^{-1} FW for several combined macrophytes, which is respectively, 23 to 5 times less than the abundances found in Guadeloupe and Martinique.

In Guadeloupe, *Prorocentrum* and *Ostreopsis* were identified on the same biological substrates and with the highest abundance values on blade-ramified macrophytes. *Ostreopsis* was found preferentially on Phaeophyceae alone, while *Prorocentrum* was found preferentially on Phaeophyceae, Florideophyceae and seagrasses. In Martinique, *Ostreopsis* was found in high abundances on blade-ramified macrophytes and preferentially on Florideophyceae, while *Prorocentrum* had no preference for a specific macrophyte morphology and can be found on diverse substrates. Affinities of *Prorocentrum* and *Ostreopsis* species for macrophytes differed with other Caribbean studies. In Cuba,

Prorocentrum was preferentially observed on Phaeophyceae and Ulvophyceae (Delgado et al., 2005) while *Ostreopsis* did not demonstrate any preference for either host (Ballantine et al., 1985).

Average abundance values of *Gambierdiscus* were similar between Guadeloupe and Martinique, and 10 times lower than abundances found in Puerto-Rico (between 100 and 1 250 cells g⁻¹FW; Ballantine et al., 1988). *Gambierdiscus* seemed able to settle on all macrophytes and showed no preferences for a specific group nor morphology, as it was previously reported (Saint-Martin et al., 1988). However, in Cuba, *Gambierdiscus* prevailed on Phaeophyceae, on Florideophyceae and then on Ulvophyceae (Delgado et al., 2005) and in Puerto-Rico, *Dictyota* was a better host than the seagrass *Thalassia testudinum* K. D. Koenig 1805 (Ballantine et al., 1985).

In this present study, *Amphidinium* and *Coolia* were present at very low abundances. Such results coincided with previous studies reporting low abundances during different sampling periods in the Gulf of Mexico (Okolodkov et al., 2007).

Dinoflagellates abundance and environmental variables

In this present study, benthic dinoflagellates were more abundant in Guadeloupe (particularly on the northern coast) than in Martinique. This pattern does not appear to be linked to temperature, as maximum (September) and minimum (February) sea surface temperatures were similar between both islands (see maps of sea surface temperature across the Caribbean in Tester et al., 2010). Nevertheless, this pattern must be confirmed by seasonal variation studies. Different periodic patterns of benthic dinoflagellates abundances have already been highlighted in the Caribbean (Ballantine et al., 1985; Okolodkov et al., 2014), but the origin of those fluctuations varied and were not consistent (e.g. temperature, nutrient inputs, seasonal occurrence of main macrophytes). In Guadeloupe, benthic dinoflagellates were more abundant on the Caribbean coast than on the Atlantic Coast and mangrove. The inflow of freshwater relatively close to each station (up to 200 m) did not affect the total abundance of benthic dinoflagellates in Guadeloupe and Martinique.

As for marine areas exposed to chlordecone inputs, benthic dinoflagellates were determined with lower abundance levels in Guadeloupe sampling sites with a total fishing ban compared to sites without contamination, while this trend was not observed in Martinique, probably because the sampling sites were mainly outside the fishing banned areas.

Ciguatera and Gambierdiscus

The genus *Gambierdiscus* is the causal agent of CFP and the Caribbean is the second region

in the world affected by this seafood illness. In this study, *Gambierdiscus* was found in Guadeloupe and Martinique with a strong spatial variability. The report involving *Gambierdiscus* species in Guadeloupe and Martinique questions the local belief regarding the origin of ciguateric fish in those islands. Indeed, the great majority of inhabitants in both French islands believe that intoxicated sea products came from fishing activities in the northern Caribbean Islands, where the incidence rates of CFP are much higher. For instance, the CFP incidence rates in Guadeloupe and Martinique are respectively 0.3 and 0.2 per 10 000 inhabitants per year, while CFP values reached an average of 34.4 and 58.6 in Antigua/Barbuda and Montserrat islands, respectively, which are just north of Guadeloupe (Tester et al., 2010). Results obtained by this present study suggest that ciguateric fishes could be, at least partially, locally contaminated by *Gambierdiscus* toxins in Guadeloupe and Martinique.

This present study also gives indications on potential site locations for survey studies related to *Gambierdiscus* and ciguatera outbreaks. In Guadeloupe, among the four most important sites registered with ciguatoxic fishes, between 2004 and 2008 (Anse Bertrand, Abymes, Désirade and Pointe Noire; [Cardoso et al., 2008](#)) only one site coincided with a sampling site hosting *Gambierdiscus* genus (Chapelle, in Anse Bertrand City). It should be highlighted that, in the present study, Pompierre (Saintes Island, South West of Guadeloupe) hosted the highest abundance of *Gambierdiscus* and notably that this area was also an intensive fishing zone. Therefore, Guadeloupe should be recommended as part of a potential monitoring program for CFP. In Martinique island, Sainte Anne, Tartane and Pointe Faula sampling sites could stand for potentially important sites since they have already been reported by the Health Agency of Martinique to involve verified cases of CFP ([Daudens & Locatelli-Jouans, 2012](#); Daudens and Locatelli-Jouans, comm. pers.). Sainte Anne site exposed the highest abundances of *Gambierdiscus*. Those dinoflagellates were also found at Fond Boucher, but no recent CFP cases have been reported to the Health Agency at this location.

In conclusion, this present study determines, for the very first time, the abundance of several potentially toxic benthic dinoflagellate in the French West Indies (Martinique and Guadeloupe). Dinoflagellates were determined at the genus level using light microscopy in order to avoid species misidentification and to perform a very large number of cell counts. During winter 2014, benthic dinoflagellates were one order of magnitude more abundant in Guadeloupe than in Martinique. *Ostreopsis* was the most abundant genus, followed by *Prorocentrum*, *Coolia*, *Amphidinium* and *Gambierdiscus*. Macrophyte species, their morphologies and their phylogenetic groups could influence dinoflagellate abundances growing on the biomass. In Guadeloupe, a toxic and persistent

organochlorine pesticide, chlordecone, was inversely correlated to benthic dinoflagellate abundances.

The presence of *Gambierdiscus* in both islands supports the possible idea that local fish might be contaminated locally and could, at least in part, explain CFP in Guadeloupe and Martinique. This is especially relevant when ciguatoxic fish are known not to be large pelagic species as those found in more contaminated islands in the North. The present study, with associated local epidemiological data, can be used to determine several key sites which could be recommended to be studied in the framework of a CFP monitoring program.

This preliminary survey is of great importance since it allows scientists and health and marine managements services in Guadeloupe and Martinique to select preferential sampling sites and determine accurate biological substrates to sample in order to study (1) the potential seasonal variation of potentially toxic benthic dinoflagellates as well as (2) the morphogenetic profiles of the different identified species, using SEM and molecular tools.

Acknowledgments

This study was carried out in the PROLITENSAN project, funded by the “Fondation de France” and by the Territorial Collectivity of Martinique. We are grateful to Dr Florence Rousseau from the Museum National d’Histoire Naturelle (Paris, France) for her help in macrophyte identification. Thanks to the health surveillance group of the Health Agency (Martinique) for their trust and exchange of data. Most authors are part of the GDR PhycoTox (Ifremer and CNRS National Research Group).

Figures and tables

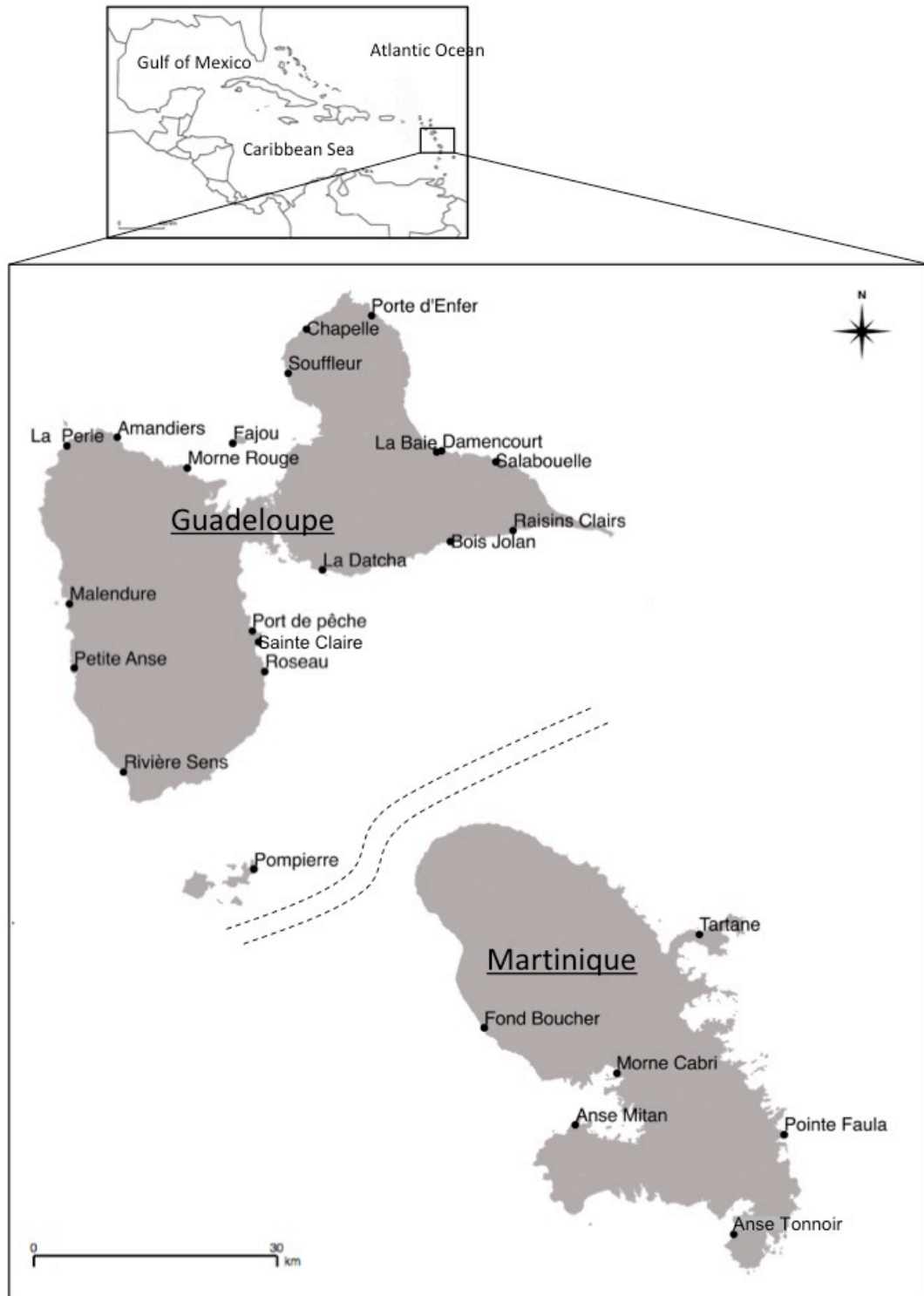


Figure 1: Map of Guadeloupe (top) and Martinique (down) with sampling sites. Dominique is not shown between islands.

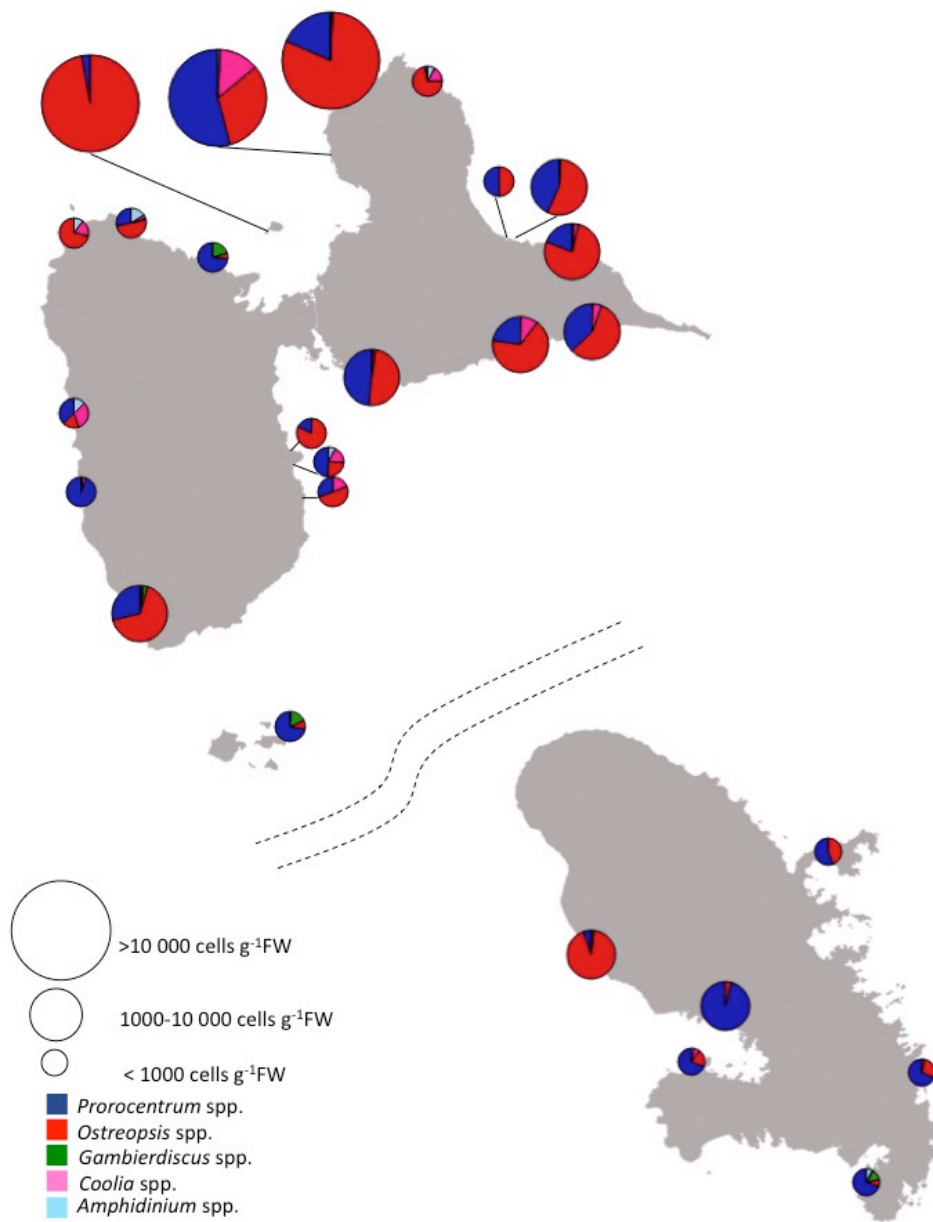


Figure 2: Distribution of potentially toxic benthic dinoflagellate abundances (cells g⁻¹FW) in Guadeloupe (top) and Martinique (down).

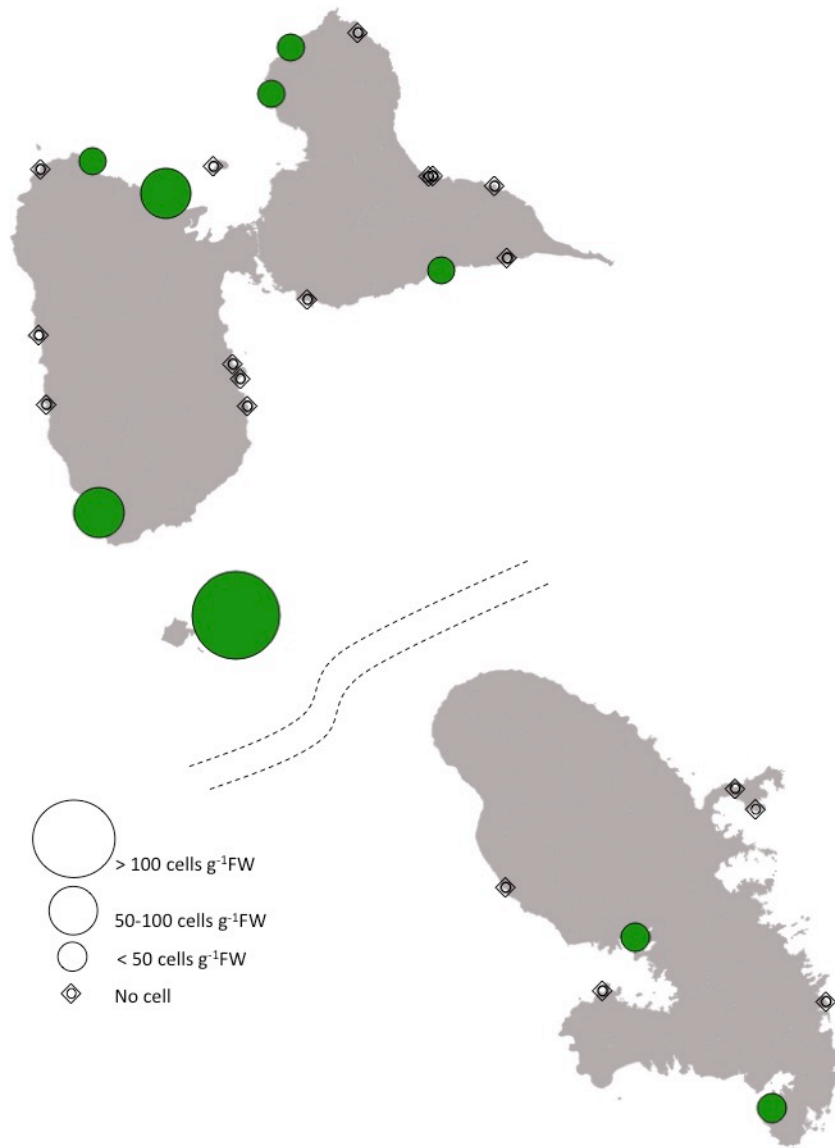


Figure 3: Map showing the distribution and average cell abundance of *Gambierdiscus* (cells g⁻¹FW) in Guadeloupe (top) and Martinique (down).

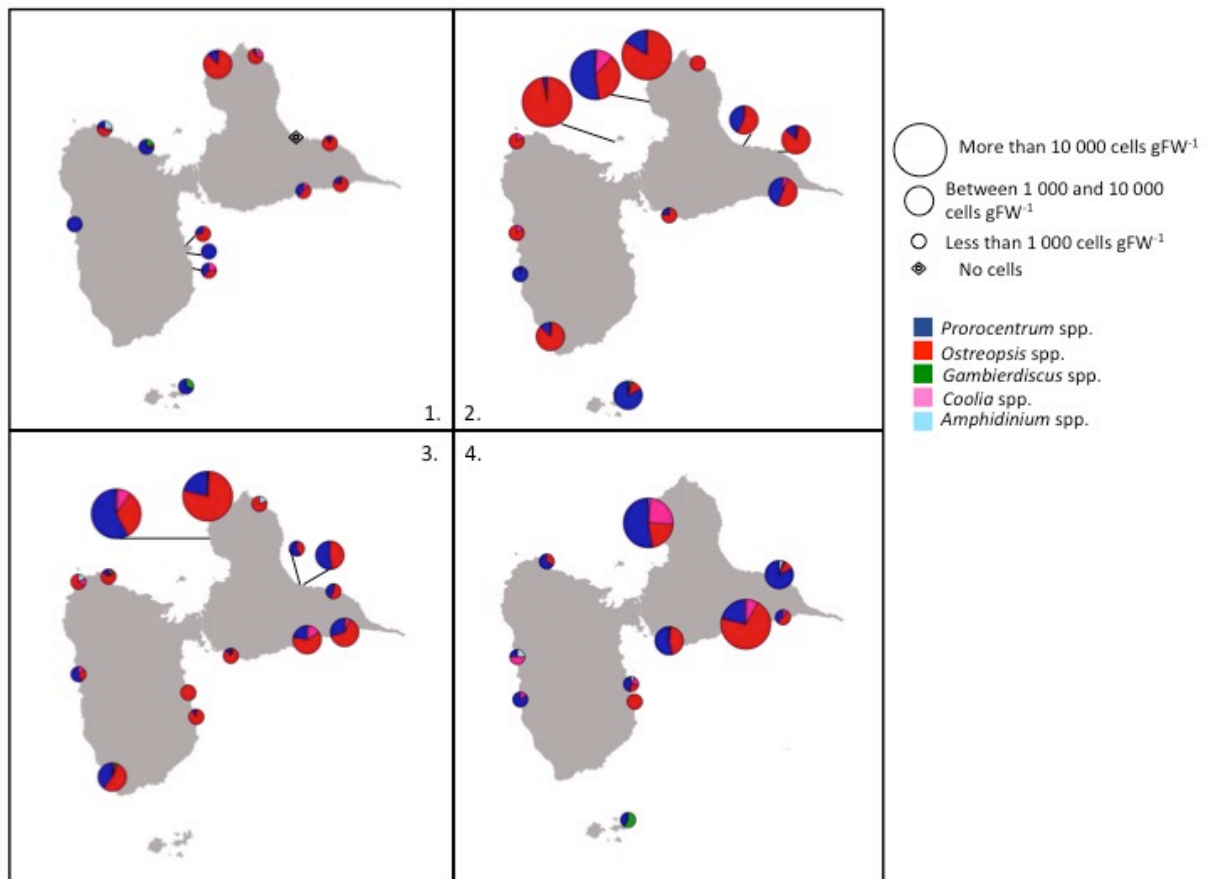


Figure 4: Distribution of potentially toxic benthic dinoflagellate abundances (cells g¹FW) on 1. Ulvophyceae, 2. Phaeophyceae, 3. Florideophyceae and 4. Seagrasses in Guadeloupe. No mark appears when a macrophyte group has not been found at a station.

a. Guadeloupe

Genera	Pairwise comparisons	p-value	Genera	Pairwise comparisons	p-value
<i>Ostreopsis</i>	Ulv Sea Flo Pha	p<0,0001	<i>Ostreopsis</i>	NR CR BR	p=0,002
<i>Prorocentrum</i>	Ulv Flo Sea Pha	p<0,0001	<i>Prorocentrum</i>	CR NR BR	p=0,037
<i>Gambierdiscus</i>	Ulv Sea Pha Flo	p=0,211	<i>Gambierdiscus</i>	NR BR CR	p=0,142
<i>Amphidinium</i>	Ulv Pha Sea Flo	p=0,182	<i>Amphidinium</i>	NR CR BR	p=0,298
<i>Coolia</i>	Ulv Sea Flo Pha	P=0,029	<i>Coolia</i>	CR NR BR	P=0,466
Total	Ulv Flo Sea Pha	P=0,0001	Total	CR NR BR	P=0,074

b. Martinique

Genera	Pairwise comparisons	p-value	Genera	Pairwise comparisons	p-value
<i>Ostreopsis</i>	Ulv Sea Pha Flo	p<0,003	<i>Ostreopsis</i>	NR CR BR	p=0,002
<i>Prorocentrum</i>	Ulv Sea Flo Pha	p=0,18	<i>Prorocentrum</i>	CR NR BR	p=0,037
<i>Gambierdiscus</i>	Ulv Pha Sea Flo	p=0,140	<i>Gambierdiscus</i>	NR BR CR	p=0,423
<i>Amphidinium</i>	Pha Sea Ulv Flo	p=0,288	<i>Amphidinium</i>	NR BR CR	p=0,328
<i>Coolia</i>	Sea Ulv Pha Flo	P=0,0326	<i>Coolia</i>	BR CR NR	P=0,112
Total	Ulv Sea Flo Pha	P=0,001	Total	CR NR BR	P=0,012

Figure 5: Multiple pairwise comparisons using the Conover-Iman procedure and p-value of Kruskal Wallis Test ($\alpha=0,05$) for comparison of phylogenetic macrophyte groups (left) and morphology groups (right) for each genus of dinoflagellates in a. Guadeloupe (n=111), and in b. Martinique (n=50), Ulv: Ulvophyceae, Sea: Seagrass, Flo: Florideophyceae, Pha: Phaeophyceae, NR: non-ramified, CR: cylindrical-ramified, BR: blade-ramified. Significant P-Values are in bold.

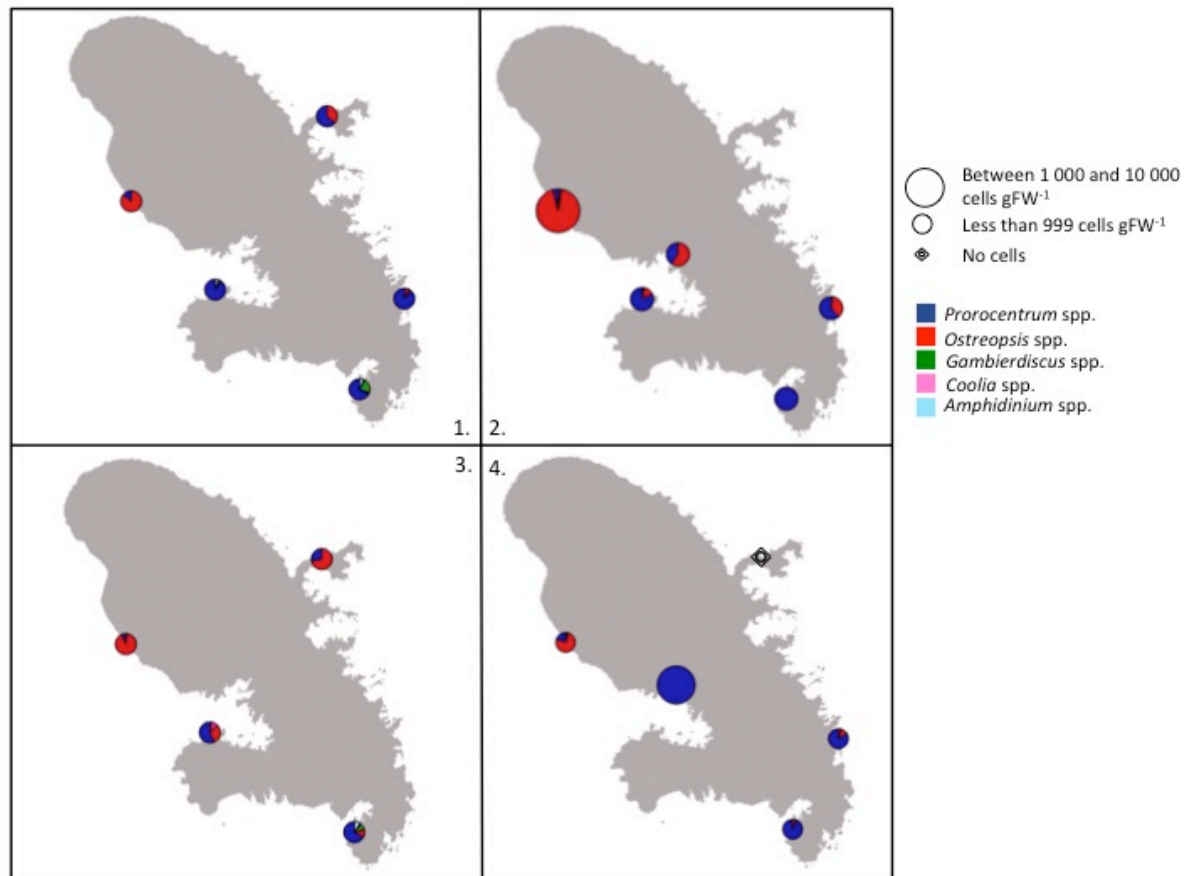


Figure 6: Distribution of benthic toxic dinoflagellates on 1. Ulvophyceae, 2. Phaeophyceae, 3. Florideophyceae and 4. Seagrass around Martinique Island. Circle size represents average abundance. When no sampling was done for a group at a station no mark appears.

Table 1: Locations of sampling stations and number of samples of Ulvophyceae, Phaeophyceae, Florideophyceae and seagrasses collected in Guadeloupe and Martinique.

Sites	Orientation	Latitude	Longitude	Ulvophyceae	Phaeophyceae	Florideophyceae	Seagrasses
Guadeloupe							
Souffleur	Caribbean	16°25'22.7"N	61°32'00.2"W	0	5	3	2
Chapelle	Caribbean	16°28'17.9"N	61°30'46.2"W	2	4	3	0
Porte d'Enfer	Atlantic	16°29'11.8"N	61°26'29.9"W	4	2	2	0
Damencourt	Atlantic	16°20'13.5"N	61°21'48.9"W	0	4	1	0
La Baie	Atlantic	16°20'07.0"N	61°22'02.4"W	2	0	2	0
Salabouelle	Atlantic	16°19'30.3"N	61°18'14.4"W	2	2	1	1
Raisins Clairs	Atlantic	16°14'54.9"N	61°17'02.9"W	2	6	3	1
Bois Jolan	Atlantic	16°14'08.2"N	61°21'11.7"W	5	0	2	2
La Datcha	Atlantic	16°12'17.3"N	61°29'41.9"W	0	1	3	2
Port de pêche	Atlantic	16°08'14.1"N	61°34'23.7"W	1	0	1	0
Sainte Claire	Atlantic	16°07'29.0"N	61°33'59.0"W	2	0	0	3
Roseau	Atlantic	16°05'32.3"N	61°33'32.3"W	5	0	1	1
Pompierre	Atlantic	15°52'20.1"N	61°34'16.8"W	1	0	1	1
Rivière sens	Caribbean	15°58'50.4"N	61°42'55.1"W	0	1	2	0
Petite Anse	Caribbean	16°05'43.1"N	61°46'14.7"W	0	1	0	1
Malendure	Caribbean	16°07'50.2"N	61°46'11.6"W	1	1	2	1
La Perle	Caribbean	16°20'33.1"N	61°46'40.0"W	0	2	2	0
Amandiers	Mangrove	16°21'04.3"N	61°43'21.4"W	6	0	2	1
Morne rouge	Mangrove	16°19'05.5"N	61°38'40.6"W	1	0	0	0
Fajou	Mangrove	16°20'44.4"N	61°35'39.5"W	0	1	0	0
Martinique							
Tartane	Atlantic	14°45'30.0"N	60°55'15.8"W	4	0	1	1
Pointe Faula	Atlantic	14°32'27.6"N	60°49'43.7"W	6	4	0	3
Anse Tonnoir	Caribbean	14°25'59.0"N	60°53'00.0"W	4	1	3	1
Anse Mitan	Caribbean	14°33'03.6"N	61°03'17.0"W	4	2	4	0
Morne Cabri	Mangrove	14°36'20.5"N	61°01'17.8"W	0	1	0	1
Fond Boucher	Caribbean	14°39'22.6"N	61°09'15.6"W	1	4	3	2

Table 2: Number of samples collected for each macrophyte genus in Guadeloupe and Martinique. The thallus morphology is indicated as follows: NR: non-ramified, CR: cylindrical-ramified, BR: blade-ramified.

	Guadeloupe	Martinique	Morphology
Ulvothyceae	34	19	
<i>Bryopsis</i> spp. J. V. Lamouroux, 1809	3	1	CR
<i>Caulerpa</i> spp. J. V. Lamouroux, 1809	11	10	BR/CR
<i>Chaetomorpha</i> spp. Kützing, 1845	2	2	NR
<i>Halimeda</i> spp. J. V. Lamouroux, 1812	6	0	BR
<i>Penicillus</i> spp. Lamarck, 1813	2	2	CR
<i>Udotea</i> spp. J. V. Lamouroux, 1812	3	4	NR
<i>Ulva</i> spp. Linnaeus, 1753	5	0	NR
<i>Valonia</i> spp. C. Agardh, 1823	2	0	CR
Phaeophyceae	31	12	
<i>Dictyopteris</i> spp. J. V. Lamouroux, 1809	1	0	CR
<i>Dictyota</i> spp. J. V. Lamouroux, 1809	18	8	BR
<i>Padina</i> spp. Adanson, 1763	5	3	NR
<i>Sargassum</i> spp. C. Agardh, 1820	6	1	BR
<i>Turbinaria</i> spp. Oken, 1815	1	0	BR
Florideophyceae	30	10	
<i>Acanthophora</i> spp. J. V. Lamouroux 1813	6	5	BR
<i>Amphiroa</i> spp. J. V. Lamouroux 1812	2	0	CR
<i>Asparagopsis</i> spp. Montagne 1840	1	0	CR
<i>Bryothamnion</i> spp. Kützing, 1843	3	0	BR
<i>Ceramium</i> spp. Roth, 1797	2	1	CR
<i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C. Agardh, 1822	1	0	CR
<i>Galaxaura</i> complex J. V. Lamouroux 1812	11	2	CR
<i>Jania</i> spp. J. V. Lamouroux 1812	1	1	CR
<i>Laurencia</i> complex J. V. Lamouroux 1813	1	0	BR
<i>Liagora</i> complex J. V. Lamouroux 1812	0	1	CR
<i>Palisada perforata</i> (Bory de Saint-Vincent) K. W. Nam, 2007	2	0	CR
Seagrass	16	8	
<i>Halodule</i> spp. Eudlicher, 1841	0	1	NR
<i>Halophila</i> spp. Du Petit-Thouars, 1806	2	4	NR
<i>Syringodium filiforme</i> Kützing, 1860	5	2	NR
<i>Thalassia testudinum</i> K. D. Koenig, 1805	9	1	NR

Table 3: P-values of Kruskal Wallis Test for comparison in the abundance of dinoflagellate genera between Guadeloupe and Martinique. * indicates significant p-value, for $\alpha=0.05$.

	p-value
<i>Ostreopsis</i>	1.47×10^{-04} *
<i>Prorocentrum</i>	0.327
<i>Gambierdiscus</i>	0.368
<i>Amphidinium</i>	0.115
<i>Coolia</i>	0.001*
Total	0.018*

Table 4: Coefficient r_s of Spearman related to correlation of abundances between benthic dinoflagellates in Guadeloupe and Martinique islands. Significant p-values are indicated with * when $p < 0.05$, ** when $p < 0.001$, *** when $p < 0.0001$.

a. Guadeloupe

	<i>Prorocentrum</i>	<i>Gambierdiscus</i>	<i>Coolia</i>	<i>Amphidinium</i>
<i>Ostreopsis</i>	0.583***	1.20×10^{-05}	0.260***	0.081*
<i>Prorocentrum</i>		0.025	0.253***	0.120**
<i>Gambierdiscus</i>			0.017	4.92×10^{-05}
<i>Coolia</i>				0.191***

b. Martinique

	<i>Prorocentrum</i>	<i>Gambierdiscus</i>	<i>Coolia</i>	<i>Amphidinium</i>
<i>Ostreopsis</i>	0.036	0.090*	0.031	0.003
<i>Prorocentrum</i>		0.006	0.009	0.023
<i>Gambierdiscus</i>			0.018	0.014
<i>Coolia</i>				0.002

CHAPITRE 2

En cours de finalisation avant soumission.

Spatio-temporal dynamics and biotic substrate preferences of benthic dinoflagellates in the Lesser Antilles, Caribbean Sea

Aurélie Boisnoir^{1,2*}, Pierre-Yves Pascal¹, Sébastien Cordonnier¹, Rodolphe Lemée²

¹ UMR 7138 Evolution Paris-Seine, Equipe biologie de la mangrove, Université des Antilles, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France

² Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 6, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Villefranche-sur-Mer, France

*Corresponding author: aurelie.boisnoir@gmail.com

Keywords: Benthic dinoflagellate, Ciguatera, Caribbean Sea, Guadeloupe, Martinique

Running title: Ecology of Benthic Dinoflagellates in the Lesser Antilles

Abstract

A monitoring of epibenthic dinoflagellate was conducted monthly during 18 months in Guadeloupe and Martinique (Lesser Antilles, Caribbean Sea). These islands are located in the second region of the world the most affected by the Ciguatera Fish Poisoning (CFP). Compared to Martinique, Guadeloupe presented total epibenthic dinoflagellates five times more abundant and *Gambierdiscus* spp. two times less abundant, even if the area of CFP outbreak includes Guadeloupe but not Martinique. No clear seasonal variations of abundances of benthic dinoflagellates were found. Temperature and salinity were not driving total abundance of benthic dinoflagellates. However, preferential associations were found between macrophyte species and epibenthic dinoflagellates. *Dictyota* spp. sustained highest abundances of total epibenthic dinoflagellates, *Ostrepsis* and *Prorocentrum* genera. *Halophila stipulacea* were found hosting highest abundances of *Gambierdiscus* spp. and *Sinophysis* spp. whereas highest abundance of *Coolia* were on *Galaxaura* spp.

Introduction

Some benthic dinoflagellates species can produce toxins that can lead to human intoxications via accumulation in edible marine organisms (Bagnis et al., 1979; Friedman et al., 2017; Randall, 2005; Tripuraneni et al., 1997) or via formation of toxic bio-aerosols (Ciminiello et al., 2014; Vila et al., 2008). Those microalgae could also cause mass mortalities of marine organisms (Aguilar-Trujillo et al., 2017; Shears and Ross, 2009) through direct effect of phycotoxins and/or hypoxic conditions due to bacterial degradation of high microalgae biomass (Berdalet et al., 2015). Main tropical genus of benthic dinoflagellates are *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus* (and associated *Fukuyoa*), *Coolia*, *Amphidinium*, *Sinophysis*, (Ballantine et al., 1985; Chomérat, 2016; Faust, 2000; Okolodkov et al., 2014).

Some *Ostreopsis* species can synthesize putative palytoxin potentially involved in palytoxicosis and clupeotoxism intoxications in tropical areas after consumption of fish and crustaceans (Alcala et al., 1988; Randall, 2005). In temperate areas, palytoxin and derivatives would be involved in skin and eyes irritations (Tichadou et al., 2010). Intoxication would happen through inhalation of toxic bio-aerosols (Gallitelli et al., 2005; Durando et al., 2007), but not through ingestion, even if *Ostreopsis* toxic compounds were found in edible marine organisms (Taniyama et al., 2003; Aligizaki et al., 2008; Biré et al., 2013, 2015).

Okadaic acid present in some *Prorocentrum* species can lead to Diarrhetic Shellfish Poisoning (DSP) via accumulation in seafood (Tripuraneni et al., 1997; Lee et al., 2016). Species of this genus could also cause environmental and economic troubles due to massive mortalities of marine organisms (fish, octopus, crustaceans) observed during bloom events (Aguilar-Trujillo et al., 2017; Shears and Ross, 2009).

Some *Gambierdiscus* species are the causal agent of Ciguatera Fish Poisoning (CFP), the non-bacterial food poisoning most widespread in the world (Tester et al., 2009). The Caribbean area is the second region of the world the most affected by CFP, with an incidence rate of 12-500/100 000 hab. (Chinain et al., 2014). However, CFP does not occur homogeneously in the Eastern Caribbean. Indeed, there are three main Caribbean CFP outbreak centers which are British Virgin Islands, Antigua and Montserrat Islands (Olsen et al., 1983). CFP incidence rates exceeding 10 / 10 000 hab. in these islands (Tester et al., 2010). North of Martinique Island was determined to be the border between areas with high and low ciguatera prevalence in the West Indies (Olsen et al., 1983). Areas with high CFP prevalence were explored regularly leading to several monitoring and/or ecological studies of benthic dinoflagellates in the Gulf of Mexico (Okolodkov et al., 2007, 2014),

Florida Keys (Norris et al., 1985), Bahamas Archipelago (Bomber et al., 1988), Cuba (Delgado et al., 2005), Virgin Island (Carlson and Tindall, 1985), Puerto Rico (Ballantine et al., 1985, 1988). However, areas with less CFP cases were less studied. Epidemiological study demonstrated ciguatera occur in Guadeloupe and Martinique Islands with close incidence rates (Boucaud-Maitre et al., 2018; Tester et al., 2010), whereas these islands are respectively inside and outside of the high prevalence of CFP. Moreover, 17 to 20 % of Collective Alimentary Toxi-Infections (CATI) have an undetermined cause in Guadeloupe and Martinique (Petit-Sinturel, 2015), suggesting others toxic benthic dinoflagellates could be involved in such health problem.

To our knowledge, effects of *Sinophysis* spp. on human health have not been documented. *Coolia* spp. and *Amphidinium* spp. synthesize toxins, but human poisoning due to those species has never been demonstrated (Holmes et al., 1995; Botana, 2014; Ben-Gharbia et al., 2016).

Considering potential impact of benthic toxic dinoflagellates on human health in Caribbean Sea, a better understanding of the ecology of this community, including spatio-temporal distribution and substrate preferences, is needed. In temperate areas, seasonal variations of benthic dinoflagellates were often observed and linked with temperature (Mangialajo et al., 2011; Cohu et al., 2013). Different periodicity patterns of benthic dinoflagellates abundances have also been demonstrated in Caribbean areas (Ballantine et al., 1985; Okolodkov et al., 2014), but the origin of those fluctuations varied or did not always show up (e.g. temperature, nutrient inputs, seasonal occurrence of main macrophytes). Benthic dinoflagellates also exhibit preferences for some abiotic/biotic substrates such as sand (Aligizaki and Nikolaidis, 2006; Shah et al., 2014), dead corals (Bourdeau and Bagnis, 1989), and macroalgae (Ballantine et al., 1985; Blanfuné et al., 2015). Previous studies have suggested a host preference of dinoflagellates depending on the macrophyte morphology (Parsons and Preskitt, 2007; Totti et al., 2010) and the taxonomic group (Delgado et al., 2005; Monti et al., 2007). It has been demonstrated in temperate areas for *Coolia* species (Aligizaki & Nikolaidis, 2006) and *Ostreopsis* cf. *ovata* (Cohu et al., 2013). In the Caribbean area, it has also been highlight in Puerto Rico (Ballantine et al., 1988, 1985), Cuba (Ballantine et al., 1985; Delgado et al., 2005) and Florida (Bomber et al., 1989).

Ecology of benthic dinoflagellates, including seasonal variation and substrate preferences, has never been studied in Guadeloupe and Martinique (Lesser Antilles). Those islands are respectively inside and outside of the actual prevalence limit of CFP. In the context of global changes, this distribution can be modified with an increase of *Gambierdiscus* spp. and associated CFP in this

area (Kibler et al., 2017, 2015). The main objectives of the present study was to follow spatio-temporal population dynamics of benthic dinoflagellates in Guadeloupe and Martinique, associated to biotic substrates preferences and relations with physico-chemical parameters of sampled areas. *Gambierdiscus* spp. attracted special interest due to CFP associated risks.

Material and Methods

Between February 2015 and August 2016, a survey of abundances of dinoflagellates was conducted monthly in Guadeloupe and Martinique at 3 different sites per island. Those sites were chosen taking into account areas with *i*) highest benthic dinoflagellate abundances revealed by a previous study (Chapter 1) and *ii*) highest case of ciguatera indicated by the regional health agency (the regional health agency, comm. pers.). The sampling was carried out during both cyclonic and dry seasons in Guadeloupe and Martinique. Cyclonic period last from June to December whereas dry period last from January to May. Those periods are principally marked by a difference of precipitations. All samples were collected between 0.5 and 4 m depth (Table 1).

Abundance of benthic dinoflagellates

The most abundant macrophytes locally present all year round, and the floating *Sargassum* spp., were sampled. Pelagic *Sargassum* spp. were considered because since 2011 abnormal massive quantities of this Phaeophyceae are washing up the coasts of the Caribbean area (Maréchal et al., 2017) and can constitute a substratum that potentially allows development of benthic dinoflagellates. These substrates were carefully sampled with surrounding water in a 250 mL plastic flask avoiding the resuspension of microalgae growing on the macroalgae. Acidic Lugol at 1% (vol/vol) was added in all samples to fix the microalgae and 10 seconds agitation allowed to dislodge benthic dinoflagellates present on the macrophyte. Samples were passed through a 500 µm mesh to separate the macrophyte from the dinoflagellate suspension. To recover a maximum of dinoflagellates, the macrophyte was rinsed twice for 10 seconds with 100 mL of GF/F filtered seawater and then weighted. Total seawater volume was measured. Samples were stocked at 4 °C in dark.

Benthic dinoflagellates were identified at genus level to avoid misidentification based on morphological characters, known currently to be inadequate to distinguish species of same taxa (Hoppenrath et al., 2013; Penna et al., 2005). Benthic dinoflagellates present in 1 mL were counted with a Swedgwich Rafter © counting cell using a standard light microscope (Leitz, Orthoplan) less

than a week after the sampling. This abundance and macrophyte's fresh weight allowed calculation of the number of benthic toxic dinoflagellates per gram of fresh weight of macrophyte (cells.gFW⁻¹).

Abundance of planktonic dinoflagellates

Triplicate of water samples were collected 20 cm above each macrophyte in a 250 mL plastic flask. The water sampling was done carefully before the macrophyte sample without macrophyte disturbances to avoid presence of artificially suspended benthic cells in the sample. Acidic Lugol at 1% (vol/vol) was added in all samples to fix the microalgae. Samples were homogenized during 10 seconds then placed in a 50 mL Uthermol's chamber (1958). Planktonic cells enumerations were realized after 24h of sedimentation in the Uthermol's chamber using an inverted microscope (Optech inverted biological microscopes series IB).

Resuspension ratio

The planktonic: benthic abundances ratio (the number of dinoflagellates per liter divided by the number of dinoflagellates per gram of fresh weight of macrophyte) has been calculated for each genus to estimate the ability of benthic dinoflagellates to be suspended in the column water. Ratios inferior to 0.5 indicates that benthic dinoflagellates stay strongly attached to their substratum whereas a ratio higher than 0.5 suggest that benthic dinoflagellates can easily be detached from their substratum and swim in the column water.

Temperature and salinity

Temperature and salinity were measured from June 2015 to August 2016 in Guadeloupe and Martinique in a sample of 250 mL of seawater. Temperature was measured immediately after the sampling with a Checktemps 4 by HANNA thermometer. The salinity was determined at laboratory with a Master-S/MilliM ATAGO ® manual refractometer. Average of wind speed and direction have been calculated 7 days before the sampling thanks to the daily average of Météo France weather stations. These data were available for only one station in Guadeloupe but they were available for all three stations in Martinique (Table 1). In Guadeloupe data of Météo France weather station localised at Baillif (16°00'48"N, 61°44'30"W) was used for Riviere Sens because these two localities were close. In Martinique, data of Meteo France weather station localised at Trinité (14°45'00"N, 60°55'24"W) was used for Tartane, data of weather station localised at Vauclin

(14°33'06"N, 60°50'12"W) was used for Pointe Faula and data of weather station localised at Sainte Anne (14°26'12"N, 60°52'12"W) was used for Anse Tonnoir.

Data analysis

All descriptive analyses are presented as mean \pm standard deviation (SD). Non-parametric tests were used when Shapiro test did not reveal homogeneous variances of benthic dinoflagellates abundances. Kruskal-Wallis ANOVA were used to *i)* assess distribution of benthic dinoflagellates between Guadeloupe and Martinique *ii)* know preferential associations between macrophytes and dinoflagellates and *iii)* determine if dinoflagellate abundances significantly vary over the time. Mann Whitney test was used to compare abundances of each genera between both islands. A principal component analysis was realized to describe effect of ecological parameters on benthic dinoflagellates growth. Spearman correlation tests were applied to determine relationship between dinoflagellates abundances and between benthic and planktonic cell abundances. Mann Whitney test was used to compared temperature and salinity in Guadeloupe and Martinique.

Results

Temperature and salinity

Temperature fluctuated between 26.2 °C and 31.7 °C during the survey (Figure 1). Monthly average temperature was 27.9 ± 0.3 °C at Chapelle, 28.1 ± 0.3 °C at Bois Jolan and 28.1 ± 0.3 °C at Rivière Sens (Guadeloupe) and 27.8 ± 0.3 °C at Tartane, 29.2 ± 0.4 °C at Pointe Faula and 29.1 ± 0.3 °C at Anse Tonnoir (Martinique). Salinity varied between 31 and 38 during the survey. Salinity presented an average value of 35 ± 1 in each site.

Temperature and salinity were not significantly different in Guadeloupe and Martinique during the survey ($p < 0.118$) (Figure 1). However, temperature of seawater (Kruskal Wallis, $p < 0.021$) and salinity (Kruskal Wallis, $p < 0.034$) fluctuated between the seasons in both islands. Temperature of seawater was the highest during the wet season with average of 29 ± 1 °C in Guadeloupe and 28 ± 1 °C in Martinique whereas during the dry season the average temperature of seawater was 27 ± 1 °C in Guadeloupe and 28 ± 1 °C in Martinique. Conversely, the highest salinity was found during the dry season in both islands. Indeed, average salinity was 36 ± 2 in Guadeloupe and 36 ± 1 in Martinique during the dry season while 34 ± 2 were found in both islands.

Spatial distribution

Ostreopsis spp., *Prorocentrum* spp., *Gambierdiscus* spp., *Amphidinium* spp., *Sinophysis* spp., *Coolia* spp. were found in Guadeloupe and Martinique during the survey. Mean abundances of genera on 18 months were statistically different (Kruskal Wallis, $p < 0.0001$) between both islands with 5 times more benthic dinoflagellates in Guadeloupe than Martinique. The distribution of dinoflagellates genera differed between islands. Around 61 times more *Ostreopsis* spp., and 2.5 times more *Coolia* spp. were found in Guadeloupe than Martinique. However, 3.5 times more *Sinophysis* spp., 2 times more *Gambierdiscus* spp. and 0.9 times more *Prorocentrum* spp. were found in Martinique than Guadeloupe (Mann Whitney, $p < 0.021$). The distribution of *Amphidinium* spp. was statistically the same on both islands (Mann Whitney, $p = 0.981$) (Figure 2). Differences in abundance were found between sites (Kruskal Wallis, $p < 0.0001$). In Guadeloupe, more benthic dinoflagellates were statistically found at Chapelle than Bois Jolan and Rivière Sens (Kruskal Wallis, $p < 0.002$), whereas in Martinique, more benthic dinoflagellates were found at Anse Tonnoir than Tartane and Pointe Faula (Kruskal Wallis, $p < 0.0004$, Figure 3). In Guadeloupe, *Ostreopsis* spp. dominated at all sites and represented between 55% and 87% of the community. Proportion of this genus decreased from North to South contrarily to *Prorocentrum* spp.. Similar trend were observed with proportions of *Gambierdiscus* spp., *Coolia* spp., *Amphidinium* spp., and *Sinophysis* spp., increasing from North to South but never exceeding 10% of total benthic dinoflagellates at the 3 sites. In Martinique, *Prorocentrum* spp. was dominant and increased with a North-South gradient, representing between 64% and 93% of dinoflagellates at different sites. Abundances of *Ostreopsis* spp. represented between 3% and 22% of dinoflagellates and were negatively correlated with abundances of *Prorocentrum* spp.. Proportions of *Gambierdiscus* spp., *Amphidinium* spp., *Sinophysis* spp., and *Coolia* spp. never exceeded 10% of total benthic dinoflagellates and decreased with a North-South gradient like *Prorocentrum* spp. (Figure 3).

Temporal variations

Total abundance of epiphytic dinoflagellates did not show marked seasonal variations in Guadeloupe and Martinique (Kruskal Wallis, $p > 0.05$). However, the lowest total abundances of benthic dinoflagellates occurred between October and January when temperature of seawater was lower, excepted at Chapelle and Bois Jolan (Figure 4).

Ostreopsis spp. were found with abundances varying between 0 and 106 675 cells g^{-1} FW. In Guadeloupe, *Ostreopsis* spp. present highest peaks of abundances being 2 to 20 times more abundant than other species. They appeared during the wet season at Chapelle and Bois Jolan whereas their highest abundances occurred during the dry season at Rivière Sens. *Ostreopsis* spp. were found with

a monthly average abundance of $24\,939 \pm 5\,757$ cells g^{-1} FW at Chapelle, $8\,786 \pm 4\,092$ cells g^{-1} FW at Bois Jolan and $1\,049 \pm 283$ cells g^{-1} FW at Rivière Sens. In Martinique at Anse Tonnoir, there were 6 times more *Ostreopsis* spp. during the dry season (374 ± 267 cells g^{-1} FW) than the wet season (60 ± 18 cells g^{-1} FW) (Kruskal Wallis, $p = 0.026$). In the two other sites of Martinique, the highest abundances of *Ostreopsis* spp. were also recorded during the dry season. *Ostreopsis* spp. were present with monthly average abundance of 190 ± 45 cells g^{-1} FW at Tartane, 168 ± 63 cells g^{-1} FW at Pointe Faula and 199 ± 121 cells g^{-1} FW at Anse Tonnoir.

Prorocentrum spp. were found with abundances included between 0 and 66 761 cells g^{-1} FW. In Guadeloupe, they were 2 times more *Prorocentrum* spp. during the dry season ($3\,486 \pm 512$ cells g^{-1} FW) than the wet season ($1\,715 \pm 930$ cells g^{-1} FW) at Bois Jolan (Kruskal Wallis, $p = 0.013$) whereas no difference was found between seasons at Chapelle and Rivière Sens (Kruskal Wallis, $p > 0.183$). This genus was present with monthly average abundance of $3\,471 \pm 896$ cells g^{-1} FW at Chapelle, $2\,502 \pm 345$ cells g^{-1} FW at Bois Jolan and 671 ± 111 cells g^{-1} FW at Rivière Sens. In Martinique, peaks of total abundances were due to high abundances of *Prorocentrum* spp.. Temporal distribution was different in Martinique. *Prorocentrum* spp. arisen with highest abundances during the dry and the wet season at Tartane and Pointe Faula whereas a single peak of abundance was found at Anse Tonnoir. Like at Bois Jolan, 8 times more *Prorocentrum* spp. were found during the dry season ($7\,942 \pm 3\,481$ cells g^{-1} FW) than the wet season ($1\,483 \pm 401$ cells g^{-1} FW) at Anse Tonnoir (Kruskal Wallis, $p = 0.010$). This seasonal difference of abundances was not found at Tartane and Pointe Faula (Kruskal Wallis, $p > 0.374$). *Prorocentrum* spp. presents monthly average abundances of 562 ± 86 cells g^{-1} FW at Tartane, 718 ± 135 cells g^{-1} FW at Pointe Faula and $4\,353 \pm 1\,694$ cells g^{-1} FW in Martinique. *Coolia* was the third most abundant genus and was present in both islands with abundances varying between 0 and 1 464 cells g^{-1} FW. This genus was 2 times more abundant during the dry season (236 ± 44 cells g^{-1} FW) than the wet season (118 ± 47 cells g^{-1} FW) at Chapelle (Kruskal Wallis, $p = 0.041$) whereas none seasonal fluctuation was found at Bois Jolan and Rivière Sens (Kruskal Wallis, $p > 0.328$). In Guadeloupe, this genus was found with monthly average abundance of 170 ± 35 cells g^{-1} FW at Chapelle, 290 ± 48 cells g^{-1} FW at Bois Jolan and 131 ± 34 cells g^{-1} FW at Rivière Sens. In Martinique, *Coolia* spp. were found with comparable monthly average at Tartane (33 ± 13 cells g^{-1} FW) and Pointe Faula (38 ± 12 cells g^{-1} FW) whereas 159 ± 46 cells g^{-1} FW were found at Sainte Anne. No seasonal variation of *Coolia* spp. abundances was found in Martinique (Kruskal Wallis, $p > 0.304$).

Gambierdiscus spp. were found with abundances varying between 0 cells g^{-1} FW and 301 cells g^{-1} FW. *Gambierdiscus* spp. were frequently observed at Rivière Sens, Tartane and Anse Tonnoir, but were absent in certain period in other sites: Rivière Sens (April 2015), Tartane (November-December) and Anse Tonnoir (December). Absence of *Gambierdiscus* spp. was observed during a decreasing of seawater temperature at Tartane and Anse Tonnoir. This genus was found with the highest monthly average abundance at Rivière Sens (34 ± 5 cells g^{-1} FW), Tartane (52 ± 15 cells g^{-1} FW) and Anse Tonnoir (28 ± 6 cells g^{-1} FW), when temperature was increasing or was highest. However, no seasonality was highlighted between the wet and the dry season for this genus.

Abundances of *Amphidinium* spp. fluctuated between 0 and 163 cells g^{-1} FW. This genus was found in Guadeloupe with monthly average abundance of 19 ± 10 cells g^{-1} FW at Chapelle, 21 ± 8 cells g^{-1} FW at Bois Jolan and 16 ± 4 cells g^{-1} FW at Rivière Sens whereas it occurred in Martinique with 13 ± 3 cells g^{-1} FW at Tartane, 6 ± 1 cells g^{-1} FW at Pointe Faula and 10 ± 3 cells g^{-1} FW at Anse Tonnoir. *Sinophysis* spp. were the less abundant and the less frequent dinoflagellate in the area.

Sinophysis spp. were present in this study with abundances varying between 0 and 133 cells g^{-1} FW. In Guadeloupe, this genus was found with monthly average abundance of 3 ± 1 cells g^{-1} FW at Chapelle and Bois Jolan and 16 ± 4 cells g^{-1} FW at Rivière Sens. In Martinique on average 29 ± 7 cells g^{-1} FW at Tartane, 13 ± 3 cells g^{-1} FW at Pointe Faula, and 19 ± 5 cells g^{-1} FW at Anse Tonnoir were found. About 4 times more *Sinophysis* spp. were found during the wet season (27 ± 7 cells g^{-1} FW) than the dry season (8 ± 5 cells g^{-1} FW) ($p = 0.031$).

Benthic versus planktonic cells

None significant relation between benthic and planktonic abundances was found (Table 2). *Ostreopsis* spp. and *Coolia* spp. had a higher resuspension ratio than *Prorocentrum* spp., *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp. suggesting *Ostreopsis* spp. and *Coolia* spp. can be more detached from their host than *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp. An intermediate resuspension ratio for *Gambierdiscus* spp. was found (Figure 5).

Interactions between genera

Total abundances of benthic dinoflagellates were strongly correlated with abundance of *Ostreopsis*, *Prorocentrum* and *Coolia* genera ($r_s > 0.601$, $p < 0.0001$). A weak negative correlation was found between abundance of *Ostreopsis* spp. and *Gambierdiscus* spp. ($r_s = -0.158$, $p = 0.025$). The same trend was found between *Ostreopsis* spp. and *Sinophysis* spp. ($r_s = -0.238$, $p = 0.001$). Abundance

of *Amphidinium* spp. was weakly correlated with *Prorocentrum* spp., *Gambierdiscus* spp. and *Coolia* spp. ($r_s = 0.324$, $p < 0.001$). A weak positive correlation existed between abundances of *Sinophysis* spp., *Gambierdiscus* spp., and *Coolia* spp. ($r_s < 0.039$, $p < 0.0001$, Table 3).

Host effect

Dinoflagellate species present preferential associations with macroalgal host (Figure 6). Indeed, all genera of benthic dinoflagellates were present in lowest abundance on *Sargassum* spp.. However, another Phaeophyceae, *Dictyota* spp., supported the highest abundance of benthic dinoflagellates due to their affinity with *Ostreopsis* spp. and *Prorocentrum* spp. Highest abundances of *Gambierdiscus* spp. and *Coolia* spp. were respectively found on *Halophila stipulacea* and *Galaxaura* spp.

Multivariate analysis

A principal component analysis based on physico-chemical characteristics and abundances of benthic dinoflagellates (total variability = axis1 + axis2 = 53.13%) indicated that all environmental factors were poorly represented (Figure 7). *Prorocentrum* spp. and *Ostreopsis* spp. abundances were inversely proportional and independent with abundances of *Gambierdiscus* spp., *Coolia* spp., *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp.. These four last genera co-occurred. High abundance of *Prorocentrum* spp. was rather drove by temperature and low salinity whereas *Ostreopsis* spp. was promoted by low temperature and high salinity. *Coolia* spp., *Gambierdiscus* spp., *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp. were rather found when sites were less windy. The same analysis at Pointe Faula showed a more homogeneous abundance of benthic dinoflagellates despite seasons. However, the principal component analysis did not highlight change of dinoflagellate abundances according to seasons.

Discussion

Abundance of benthic dinoflagellates in the Caribbean

Ostreopsis, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Coolia*, and *Amphidinium* genera were found at all sites in Guadeloupe and Martinique Islands. All these genera have already been found in other studies conducted in Florida (Norris et al., 1985), Bahamas Archipelago (Bomber et al., 1988), Belize (Faust, 1993a), Gulf of Mexico (Tester et al., 2013), Cuba (Delgado et al., 2005), Porto Rico (Ballantine et al., 1988), and Virgin Islands (Carlson and Tindall, 1985). *Sinophysis* spp. were found for the first time in Guadeloupe during this survey but this genus has already been identified in the Mexican Caribbean, Belize and Martinique Islands (Almazán-Becerril et al., 2015; Chomérat, 2016; Faust,

1993b). Despite some variations, total abundance of benthic dinoflagellates in Guadeloupe and in Martinique were comparable with other Caribbean islands (Ballantine et al., 1988, 1985; Bomber et al., 1989; Delgado et al., 2005; Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2014, 2014).

Ostreopsis genus was dominant in Guadeloupe. This genus was dominant only in Puerto-Rico with monthly average abundances comparable with those of Guadeloupe (Ballantine et al., 1985). However, a maximum of 106 875 cells g^{-1} FW were found in a single sample in Guadeloupe whereas abundances never exceed 44 000 cells g^{-1} FW in Puerto-Rico for this genus (Ballantine et al., 1985). According to other studies in Caribbean, *Ostreopsis* spp. presented abundances below 10 000 cells g^{-1} FW (Ballantine et al., 1985; Bomber et al., 1988; Delgado et al., 2005; Okolodkov et al., 2014) or were not observed (Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2014). To our knowledge, the maximum of *Ostreopsis* spp. abundance found in this study was the highest abundance for this genus in the Caribbean Sea. Prevalence of *Ostreopsis* spp. is common in temperate environment where this genus was found with higher abundances (Cohu et al., 2013; Mangialajo et al., 2017) compared to this study. In temperate areas, high abundance of *Ostreopsis* genus could be sustained by low seawater concentration of nitrate and nitrite in the seawater (Cohu et al., 2011, 2013; Carnicer et al., 2015). Other environment factor such as hydrodynamics induced by currents, waves or wind could constitute favorable conditions for *Ostreopsis* spp. growth (Vila et al., 2001; Richlen and Lobel, 2011; Carlson, 1985). According to studies, the effect of rainfall on abundance of *Ostreopsis* spp. was not clear (Ballantine et al., 1988; Cohu et al., 2011; Morton et al., 1992), whereas rainfall was found to be negatively correlated with abundance of *Ostreopsis* spp. (Parsons and Preskitt, 2007).

Prorocentrum spp. were dominant in Martinique, like in Cuba (Delgado et al., 2005) and in the Gulf of Mexico (Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2014, 2007). Indeed, the dominance of *Prorocentrum* spp. is typical of dinoflagellates community composition of Caribbean area (Okolodkov et al., 2014) and have been found also in the Great Barrier Reef of Australian coasts (Skinner et al., 2013).

Gambierdiscus genus presented lower abundances than in other studies conducted in the Gulf of Mexico and in the Caribbean Sea (Ballantine et al., 1988, 1985; Bomber et al., 1989; Delgado et al., 2005; Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2014, 2007). In all these studies, monthly average abundances of *Gambierdiscus* spp. currently exceeded 1 000 cells g^{-1} FW whereas a maximum of 301 cells g^{-1} FW have been found in this study.

Coolia spp. were found in comparable abundance in the Gulf of Mexico (Martinez-Cruz et al., 2015). In other studies carried out in the Gulf of Mexico, *Coolia* spp. were dominant and have been found with higher average abundance (Okolodkov et al., 2014, 2007).

Abundance of *Amphidinium* spp. were higher in the Gulf of Mexico than Guadeloupe and Martinique (Okolodkov et al., 2014, 2007). Indeed, a maximum of 3.69×10^3 cells g^{-1} FW were found the Gulf of Mexico (Okolodkov et al., 2014) whereas the highest abundance was 163 cells g^{-1} FW in this study. For same macrophytes and sites sampled in both studies, less than 20 *Sinophysis.gFW*⁻¹ were found during this survey.

In the Gulf of Mexico, *Sinophysis* spp. were present in the majority of the samples, also with very low abundances (Okolodkov et al., 2014). Comparable abundances of *Sinophysis* genus were found in this study, but species of this genus were present only in 14 % of the samples. Other surveys conducted in the Gulf of Mexico have identified several *Sinophysis* species but cells were not enumerated (Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2007).

Some genera of benthic dinoflagellates can detach more easily from a substrate and swim in the water column as demonstrated in this study. The relation between benthic and planktonic cells proved that *Ostreopsis* spp. and *Coolia* spp. were more easily put in suspension in the water column than the other genera. The benthic: planktonic ratio of *Gambierdiscus* spp. was very low, suggesting this genus is preferentially found on the substratum.

Temporal distribution

Temporal variations of abundances on the present study were not linked to temperature or salinity. In the Gulf of Mexico fluctuation of benthic dinoflagellates abundances were linked to the seasonal occurrence of the majority of macrophyte species (Okolodkov et al., 2014) whereas nutrient input due to runoff in addition with high temperature were suspected to sustain discontinuous benthic dinoflagellates abundances (Ballantine et al., 1985). In other studies carried out in the Gulf of Mexico and in the Caribbean, benthic dinoflagellate abundances followed different periodicity pattern (Ballantine et al., 1988; Carlson, 1985; Carlson and Tindall, 1985; Delgado et al., 2005; Okolodkov et al., 2014, 2007; Taylor, 1985). These conclusions have to be considered with caution due to difference of data analyzes (Ballantine et al., 1988). For instance, monthly maximum abundances or variation of total bio-volume for all dinoflagellates together led to difficult interpretations on periodicity of benthic dinoflagellate abundances (Carlson and Tindall, 1985; Taylor, 1985).

In Florida, (Bomber et al., 1989) found a positive correlation between surface area of macrophytes and abundances of *Gambierdiscus* spp. In the Gulf of Mexico, several peaks of abundances of benthic dinoflagellates were found during the monitoring from May to December, whereas sites selected were close and environmental factors like precipitations, temperature, wind

speed and direction, were similar (Okolodkov et al., 2007). Those last authors suggested that differences of occurrence of peak of abundances might depend from local conditions as nutrients or sediment load. A single peak of abundance was found from March to July in Cuba (Delgado et al., 2005). Physico-chemical conditions found in Cuba, associating higher water temperature and nutrient concentrations, and low turbidity, promoted abundance of benthic dinoflagellates (Delgado et al., 2005). Two peaks of abundances were found in July then between September and October in Puerto Rico (Ballantine et al., 1988) and in April and November in Florida (Bomber et al., 1989). In Puerto Rico, a weak positive correlation between *Gambierdiscus* abundances and temperature were found suggesting temperature was responsible for a few part in the variability of the data (Ballantine et al., 1988).

Biotic substrates preferences

Most dinoflagellates were found on *Dictyota* spp. and on *Padina* spp. as in Puerto Rico (Ballantine et al., 1988, 1985) and Cuba (Ballantine et al., 1985; Delgado et al., 2005). *Ostreopsis* spp. were preferentially found on *Dictyota* spp. (Phaeophyceae) in this study whereas this genus was found with highest abundances on seagrass in Puerto Rico (Ballantine et al., 1985). As in Cuba, higher abundances of *Prorocentrum* were found on Phaeophyceae (Delgado et al., 2005). In Florida, Chlorophyceae or Phaeophyceae supported highest abundances according to *Prorocentrum* species (Bomber et al., 1989). As in Mediterranean Sea (Aligizaki and Nikolaidis, 2006), *Coolia* spp. were found in highest abundances on Florideophyceae. However, this genus was found in *Ceramium* sp. and *Corallina* sp. in the North Aegean Sea (Aligizaki and Nikolaidis, 2006). In the present study, *Halophila stipulacea* was the macrophyte supporting highest abundances of *Gambierdiscus* genus suggesting a preferential association. This macrophyte is native to the Red Sea and the Indian Ocean (Gessner, 1970), was observed for the first time in the Caribbean Sea in Grenada Island in 2002 (Ruiz and Ballantine, 2004), then in a dozen islands of the Lesser Islands (Willette et al., 2014). This invasive angiosperm established in the Caribbean Sea to the detriment of indigenous seagrass as *Syringodium filiforme* (Willette and Ambrose, 2012). It makes rapidly large mono-specific meadows (Willette and Ambrose, 2009) and its invasive potential is controlled by high nutrient concentrations (van Tussenbroek et al., 2016). *Halophila stipulacea* is actually distributed on hundreds of hectares in the Caribbean Sea (Willette et al., 2014). *H. stipulacea* is consequently a good substrate allowing the spread of CFP in the West Indies. Marine turtles has been observed grazing *H. stipulacea* (Becking et al., 2014). Even if consumption of marine turtles is illegal for majority of Caribbean countries (Humber et al., 2014), illegal consumption exists in developing tropical countries (Buitrago et al.,

2008) and the consumptive use of marine turtles is still legal in few countries like in Nicaragua Caribbean waters (Barrios-Garrido et al., 2017; Lagueux et al., 2014). None case of death have been reported after the consumption of marine turtle in the Caribbean Sea (Fussy et al., 2007), but sea turtles species have already been suspected to be vector of ciguatera causing the death of several people in Micronesia (Pavlin et al., 2015). Parrotfish species are present with one of the greatest biomass of coral-reef fish in Caribbean Sea and represent a commercial interest (Polunin and Roberts, 1993). Parrotfish present along the Kenyan coasts were observe grazing *H. stipulacea* (Mariani and Alcoverro, 1999) but to our knowledge this observation has never been done in the Caribbean Sea. Limited attention has been given to food webs modifications due to the presence of a non-native species (Byrnes et al., 2007) and whether long periods of times could be needed for establishment of trophic links among species (Schlaepfer et al., 2011). Grazers present in the Caribbean area should be able to add *H. stipulacea* in their diet implying the entrance of *Gambierdiscus* toxins in the marine food web leading to the contamination of new marine species. In other Caribbean islands, *Gambierdiscus* spp. were preferentially observed on Phaeophyceae and Florideophyceae (Bomber et al., 1989; Delgado et al., 2005). Higher abundances of *Sinophysis* spp. were also found on *H. stipulacea*.

Since 2011, abnormal massive quantities of *Sargassum* spp. are washing up on Gulf of Mexico coasts, African coast from Sierra Leone to Ghana and the beaches of islands of the Lesser Antilles including Guadeloupe and Martinique Islands (Gower et al., 2013; Maréchal et al., 2017; Wang and Hu, 2016). This impressive phenomenon is called “Golden tides”. The two species of Phaeophyceae, *Sargassum natans* and *Sargassum fluitans*, constitute the floating algal communities of the Sargasso Sea (de Szechy et al., 2012). During their drift, rafts of algae accumulate a large community of marine organisms including attached epibionts and mobile fauna, ranging from microbiota to fishes (Huffard et al., 2014) and were suspected to support high abundance of harmful dinoflagellates as Phaeophyceae usually do (Delgado et al., 2005). However, among macrophytes studied in our survey, *Sargassum* spp. were found with the lowest total abundances of benthic dinoflagellates, *Ostreopsis* spp., *Prorocentrum* spp., and *Gambierdiscus* spp. abundances. macrophytes. The low abundances of benthic dinoflagellates hosted by the pelagic *Sargassum* spp. can be due to allelopathic interactions. Some macrophytes should produce molecules stimulating or inhibiting growth of benthic dinoflagellates (Accoroni et al., 2015; Grzebyk et al., 1994; Morton and Faust, 1997). Thus, pelagic *Sargassum* spp. could synthesize molecules limiting the development of benthic dinoflagellates.

The toxic risk of benthic dinoflagellates present on *Sargassum* spp. was likely limited. However, the *Sargassum* spp. rafts can be important vectors for the exchange of benthic dinoflagellate populations between West Indies, Gulf of Mexico and African coasts.

The ciguatera in the Caribbean

Increasing of sea surface temperature was suspected to be the major environmental factor driving ciguatera outbreaks in the Caribbean area (Tester et al., 2010). However ciguatera occurred with a constant incidence rate in US Virgin Islands despite an increasing of sea surface temperature over the last 30 years (Radke et al., 2013). The fact that none of the ecological factors measured, affected directly benthic dinoflagellates abundance in the present study suggests complex environmental factor interactions. For instance, *Gambierdiscus* spp. growths were associated with different environmental conditions like weak wind conditions, calm sea, increasing transparency, and high water temperature in Cuba (Delgado et al., 2005; Okolodkov et al., 2014). Also, this genus was found to occur at low depth in the Gulf of Mexico (Okolodkov et al., 2014) as well as in Guadeloupe (Boisnoir et al., 2018).

The Caribbean area is the second region of the world the most heated by CFP (Lewis, 1986; Pottier et al., 2001; Chinain et al., 2014). Northern part of Martinique Island is the border between areas with high and low CFP prevalence in the West Indies (Olsen et al., 1983). In the high prevalence area, CFP occurs at three main Caribbean ciguatera outbreak centers with a CFP incidences rates exceeding 10 / 10 000 hab. in these islands (Tester et al., 2010). However, close CFP incidence rates were found for Guadeloupe and Martinique Islands (Boucaud-Maitre et al., 2018; Tester et al., 2010), whereas less *Gambierdiscus* spp. were found in Guadeloupe than Martinique in the present study. Guadeloupe and Martinique are respectively inside and outside of the high prevalence area, suggesting presence of different *Gambierdiscus* species population in those islands. Indeed, different *Gambierdiscus* species can be distributed in Guadeloupe and Martinique. Identification of benthic dinoflagellates by molecular analyzes is important because species present in the Caribbean area such as *G. excentricus* can be more toxic than others (Litaker et al., 2017; Pisapia et al., 2017).

This study, conducted in Guadeloupe and Martinique, questions the local belief concerning the origin of ciguateric fish in those islands. Great majority of inhabitants of both French islands believe that intoxicated fish came from fisherman fishing in Northern Caribbean Islands, where incidence rate of CFP are far higher (Tester et al., 2010). Presence of *Gambierdiscus* spp. at both islands can explain existence of local cases of CFP in Guadeloupe and Martinique Islands. Also, fish consumption is not regulated in Martinique whereas a decree prohibits consumption of several fish

species in Guadeloupe. Toxins measurements must be done in sedentary marine organisms to determine if ciguatoxins are locally present in the marine food web especially in Martinique where no data exist. Furthermore, okadaic acid, potentially responsible for DSP (Tripuraneni et al., 1997; Lee et al., 2016), and palytoxin and derivatives, must also be searched after seafood poisoning. Those toxins could be the causative of the 17 % unexplained CATI (Petit-Sinturel, 2015).

Conclusion

Temporal fluctuations of total abundance of epibenthic dinoflagellates were not linked to temperature or salinity in Guadeloupe and Martinique. High spatial disparities were found between both islands, with about 5 times more benthic dinoflagellates in Guadeloupe than in Martinique. *Halophila stipulacea*, a new invasive seagrass in the Caribbean Sea, were found to sustain highest abundance of *Gambierdiscus* spp. in both islands and could help to spread the CFP in all the Caribbean area. Two times more *Gambierdiscus* spp. were found in Martinique, suggesting a shifting southward of the ciguatera boarder in the Lesser Antilles.

Morphogenetic analyses of benthic dinoflagellates of Martinique and Guadeloupe are under investigation in order to specify the species list in each Island.

Acknowledgments

This study was made possible by the “Collectivité Territoriale de la Martinique” and was partly funded by the PROLITENSAN project (“Fondation de France”), ANR OCEAN 2015, and our group is part of the National French GdR PHYCOTOX (Ifremer and CNRS). Authors would thank “Institut Pasteur de Guadeloupe” for their essential collaboration during this study.

Figures and tables

Table 1: Characteristics of sites sampled and macrophyte identifications.

Site	Island	Latitude	Longitude	Bottom	Depth (m)	Macrophyte
Chapelle	Guadeloupe	16°28'18.0"N	61°30'47.6"W	coral, sand	2	<i>Dictyota</i> spp. Lamouroux, 1809 <i>Galaxuara</i> spp. Lamouroux, 1812 <i>Penicillus</i> spp. Lamarck, 1813

Bois Jolan	Guadeloupe	16°14'08.2"N	61°20'59.8"W	coral, sand	0.5 - 1	<i>Penicillus</i> spp. Lamarck, 1813 <i>Syringodium</i> <i>filiforme</i> Kützing, 1860 <i>Sargassum</i> spp. Agardh, 1820 <i>Thalassia</i> <i>testudinium</i> Koenig, 1805
Rivière Sens	Guadeloupe	15°58'49.2"N	61°42'54.3"W	sand	1.5 - 4	<i>Galaxaura</i> spp. Lamouroux, 1812 <i>Halophila</i> <i>stipulacea</i> (Forsskål) Ascherson, 1867

Tartane	Martinique	14°45'30.8"N	60°55'16.6"W	sand	1.5	<i>Caulerpa</i> spp. Lamouroux, 1809 <i>Thalassia</i> <i>testudinum</i> Koenig, 1805
Pointe Faula	Martinique	14°32'29.9"N	60°49'44.5"W	sand	0.5	<i>Halodule</i> spp. Endlicher, 1841 <i>Syringodium</i> <i>filiforme</i> Kützing, 1860 <i>Sargassum</i> spp. Agardh, 1820

Anse Tonnoir	Martinique	14°25'59.2"N	60°53'02.9"W	sand	2	<i>Halophila stipulacea</i> (Forsskål) Ascherson, 1867 <i>Syringodium filiforme</i> Kützing, 1860 <i>Thalassia testudinum</i> Koenig, 1805
-----------------	------------	--------------	--------------	------	---	--

Table 2: R^2 of linear regression between planktonic and benthic abundances of different genera of dinoflagellates.

	R^2
<i>Ostreopsis</i> spp.	0.057
<i>Prorocentrum</i> spp.	0.079
<i>Gambierdiscus</i> spp.	0.007
<i>Coolia</i> spp.	0.004
<i>Amphidinium</i> spp.	0.001
<i>Sinophysis</i> spp.	0.07

Table 3: Correlation between abundance of benthic dinoflagellates (cells.gFW⁻¹, temperature (°C) and salinity. Correlation r_s of Spearman with $p < 0.05$ (*), $p < 0.001$ (**), and $p < 0.0001$ (***)

	<i>Ostreopsis</i> spp.	<i>Prorocentrum</i> spp.	<i>Gambierdiscus</i> spp.	<i>Coolia</i> spp.	<i>Amphidinium</i> spp.	<i>Sinophysis</i> spp.	Temperature	Salinity
Total	0.789***	0.831***	-0.042	0.601***	0.107	-0.112	-0.057	0.021
<i>Ostreopsis</i> spp.		0.464***	-0.158*	0.438***	0.020	-0.238**	-0.23**	0.016
<i>Prorocentrum</i> spp.			0.029	0.573***	0.223**	0.056	0.029	0.089
<i>Gambierdiscus</i> spp.				0.035	0.224**	0.397***	0.084	-0.038
<i>Coolia</i> spp.					0.279***	0.090	0.081	-0.061
<i>Amphidinium</i> spp.						0.324***	-0.003	0.073
<i>Sinophysis</i> spp.							0.174*	0.093

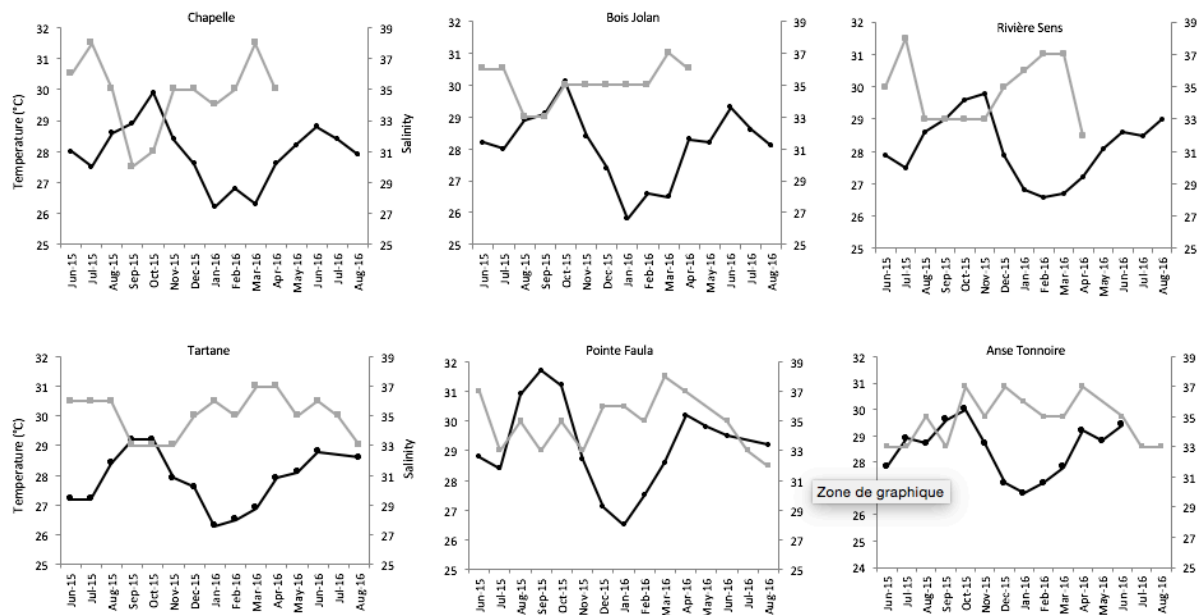


Figure 1: Variation of temperature (black), salinity (grey) in Guadeloupe (above) and Martinique (below).

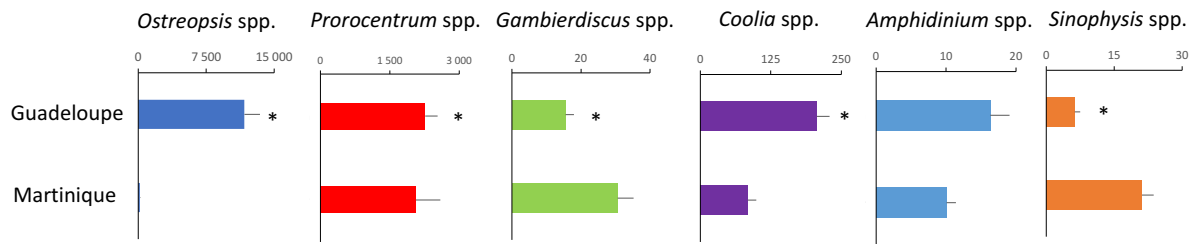


Figure 2: Average abundance of different benthic dinoflagellates genera during 18 months (March 2015 – August 2016) in Guadeloupe and Martinique Islands. Mann Whitney, $p < 0.01$, $\alpha = 0.05$. The symbol * indicates significant p-values ($p < 0.05$).

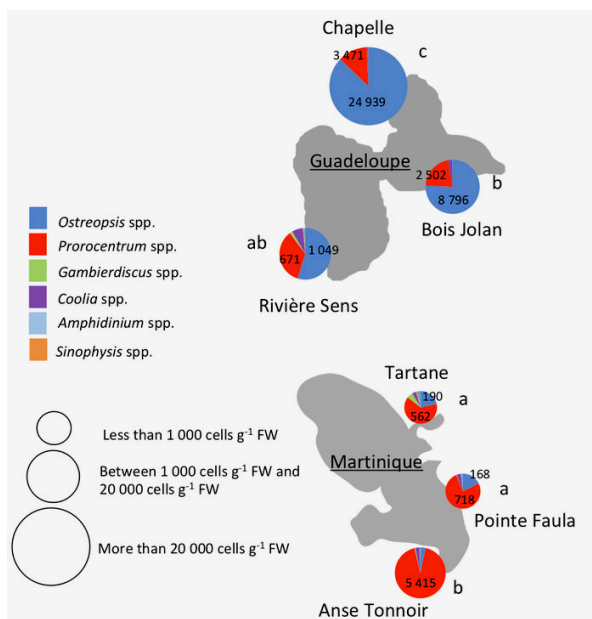


Figure 3: Total mean abundance of benthic dinoflagellates present in Guadeloupe and in Martinique from March 2015 to August 2016. Letters indicate significant differences of average abundances between sites (Kruskal Wallis $p < 0.0001$, $\alpha = 0.05$).

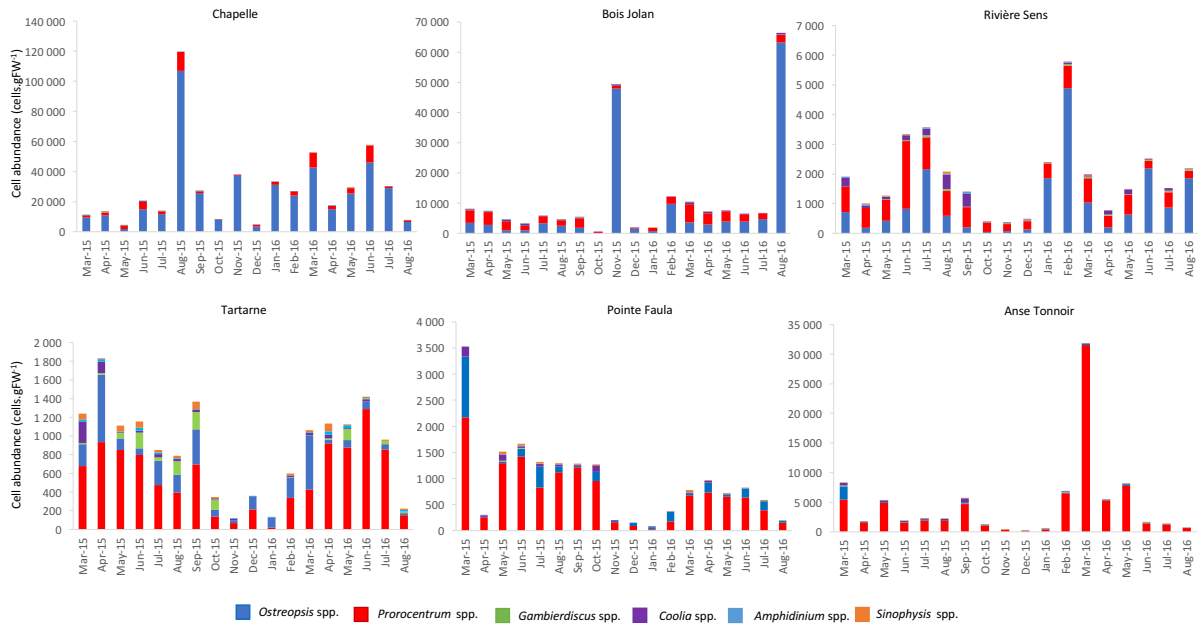


Figure 4: Fluctuation of benthic dinoflagellates abundances (cells.gFW⁻¹) from March 2015 to August 2016 in Guadeloupe (above) and Martinique (below).

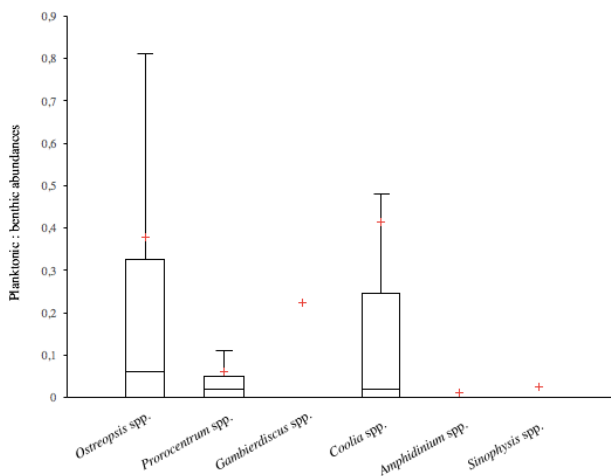


Figure 5: Resuspension ratio for different benthic dinoflagellates genera present in Guadeloupe and Martinique. Box plots indicate first quartile, median and third quartile. The mean is indicated by a red cross.



Figure 6: Preferential associations between benthic dinoflagellates and several macrophytes species. Sarg: floating *Sargassum* spp., Caul: *Caulerpa* spp., Halod: *Halodule*, Peni: *Penicillus* spp., Syri: *Syringodium* spp., Thal: *Thalassia testudinum*, Gala: *Galaxaura* spp., Dict: *Dictyota* spp. In the pairwise tests conclusions, significantly similar factors ($p < 0.05$) are joined by crossed-bar.

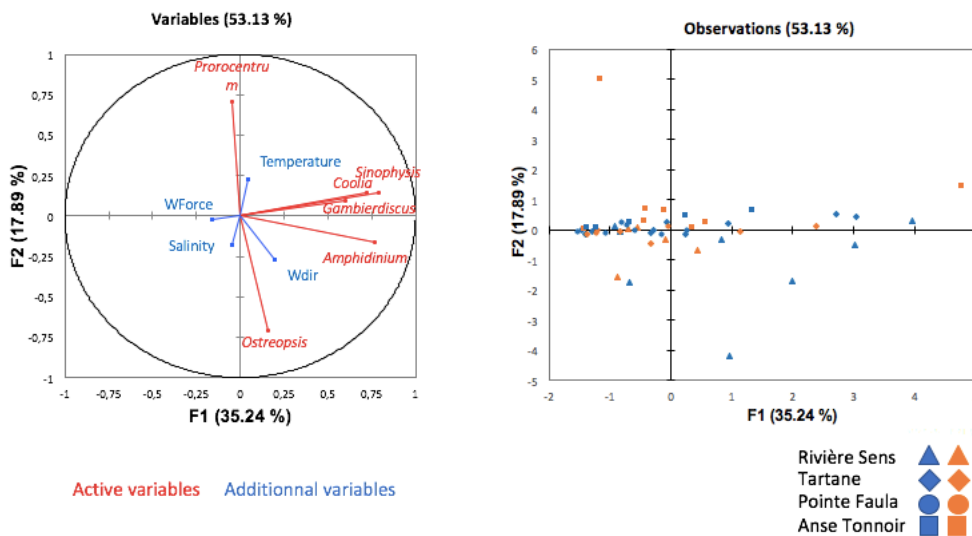


Figure 7: Principal Component Analysis based on a) relation between abundances of epibenthic dinoflagellates (active variables) and ecological factors (additional variables). b) This analysis did not allow to distinguish abundance of benthic dinoflagellates according to site or season (wet season: blue, dry season: orange).

CHAPITRE 3

Etude soumise dans *Journal of Sea Research*. En revision pour corrections mineures le 02.12.17.

Depth distribution of benthic dinoflagellates in the Caribbean Sea

Aurélie Boisnoir^{1,2*}, Pierre-Yves Pascal¹, Sébastien Cordonnier¹, Rodolphe Lemée²

^a UMR 7138 Evolution Paris-Seine, Equipe biologie de la mangrove, Université des Antilles, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France

^b Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 6, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Villefranche-sur-Mer, France

*Corresponding author: aurelie.boisnoir@gmail.com

Keywords: Dinoflagellates; Caribbean Sea; *Gambierdiscus*; *Ostreopsis*; *Prorocentrum*; *Halophila stipulacea*

Running Head: Depth distribution of benthic dinoflagellates

Abstract

Monitoring of benthic dinoflagellates is usually conducted between sub-surface and 5 m depth, where these organisms are supposed to be in highest abundances. However, only few studies have focused on the small-scale depth distribution of benthic dinoflagellates. In the present study, abundances of dinoflagellates were evaluated on an invasive macrophyte *Halophila stipulacea* in two coastal sites in Guadeloupe (Caribbean Sea) along a depth gradient from sub-surface to 3 m at Gosier and until 20 m at Rivière Sens during the tropical wet and dry seasons. Species of genus *Ostreopsis* and *Prorocentrum* were the most abundant. Depth did not influence total dinoflagellate abundance but several genera showed particular depth-distribution

preferences. The highest abundances of *Ostreopsis* and *Gambierdiscus* species were estimated preferentially in surface waters, whereas *Coolia* spp. were found in the same proportions but in deeper waters. *Halophila stipulacea* biomass was positively correlated with *Ostreopsis* spp. abundance. Our study suggests that sampling of benthic dinoflagellates should be conducted at different water depths taking into account the presence of the macroalgal substrate as well. In the Caribbean area, special attention should be addressed to the presence of *H. stipulacea* which tends to homogenize the marine landscape and represents a substrate for hosting dinoflagellate growth.

Introduction

Toxic harmful algal bloom occurrence is becoming more frequent and can cause severe problems on ecosystems and human health at a global scale (Hallegraeff, 1993; Cloern et al., 2005; Glibert et al., 2005; Hallegraeff, 2010). Several species of planktonic and benthic dinoflagellates can produce ecological damages to the environment and human health when they bloom in excess. Decreased levels of oxygen in the water column when the blooms decay and/or production of toxins can lead to mass mortalities of marine organisms (Shears and Ross, 2009) and/or to human intoxication when toxins are transferred and bioaccumulated in the food web (Gleibs and Mebs, 1999; Lewis and Holmes, 1993b).

There are several intoxications caused by benthic dinoflagellates (Onuma et al., 1999; Lenoir et al., 2004b). *Ostreopsis* spp. can produce palytoxin and derivatives and is probably responsible for clupeotoxin fish poisoning (Onuma et al., 1999; Randall, 2005; Aligizaki et al., 2011) and palytoxicosis (Alcala et al., 1988) typically reported in tropical areas. In temperate regions, blooms of *Ostreopsis* spp. are the causal agent of skin and eye irritations (Ciminiello et al., 2006; Tichadou et al., 2010) and respiratory syndromes due to exposure of aerosolized toxins or cells (Ciminiello et al., 2014). *Prorocentrum* spp. can produce okadaic acid and dinophysistoxins (Kumagai et al., 1986; Yasumoto et al., 1987; Faust and Gualledge, 2002; Nascimento et al., 2016; Luo et al., 2017) causing diarrhetic shellfish poisoning (Landsberg et al., 2005). Ciguatoxins produced by *Gambierdiscus* spp. are involved in ciguatera fish poisoning (Chinain et al., 2010; Berdalet et al., 2017). This poisoning is the most common non-bacterial food-borne illness (Tester, 1994; Tester et al., 2009) associated with consumption of several fish species (Bagnis, 1981; Tester et al., 2009; Dickey and Plakas, 2010), which can lead to death in the most severe cases (Friedman et al., 2008). *Coolia* spp. and *Amphidinium* spp., synthesize toxins that can affect marine life but the bioaccumulation of these toxins through marine food chain and human poisoning have not yet

been proven (Holmes et al., 1995; Botana, 2014; Ben-Gharbia et al., 2016). To our knowledge, effects of *Sinophysis* spp. on human health have not been documented yet.

Blooms of benthic toxic dinoflagellates also generate economic problems for fishermen and aquaculture (Bagnis, 1981; Shumway, 1990; Bauder et al., 2001; Heredia-Tapia et al., 2002; Berdalet et al., 2015) whose consequences are difficult to quantify (Ahmed, 1991). For instance in Australia and French Polynesia the strategy to protect human health consisted, among other actions, on a decree banning the fishing and selling of several fish species (Bagnis, 1981; Lehane and Lewis, 2000) as their contamination cannot be easily measured (Ahmed, 1991). In Guadeloupe Archipelago, selling of several fish species, known to cause sanitary problems, is prohibited. It is presently suspected that new fish species could be potential poisoning vectors representing an additional shortfall for Caribbean fisherman. For environmental, sanitary and economic reasons it is important to set up long time-scale monitoring of benthic dinoflagellates considering physicochemical parameters in order to precisely identify the ecological niches of each species and to allow an efficient risk management linked to toxic dinoflagellates.

Usually, in tropical and temperate areas, samplings of benthic dinoflagellates are restricted to shallow depths, from the surface to 5 m depth (Chang et al., 2000; Okolodkov et al., 2007; Parsons and Preskitt, 2007; Mangialajo et al., 2008; Shears and Ross, 2009; Shah et al., 2014) where they are known to be in highest abundances. This distribution is mainly due to the fact that they are preferentially photosynthetic organisms (Taylor, 1985; Faust, 1997; Ten-Hage et al., 2000; Fraga et al., 2008; Fraga and Rodríguez, 2014). However, these organisms are not necessarily restricted to the sub-surface as they can complement their autotrophic behaviour by living off organic matter (Burkholder et al., 2008; Pistocchi et al., 2011; Jauzein et al., 2017).

Only few studies have focused on depth distribution of benthic toxic dinoflagellates. A first approach is to compare several sites with different depths (Taylor, 1985; Richlen and Lobel, 2011), but the observed differences can be due to local environmental conditions rather than the influence of depth. A way to reduce this potential bias is to collect samples at different depths in one single area. The comparison at two different depths of the abundance of *Gambierdiscus* revealed a decrease in first 10 m (Xu et al., 2014) and stability between depths of 10 and 20 m (Loeffler et al., 2015). A better way to evaluate the depth effect is to set up transects of sampling along a depth gradient. Study of Totti et al. (2010) was the only one considering a unique substrate with this approach. As macrophytes are not homogeneously distributed along this gradient, several macrophytes species are usually collected (Delgado et al., 2006; Cohu and

Lemée, 2012; Cohu et al., 2013). When dinoflagellates abundances are coming from different macrophytes, dinoflagellates abundance comparisons are difficult because normalizing cell counts to the weight of the macroalgae host introduces a significant source of error due to difference of surface area to mass ratios of each host algae species (Richlen and Lobel, 2011). Also, previous studies have suggested a host preference of dinoflagellates depending on the macrophyte morphology (Parsons and Preskitt, 2007; Totti et al., 2010), taxonomic group (Morton and Faust, 1997; Delgado et al., 2005; Monti et al., 2007) or species (Ballantine et al., 1985; Delgado et al., 2005). Furthermore, such macroalgae should produce molecules stimulating or inhibiting growth of benthic dinoflagellates (Grzebyk et al., 1994; Morton and Faust, 1997). Indeed, allelopathic interactions between macroalgae and benthic dinoflagellates have been proved (Accoroni et al., 2015b) that can induce bias in abundances comparisons. Several methods were recently set up to minimize bias due to host preferences and avoid macrophyte destruction. Artificial substrates need 24h of incubation to have a comparable colonization between them and macrophytes at same sampling locations (Tester et al., 2014a; Jauzein et al., 2016). However, artificial substrates rely on the adhesion of cells to collect dinoflagellates which are found suspended in the water column but this method is considered reliable due to positive correlation determined between the abundance of suspended and benthic dinoflagellates. Benthic dinoflagellates integrator called “BEDI” (Mangialajo et al., 2017) and syringe (Abbate et al., 2012) methods can be deployed more rapidly than artificial substrates, but they would be difficult to adapt to low abundances of dinoflagellates in tropical regions.

The aim of the present study is to describe the natural depth distribution of harmful benthic dinoflagellates at a genus level, in the Caribbean Sea. To avoid variations due to spatial ecosystem heterogeneity and variations linked to biotic substrates, a single macrophyte species, *Halophila stipulacea* (Forsskal), was systematically sampled along a depth gradient in two sites in Guadeloupe. *H. stipulacea* is an invasive seagrass noticed for the first time in 2002 in Grenada (Ruiz and Ballantine, 2004), now established in the Eastern Caribbean (Willette et al., 2014) and presenting large mono-specific meadows (Willette and Ambrose, 2012). This seagrass is native from the Red Sea and Persian Gulf (Gessner, 1970). Rapid lateral bed expansion combined with its tolerance for a wide spectrum of environmental conditions allows *H. stipulacea* to exclude other dominant seagrasses in the Caribbean (Willette and Ambrose, 2012). To our knowledge enumerations of benthic dinoflagellates have never been done on *H. stipulacea*.

Material and method

Sampling of *H. stipulacea* was conducted in the morning by scuba diving during the wet season on September 21st and 22nd 2015 and during the dry season on February 1st and 2nd 2015 respectively at Gosier (16°13'25.1"N, 61°31'50"W) and Rivière Sens (15°58'51.8"N, 61°42'59.2"W) in Guadeloupe (French West Indies) (Fig. 1). Sampling was conducted according to the distribution and availability of *H. stipulacea* in each site. In the shallow site (Gosier), samples were collected every 0.5 m from 0 m depth to 3 m depth as *H. stipulacea* was absent beyond 3m deep. In the deep site (Rivière Sens), samples were collected every 0.5 m from 4 m to 10 m depth as *H. stipulacea* was absent between the surface and 4 m, then every 5 m until 20 m depth. Samples were taken in triplicate (n=3) at each sampled depth. In Guadeloupe, tides are semidiurnal with a mean tidal amplitude of 30 cm (tide gauge of Pointe-à-Pitre, REFMAR®).

Abundance of benthic toxic dinoflagellates

For each depth, triplicate samples of *H. stipulacea* with their surrounding water were taken carefully in 250 mL plastic flasks avoiding the resuspension of microalgae growing on the macroalgae. Acidic Lugol at 1 % (vol/vol) was added in all samples to fix the microalgae and 10 seconds agitation allowed to dislodge benthic dinoflagellates present on the macrophyte. Samples were rinsed through a 500 µm mesh to separate the macrophyte from the dinoflagellate suspension. To recover a maximum of dinoflagellates, *H. stipulacea* was rinsed twice for 10 seconds with 100 mL of filtered seawater and then weighted. Total seawater volume was measured. Samples were stocked in the dark at 4 °C. Benthic dinoflagellates present in 1 mL were counted with a Sedgewick Rafter © counting cell using a standard light microscope less than one week after the sampling. This abundance and macrophyte's fresh weight allowed calculation of the number of benthic toxic dinoflagellates per gram of fresh weight of *H. stipulacea* (cells.gFW⁻¹). An average cellular abundance was estimated for each depth and for each species of benthic toxic dinoflagellates (n = 3).

Abundance of benthic dinoflagellates per square meter of sea bottom and leaf surface of H. stipulacea

H. stipulacea biomass was sampled using quadrats of 20 x 20 cm surface, in triplicate at each depth and preserved frozen (-20 °C) and in the dark. Biomass of *H. stipulacea* per quadrat was weighed after defrosting, rinsing and drying with absorbent paper. An average fresh weight (FW) biomass of macrophyte per square meter was calculated for each depth. Measurement of *H.*

stipulacea fresh weight was used to estimate the abundance of benthic dinoflagellates per square meter of sea bottom (cells.m⁻²).

$$\text{cells. m}^{-2} \text{ of sea bottom} = \frac{10\,000 \text{ (} H. \text{ stipulacea biomass)}}{400} \times \text{cells. gFW}^{-1}$$

Thirty entire leaves of *H. stipulacea* from each triplicate were measured (length and width) with a calliper. Considering the rectangular shape of each leaf, measurement of leaf length and width were used to calculate the leaf surface.

Measurement of physico-chemical factors

A sample of 250 ml of seawater surrounding *H. stipulacea* was used to measure environmental factors at every depth. Temperature was measured immediately with a Checktemps 4 HANNA thermometer and salinity was determined in the laboratory with a Master-S/MilliM ATAGO ® manual refractometer. A SCUBAPRO Aladin Tec 3G dive computer was used to measure sea bottom depth.

Data analysis

Variances of *H. stipulacea* biomass and benthic dinoflagellate abundance were not normally distributed which led to the use of non-parametric tests. Kruskal-Wallis tests were used to assess *H. stipulacea* biomass and benthic dinoflagellate abundance related to depth. Dunn test is a multiple comparison method allowing to compare the mean of the rank of each treatment after a Kruskal-Wallis test. The normal distribution is used as the asymptotic distribution of the standardized difference of the mean of the ranks. Mann Whitney test was performed to assess (i) differences in temperature and salinity between the wet and the dry seasons, (ii) variations of *H. stipulacea* biomass between both seasons and (iii) the influence of seasons on the abundance of dinoflagellates. Spearman correlation tests were applied to determine potential relationships between environmental parameters and dinoflagellate abundances. All descriptive analyses are presented as mean ± standard deviation (SD).

Results

Physico-chemical factors at Gosier and Rivière Sens

At Gosier, average temperature of the water column during the wet and dry seasons varied between 30.9 ± 0.5 °C and 27.3 ± 0.3 °C and salinity fluctuated between 30 ± 1 and 35 ± 0 (Figure 2). At Rivière Sens, seawater temperature varied between 29.4 ± 0.1 °C and 26.5 ± 0.4 °C and salinity between 31 ± 1 and 36 ± 0 during the two sampling seasons. At both sites, temperatures were warmer ($p < 0.01$) and average salinity was higher ($p < 0.003$) during the wet season compared to the dry season)

Biomass and leaf surface of Halophila stipulacea

At Gosier, average biomass of *H. stipulacea* did not change with depth during the wet and dry seasons ($p < 0.051$). *H. stipulacea* biomass averaged 803 ± 392 g.m⁻² and was not statistically different between both seasons ($p = 0.564$) (Figure 3). At Rivière Sens, average biomass of *H. stipulacea* did not change with depth during the dry season but it was higher at more important depths during the wet season ($p = 0.008$) (Fig 3). Biomass of *H. stipulacea* was higher during the dry season ($1\ 075 \pm 445$ g.m⁻²) compared to the wet season (528 ± 329 g.m⁻²) ($p < 0.0001$).

Leaf surface of *H. stipulacea* significantly increased with depth at both sites ($p = 0.0001$). At Gosier, leaf surfaces were statistically higher at 2.5 m depth (3.4 ± 1.1 cm²) than those collected at 0 m and 0.5 m depth (2.1 ± 0.7 cm²). At Rivière Sens, leaf surface areas reached maximum values at 15 m and 20 m depths (2.9 ± 1.3 cm²) and minimum values were recorded between 4 m and 7 m, and at 10 m depths (1.5 ± 0.5 cm²) (Figure 3).

Abundances of benthic dinoflagellates and depth distribution

Ostreopsis spp. , *Prorocentrum* spp., *Coolia* spp., *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* have already been identified in the Caribbean Sea (Ballantine et al., 1988; Morton and Faust, 1997; Faust, 2009b; Chomérat, 2016).

Ostreopsis spp. and *Prorocentrum* spp. were found in higher abundances than the other genera.

At Gosier, abundances of benthic dinoflagellates decreased with depth during the wet season ($p = 0.008$). The highest average abundances of benthic dinoflagellates were observed at the surface (2079 ± 831 cells.gFW⁻¹) while no cells were found at 3 m deep (Figure 4). *Ostreopsis* was the dominant genus reaching $1\ 669 \pm 1\ 027$ cells.gFW⁻¹ at the surface and 120 ± 17 cells.gFW⁻¹ at 1 m deep. For similar depths, abundances of *Prorocentrum* species were respectively 262 ± 110 and 77 ± 52 cells.gFW⁻¹. Abundances of *Gambierdiscus* spp. decreased from 113 ± 104 cells.gFW⁻¹ at 0 m depth to 79 ± 43 cells.gFW⁻¹ at 2.5 m depth. Maximum abundances were also observed

at the surface for *Amphidinium* spp. (18 ± 16 cells.gFW⁻¹), at 1 m deep for *Coolia* spp. (22 ± 21 cells.gFW⁻¹) and at 1.5 m deep for *Sinophysis* spp. (9 ± 16 cells.gFW⁻¹). Abundances of benthic dinoflagellates changed also with depth during the dry season ($p=0.026$). The highest abundances were found at 1.5 m deep while no cells were found at 2.5 m. *Prorocentrum* spp. dominated other genera of benthic dinoflagellates (Figure 4). The highest average abundances of *Ostreopsis* spp and *Prorocentrum* spp. were respectively at depths of 0.5 m (75 ± 62 cells.gFW⁻¹) and 1.5 m (939 ± 718 cells.gFW⁻¹). Abundances of *Gambierdiscus*, *Coolia*, *Amphidinium* and *Sinophysis* genera were constant during both seasons. They never exceeded an average abundance of 30 cells.gFW⁻¹. Abundances of benthic dinoflagellates did not differ between the wet and dry seasons ($p=0.150$).

At Rivière Sens, abundances of benthic dinoflagellates changed with depth during wet season ($p=0.036$). The highest abundances were reached at depths of 7 and 8 m (753 ± 238 cells.gFW⁻¹) and the lowest abundances at 20 m deep (149 ± 82 cells.gFW⁻¹) (Figure 5). *Prorocentrum* spp. dominated the benthic dinoflagellate assemblage. The highest mean abundances during the wet season reached a depth of 4 m for *Ostreopsis* spp. (30 ± 51 cells.gFW⁻¹), 5 m for *Sinophysis* spp. (28 ± 30 cells.gFW⁻¹), 7 m for *Sinophysis* spp. (28 ± 30 cells.gFW⁻¹), 8 m for *Prorocentrum* spp. (676 ± 254 cells.gFW⁻¹), 8 - 9 m for *Coolia* spp. (60 ± 42 cells.gFW⁻¹) and 15 m for *Amphidinium* spp. (31 ± 31 cells.gFW⁻¹). Abundances of benthic dinoflagellates also varied with depth during the dry season ($p=0.003$). The highest abundance was measured at 4 m deep ($1\ 850 \pm 656$ cells.gFW⁻¹) and the lowest abundance was found at 20 m deep (26 ± 45 cells.gFW⁻¹) (Figure 5). *Ostreopsis* spp. dominated the overall community of benthic dinoflagellates. *Ostreopsis* spp. dominated *Prorocentrum* spp. between 4 and 6 m deep, with respective abundances of 930 ± 433 cells.gFW⁻¹ and 619 ± 282 cells.gFW⁻¹, whereas *Prorocentrum* spp. dominated *Ostreopsis* spp. between 7 to 9 m with respective abundances of 307 ± 143 cells.gFW⁻¹ and 181 ± 91 cells.gFW⁻¹. The highest abundances were observed at a depth of 6 m for *Coolia* spp. (59 ± 67 cells.gFW⁻¹), 7 m for *Sinophysis* spp. (21 ± 36 cells.gFW⁻¹), 8 m for *Gambierdiscus* spp. (16 ± 14 cells.gFW⁻¹) and 9 m for *Amphidinium* spp. (20 ± 22 cells.gFW⁻¹). The abundances for these genera were low.

Abundances of benthic dinoflagellates were similar during the wet and the dry season ($p=0.387$).

Preferential depth of *Ostreopsis* spp. and *Prorocentrum* spp. changed according to the dominant genus. *Prorocentrum* spp. presented a maximum of abundance in deeper waters than *Ostreopsis* spp., and thus only when *Prorocentrum* spp. dominated the benthic dinoflagellates community (Gosier during the dry season and Rivière Sens during the wet season). Furthermore,

peak abundances of *Prorocentrum* spp. and *Ostreopsis* spp. occurred at the same depth when *Ostreopsis* spp. were dominant in the microalgae community (Gosier during the wet season and Rivière Sens during the dry season). Regarding *Coolia* spp., *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp., the depth of the peak abundances changed between the seasons at Rivière Sens. Peak abundances of *Coolia* spp. and *Amphidinium* spp. were deeper during the wet season than the dry season at Rivière Sens. The highest abundances of *Coolia* spp. and *Amphidinium* spp. were found respectively at 8-9 m depths and 15 m respectively during the wet season while highest abundances of these genera were at 6 m depth and 8 m depth respectively. However, the depth of peak abundance of *Sinophysis* spp. was shallowest during the wet season (5 m depth) than the dry season (8 m depth). *Coolia* spp., *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp. were not found during the dry season at Gosier.

Ecological parameters and benthic dinoflagellates

Highest *Ostreopsis* spp. abundances occurred during the wet season at Gosier with an optimal temperature of 31.3 °C and 31.4 °C while the highest abundance of *Ostreopsis* spp. was observed at 26.8 °C during the same season at Rivière Sens. *Ostreopsis* spp. abundances reached maximal values during the dry season when evaporation was maximal and with a water salinity of 36. Highest abundances of *Prorocentrum* spp. were observed during the dry season with a temperature of 27.4 °C and a salinity of 35. The highest abundance of *Gambierdiscus* spp. were found at the shallow site (Gosier) during the wet season when seawater temperature was the warmest, above 30 °C, and when salinity was 30.

The highest abundances of *Coolia* spp. were found during wet season, when temperatures were warm, between 29.4 °C and 31 °C, and with a salinity value of 30. Highest abundances of *Amphidinium* spp. were found at Gosier and at Rivière Sens during the wet season when both, temperature and salinity, were above 29 °C and 30 respectively. Highest abundances of *Sinophysis* spp. were found at Rivière Sens, the deepest site when temperatures varied between 26.8 °C and 29.8 °C and salinity between 30 and 36.

Interaction between ecological parameters and benthic dinoflagellates

Relation between environmental parameters measured at both sites (Rivière Sens and Gosier) and benthic dinoflagellates abundances (cells.gFW⁻¹) has been analysed together with a Spearman correlation. None of the studied environmental parameters were significantly

correlated with the total average abundances of benthic toxic dinoflagellates but did influence several genera independently. The depth, salinity and biomass of *H. stipulacea* (g.m^{-2}) were weakly correlated with abundance of benthic dinoflagellates (cells.gFW^{-1}). The depth was negatively correlated with *Ostreopsis* spp. and *Gambierdiscus* abundances while the depth was positively correlated with *Amphidinium* spp.. The salinity was positively correlated with *Ostreopsis* spp. and negatively correlated with *Gambierdiscus* spp. abundances. The temperature was only positively correlated with *Gambierdiscus* spp. (Table 1). Also, a weak positive correlation between *Ostreopsis* spp. abundances and *H. stipulacea* biomass was found.

Abundances of several genera of benthic dinoflagellates were weakly correlated between each other. *Ostreopsis* spp. abundances were correlated with *Prorocentrum* spp., *Gambierdiscus* spp., and *Amphidinium* spp.. *Prorocentrum* spp. were correlated with *Coolia* spp. *Amphidinium* spp. and *Sinophysis* spp. Only weak positive correlations were found between *Coolia* spp. *Amphidinium* spp. and *Gambierdiscus* spp. and total abundances of benthic dinoflagellates, while total abundances were strongly correlated with abundances of *Ostreopsis* spp. and *Prorocentrum* spp..

Abundance of benthic dinoflagellates per square meter of sea bottom

At Gosier, maximum abundances of dinoflagellates per square meter were observed at the surface ($6.9 \cdot 10^5 \pm 2.9 \cdot 10^4 \text{ cells.m}^{-2}$) during the wet season and at 1.5 m deep ($7.0 \cdot 10^5 \pm 6.5 \cdot 10^5 \text{ cells.m}^{-2}$) during the dry season ($p=0.037$) (Figure 6). Total abundance of benthic dinoflagellates per square meter of sea bottom did not change between the wet and the dry season ($p=0.115$).

At Rivière Sens the highest abundances of dinoflagellates per square meter were measured at 7 m and 8 m deep ($3.9 \cdot 10^5 \pm 2.0 \cdot 10^5 \text{ cells.m}^{-2}$) during the wet season ($p=0.0024$) and at 6 m ($2.1 \cdot 10^6 \pm 9.1 \cdot 10^5 \text{ cells.m}^{-2}$) during the dry season ($p=0,003$). Total densities of benthic dinoflagellates were similar between the wet and the dry season. ($p=0.053$).

Discussion

Influence of physico-chemical factors

This present study examined the influence of depth on the abundance of epiphytic dinoflagellates. Throughout the whole study, samples were collected on the same natural substrate, at different depths and on two different sites, Gosier and Rivière Sens in Guadeloupe. This approach was possible thanks to the presence of monospecific meadows of *H. stipulacea* along a depth gradient at both sites. However, none of the two sites presented a continuous

population of *H. stipulacea*, from the surface to 25 m deep. Distribution of dinoflagellates was consequently observed in shallow waters at Gosier site and in deeper waters at Rivière Sens site.

Among the studied parameters, depth was the main factor affecting *Ostreopsis* spp. distribution with higher abundances found at the shallow depths. Similar trends on depth distribution were also observed in the Pacific Ocean (Richlen and Lobel, 2011) and the Mediterranean Sea (Totti et al., 2010; Cohu and Lemée, 2012; Cohu et al., 2013). The main hypothesis explaining this depth distribution is that *Ostreopsis* spp. may withstand (or require) strong light intensities to develop.

Highest abundances of *Prorocentrum* spp. were observed during the dry season with an optimal growth salinity of 35. This result is coherent with Morton *et al.* (1992) who have found that *Prorocentrum* species had different maximal growth ranges at salinities fluctuating between 30 and 36. However maximum abundances of *Prorocentrum* spp. were higher at Gosier (the shallow site) than Rivière Sens, which is in opposition with (Richlen and Lobel, 2011) study who found highest abundance of this genus in deep waters.

In the present survey, maximal abundances of *Ostreopsis* spp. occurred under higher salinity. Indeed, the optimal salinity for the growth of *Ostreopsis* spp. in the Caribbean was 33 (Morton et al., 1992b). In this study, temperature was not correlated with the abundance of *Ostreopsis* spp.. However, maximal abundances of *Ostreopsis* spp. varied between 26.8 °C and 31.4 °C in this survey while optimal growth for this genus is known to be at 25 °C (Morton et al., 1992b). Temperature has already been reported as not contributing to *Ostreopsis* spp. seasonal fluctuations in the Caribbean area (Ballantine et al., 1988; Okolodkov et al., 2007). The effect of temperature can be more contrasted in other geographical areas. In several areas of the Mediterranean Sea, blooms occur with an inter-annual variability from spring to autumn with (Accoroni and Totti, 2016). Indeed, the highest cell abundances were recorded during the spring in the NW Mediterranean Sea (Magda Vila et al., 2001b) while peak of abundances was reported from midsummer to late fall in the Aegan Sea (Aligizaki and Nikolaidis, 2006). In the Ligurian Sea cell abundances were mostly recorded in mid-summer (Ciminiello et al., 2006; Cohu et al., 2011a; Mangialajo et al., 2008, 2011)

Depth is the parameter with the lowest influence on *Gambierdiscus* spp. abundance. According to previous studies, abundances of *Gambierdiscus* were not affected by depth (Loeffler et al., 2015), increased with depth (Richlen and Lobel, 2011) or decreased with depth (Taylor, 1985; Xu et al., 2014). In the present study, abundances were higher in shallow environments.

The same trend was reported in the Pacific Ocean where the abundance of *Gambierdiscus* spp. was higher at 2–3 m deep compared to abundances measured at 10–15 m deep (Xu et al., 2014). Similar distributions were observed in different islands of the Caribbean Sea (Taylor, 1985) with a peak of abundance between 0.5 m and 3 m depth. It has been suggested that the absence of *Gambierdiscus* spp. in surface waters could be explained by a decrease in salinity due to rainy events (Taylor, 1985). This explanation can be excluded from the present study since increased salinity during the dry season at Rivière Sens has not led to an increase of *Gambierdiscus* spp. abundance. Furthermore, in this study, highest abundances of *Gambierdiscus* spp. were measured during the wet season (season with the lowest seawater salinities) and at depths where the salinity was the lowest during this period, hence suggesting that variations of salinities due to seasons have more impact than variations with depth.

The highest abundances of *Gambierdiscus* spp. were found at Gosier during the wet season and when the seawater temperature was the warmest during this study (above 30 °C). Such environmental conditions were comparable to optimal growth conditions of *Gambierdiscus* spp. from the Caribbean region described by Morton et al. (1992), i.e. temperature of 29 °C and salinity of 30. However, abundances of *Gambierdiscus* spp. measured in this study were particularly low compared to higher values recorded in monitoring studies in the Caribbean area (Ballantine et al., 1985, 1988; Bomber et al., 1989). Seasonal fluctuations of *Gambiersicus* spp. are still unknown in Guadeloupe.

A positive correlation existed between *Coolia* spp. abundances and depth in this study. In the Mediterranean Sea this genus was observed at beyond 3 m deep (Cohu and Lemée, 2012). *Coolia* spp. distribution is often neglected in studies conducted in the tropical areas. Furthermore, among ecological studies carried out in tropical areas and focusing on the depth, none have showed distributions of *Coolia* spp.. Only low abundances of *Coolia* spp. (< 1 000 cells.gFW⁻¹) have been stated in these studies (Delgado et al., 2005; Xu et al., 2014). Optimal growth conditions of *Coolia* spp. present in the Caribbean area are reported under a salinity of 33 and temperature of 29 °C (Morton et al., 1992b). Those results corroborated partially with results in this present study, since highest abundances of *Coolia* spp. were found during the warmest period (the wet season), when temperatures varied between 29.4 °C and 31 °C and with a salinity of 30. High abundances of *Amphidinium* spp. were measured in this survey under different temperatures and salinities known to be optimal for the growth of *Amphidinium* spp. Indeed, the ecological study conducted on Caribbean benthic dinoflagellates found optimal growth temperatures for

Amphidinium spp. between 26 °C and 28 °C and a salinity of 34. This genus was found in lowest abundances in Republic of Kiribati (0-12 cells.gFW⁻¹) but distribution of *Amphidinium* spp. has not been studied according to the depth (Xu et al., 2014). The distribution of *Sinophysis* spp. has been neglected in this ecological study.

Species interactions

The *Prorocentrum* spp. peak of abundances was always deeper than the *Ostreopsis* spp. peak when *Prorocentrum* genus dominated the dinoflagellate community. However, abundance peaks of *Ostreopsis* and *Prorocentrum* genera occurred close to the surface and at the same depth when *Ostreopsis* spp. dominated the benthic dinoflagellates assemblage. Richlen and Lobel (2011) suggested a habitat separation between both genera. Nevertheless, in the present study, abundances of *Ostreopsis* spp. and *Prorocentrum* spp. were positively correlated, suggesting common ecological preferences and possible competition phenomena and/or allelopathic interactions. The temporal variation of benthic dinoflagellates is still unknown in Guadeloupe. Nevertheless, monitoring conducted in the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico have observed a dominance of *Prorocentrum* spp. in the benthic dinoflagellate assemblage (Morton and Faust, 1997; Delgado et al., 2005; Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2014) which is comparable to the present study during the dry and the wet season respectively at Gosier and at Rivière Sens. The dominance of *Ostreopsis* spp. is unusual in the Caribbean Sea. However, this trend has already been reported in Puerto-Rico (Ballantine et al., 1988) in which is comparable to this study during the wet and the dry season respectively, at Gosier and at Rivière Sens.

Several genera of benthic dinoflagellates are able to synthesize allelochemical components inhibiting the growth of microalgae (Sugg and VanDolah, 1999; Legrand et al., 2003; Graneli et al., 2008). However, only few studies have been conducted on allelopathic interactions of benthic dinoflagellates (Richlen and Lobel, 2011). Assimilation of nutrients and environmental factors affect toxin content of benthic dinoflagellates (Pezzolesi et al., 2012). P-nutrition has been shown to influence toxin production and a rapid P-uptake within few days was found for *Ostreopsis* spp. (Pezzolesi et al., 2014) and *Prorocentrum* spp. (Vanucci et al., 2010), suggesting that those 2 genus could be in competition. More recently, *Ostreopsis* spp. was found to favour cell attachment of *Prorocentrum* spp. with a positive dose dependent relationship while cell lysis was observed at the same time for *Gambierdiscus* spp. (García-Portela et al., 2016). All these strategies highlight the

complexity of allelopathic interactions deployed by benthic dinoflagellates and could partially explain different distributions of dinoflagellates along the depth.

Abundances of *Gambierdiscus* spp., *Amphidinium* spp., *Coolia* spp. and *Sinophysis* spp. were dependent from each other. They co-occurred in low abundances. Positive correlations were also found between *Coolia* spp., *Ostreopsis* spp. and *Prorocentrum* spp., as described in the Mediterranean Sea (Cohu and Lemée, 2012).

To our knowledge enumerations of benthic dinoflagellates have never been done on *Halophila stipulacea* substrate. In the Caribbean Sea, seagrass species are known to host lower dinoflagellate abundances compared to macroalgae (Taylor, 1985; Morton and Faust, 1997). However, (Okolodkov et al., 2007) reported the highest abundances of *Prorocentrum* spp. (31 467 cells.gFW⁻¹) on *Thalassia testudinum*, a seagrass, present in the Gulf of Mexico. This is about 18 times more than the maximum abundance of *Prorocentrum* spp. measured in this study. At Belize, the lowest total abundance of benthic dinoflagellates was found on *T. testudinum* (Morton and Faust, 1997) and was comparable with average abundances found on *H. stipulacea* in Guadeloupe.

Substratum and dinoflagellates

Previous studies have suggested a host preference of benthic *Ostreopsis* spp. depending on the macrophyte morphology with higher abundances on branched thalli (Totti et al., 2010), on Phaeophyceae and Florideophyceae (Monti et al., 2007) and on *Dictyota* sp. (Ballantine et al., 1985). However, more detailed studies on selected seagrass species are still lacking (Martinez-Cruz et al., 2015). In this study, a weak positive correlation was found between *Ostreopsis* spp. abundances (cells.gFW⁻¹) and *H. stipulacea* biomass (g.m⁻²). An ecological study with enumeration of benthic dinoflagellates present on different macrophytes and *H. stipulacea* must be conducted in Guadeloupe in order to confirm a preferential association between *Ostreopsis* spp. and *H. stipulacea*.

At Rivière Sens, biomass and leaf surface of *H. stipulacea* increased with depth. A similar pattern was also observed for this species in the Mediterranean Sea (Procaccini et al., 1999). However, availability of space for attachment on macrophyte does not seem to be the main limiting factor for dinoflagellates because during the wet season their maximum abundance was located at 7-8 m depths while leaf surface is maximal at 15-20 m depth. A dense vegetation cover increases available surface to be colonized by benthic dinoflagellates but also decreases light irradiance, which is necessary for the dinoflagellate photosynthesis thereby limiting their growth.

Halophila stipulacea is a seagrass grazed by fish (Mariani and Alcoverro, 1999) and turtles (Becking et al., 2014). The presence of toxic dinoflagellates on *H. stipulacea* at each depth must be considered as a risk allowing the introduction of phycotoxins in the food web via herbivore behaviour and regardless of depth. This invasive seagrass would contribute to toxic dinoflagellates growth and persistence of ciguatera fish poisoning in the Caribbean region which is the second area of the world affected by this disease (Chinain et al., 2014). Monitoring of benthic toxic dinoflagellates present on *H. stipulacea* should be set also in Mediterranean Sea to assess the capacity of this macrophyte to host toxic benthic dinoflagellates. Until 2007, *H. stipulacea* beds were too sparse to coexist under the canopy of large native seagrasses in the Mediterranean Sea (Williams, 2007). However, more recently mono-specific meadows of *H. stipulacea*, covering more than 2 000 m², are now reported in Mediterranean Sea (Sghaier et al., 2011).

Conclusion

Depth was not an ecological factor influencing the total abundance of benthic dinoflagellates. However, depth did partially structure the distribution of several dinoflagellates genera suggesting interactions with other ecological parameters. Therefore, monitoring the abundance of benthic dinoflagellates in shallow waters may underestimate the risk due to presence of different benthic dinoflagellates genera. However, in the particular case of *Gambierdiscus* spp., which constitute the main sanitary trouble in the area, the common method with sampling shallow depths seems to be appropriate for the Caribbean area where given maximum presence were recorded at superficial water shallow depths. A further temporal survey will increase the understanding of the benthic toxic dinoflagellates. This study should be conducted at shallow depths in order to better investigate population dynamics of *Gambierdiscus* spp. in Guadeloupe Island and in the Caribbean in general.

Acknowledgements

This study was made possible by the “Collectivité Territoriale de la Martinique”. This study was partly funded by the PROLITENSAN project (“Fondation de France”) and our group is part of the National French GDR PHYCOTOX (CNRS and Ifremer). Authors thank the 2 anonymous reviewers for helpful comments.

Figures and tables

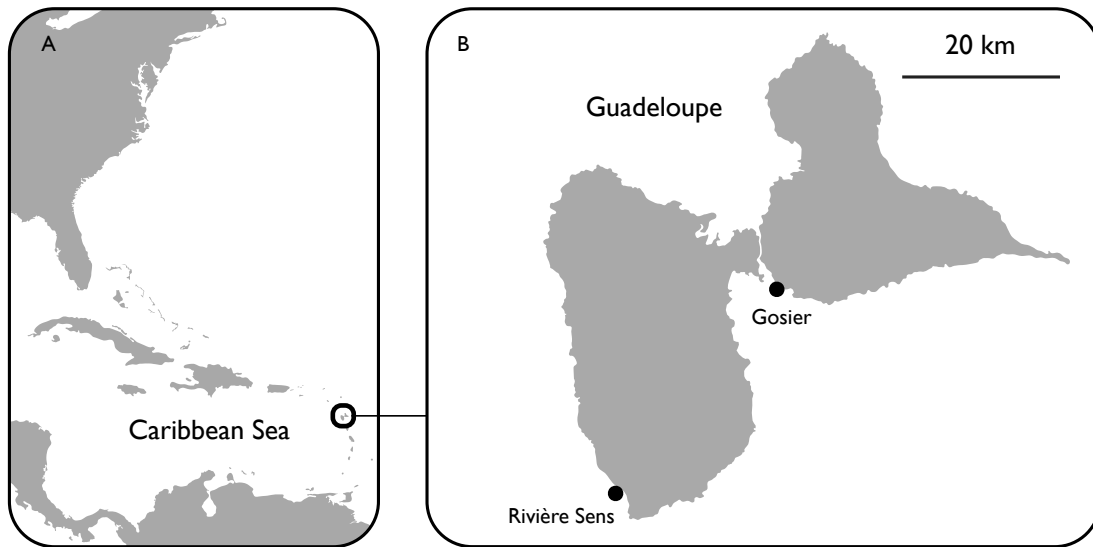


Figure 1: A: Location of Guadeloupe archipelago in the Caribbean Sea, B: Location of Rivière Sens (deep site) and Gosier (shallow site) in Guadeloupe.

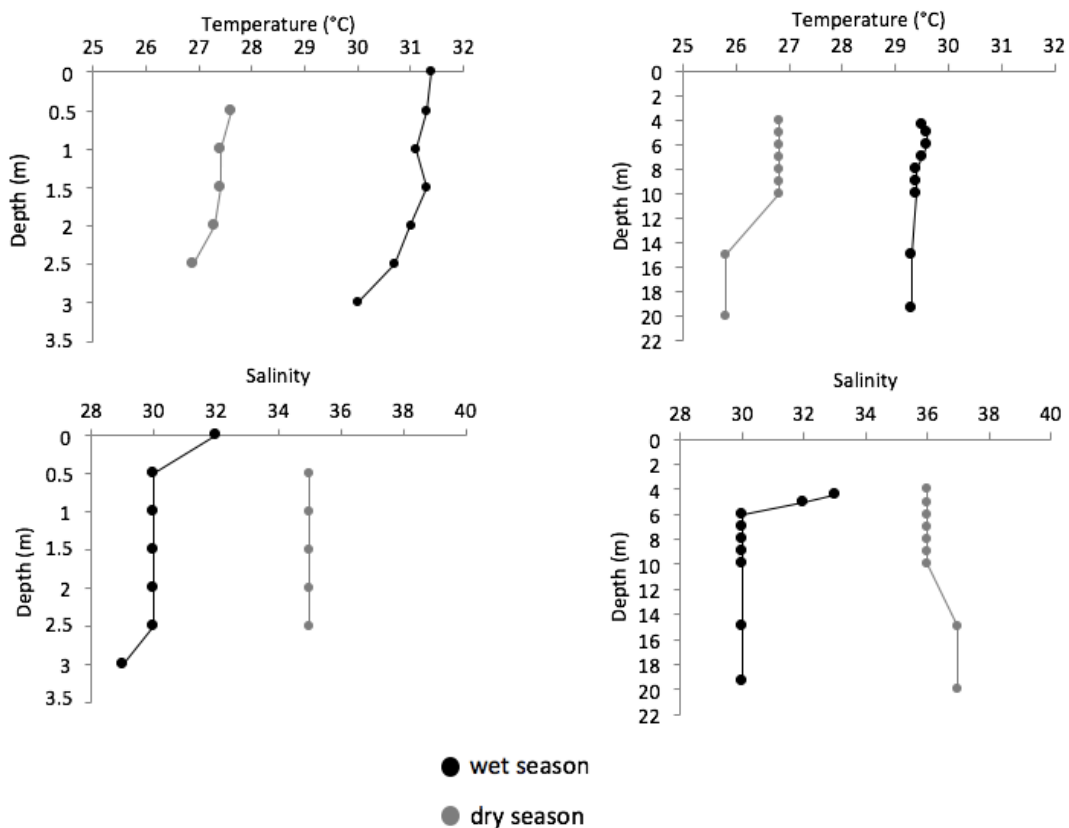


Figure 2. Profiles of temperature and salinity during the wet (black) and the dry (grey) seasons at Gosier (graphs on the left) and Rivière Sens (graphs on the right).

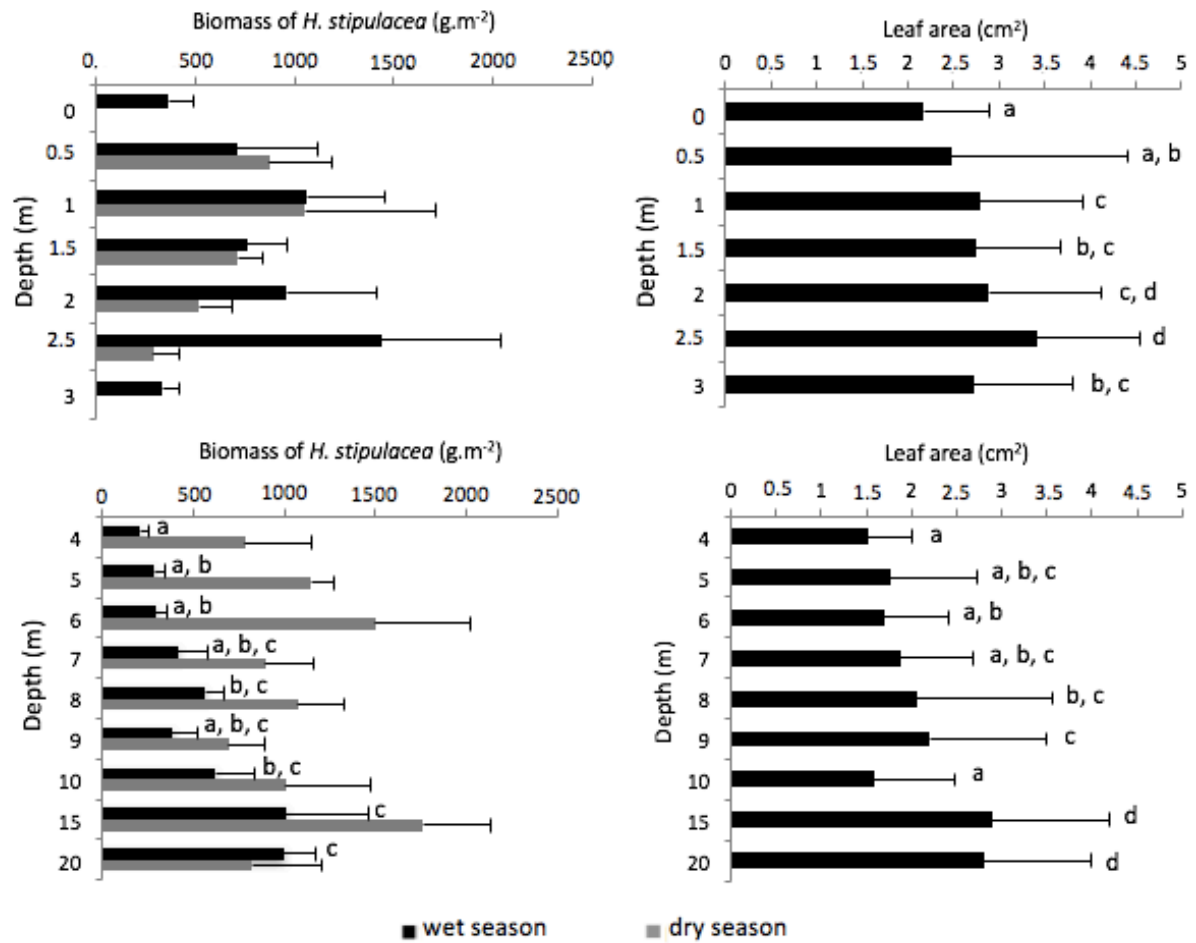


Figure 3: Left. Mean *Halophila stipulacea* biomass (left) and leaf surface (cm² per leaf) (right) (\pm SD, $n = 3$) at different depths at Gosier (above) and Rivière Sens (below) during the wet (black) and the dry seasons (grey). Significant differences between depths are indicated with letters (Kruskal Wallis test and Dunn test, $\alpha=0,05$).

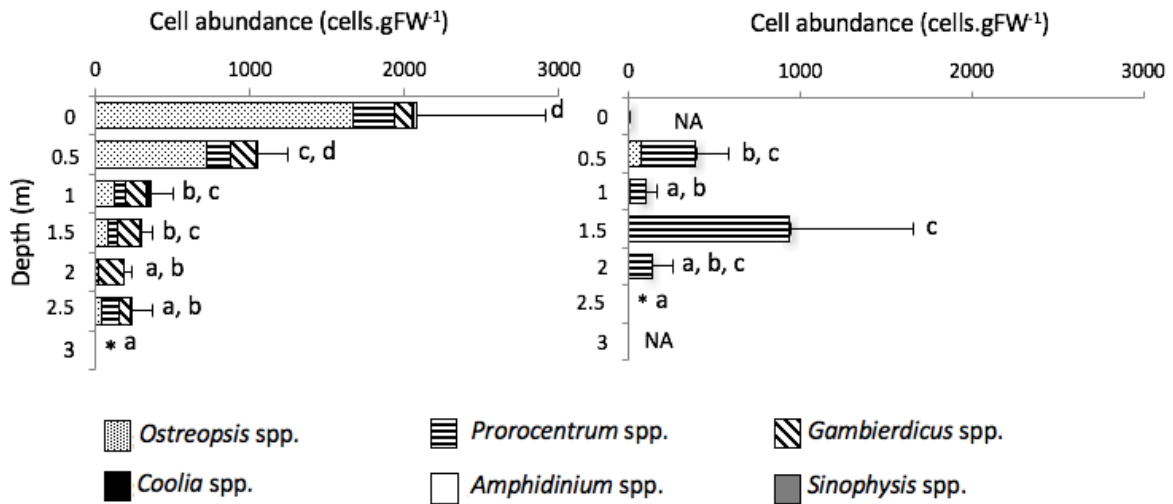


Figure 4: Cell abundance of benthic toxic dinoflagellates with depth during the wet (left) and the dry (right) season at Gosier. “*” indicates no cell found but depth sampled and “NA” data not available because no macrophyte was found. Significant differences between depths are indicated with letters (Kruskal-Wallis test and Dunn test, $\alpha=0,05$).

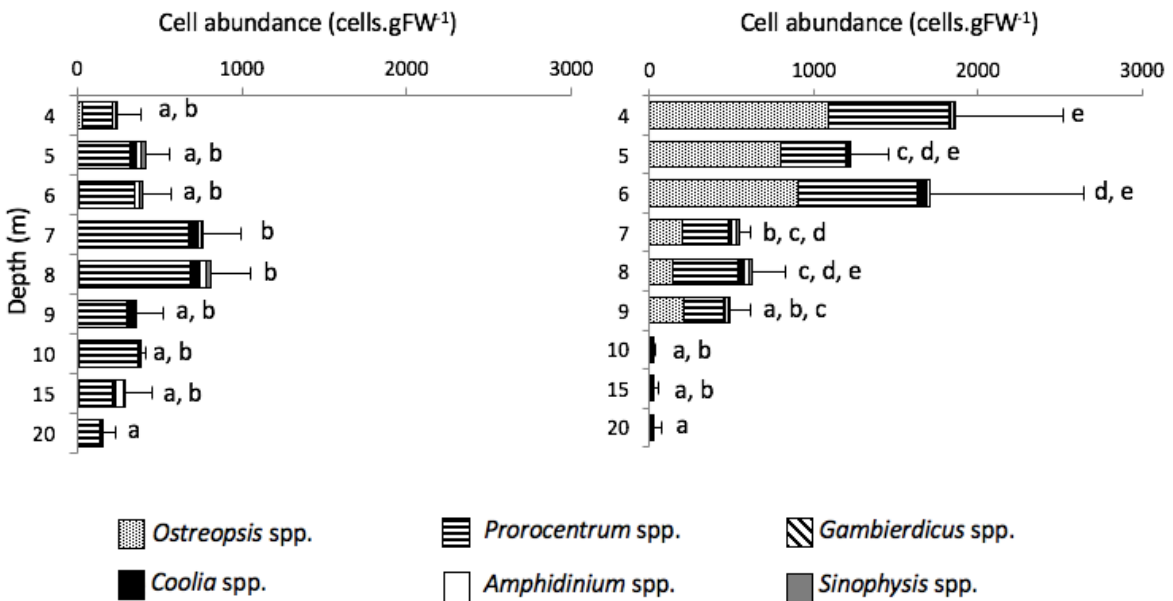


Figure 5: Cell abundance of benthic toxic dinoflagellates according to depth during the wet (left) and the dry (right) season at Rivière Sens. Significant differences between depths are indicated with letters (Kruskal Wallis test and Dunn test, $\alpha=0,05$).

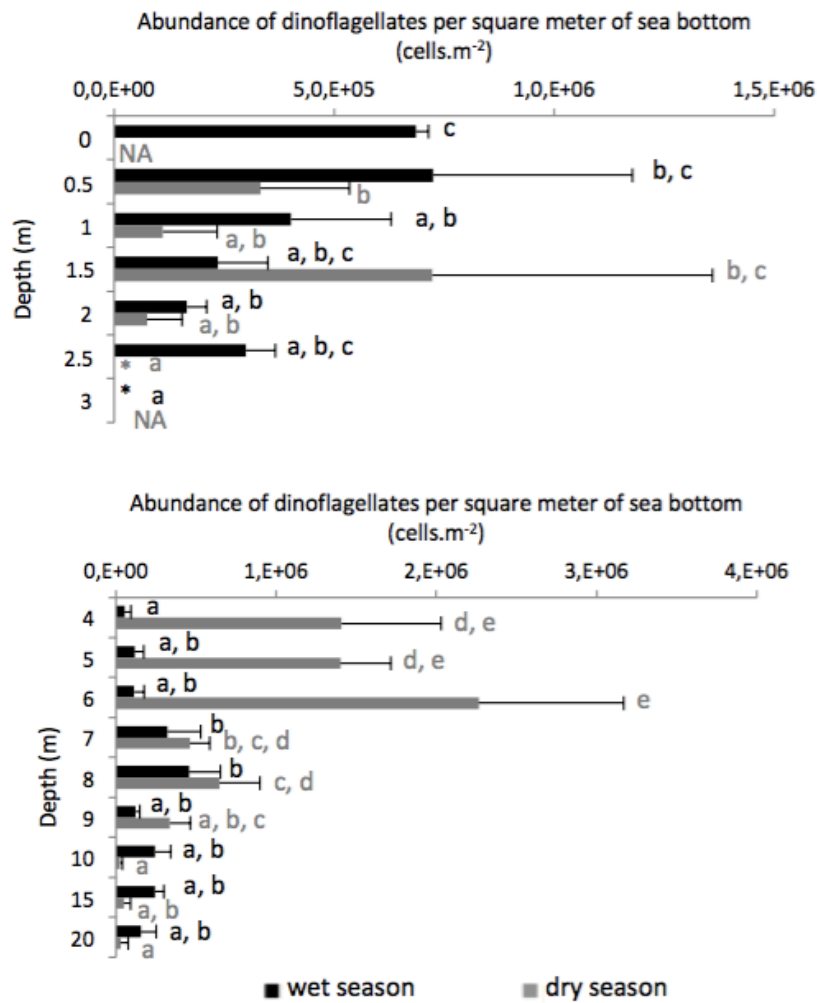


Figure 6: Mean abundance of benthic dinoflagellates per square meter of sea bottom \pm SD according to depth at Gosier (above) and at Rivière Sens (below) for the wet (black) and the dry season (grey). “*” indicates no cell found but depth sampled and “NA” data not available because no macrophyte was found. Significant differences between depths are indicated with letters (Kruskal Wallis test and Dunn test, $\alpha=0,05$).

Table 1: Correlation between depth (m), temperature (°C), salinity, *H. stipulacea* biomass (g.m⁻²), total abundances and abundances of *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Coolia*, *Amphidinium* and *Sinophysis* genera (cells.gFW⁻¹). Coefficient r_s of Spearman, bold when significant with p<0.05, bold and underlined when significant with p<0.01.

	<i>Ostreopsis</i> spp.	<i>Prorocentrum</i> spp.	<i>Gambierdiscus</i> spp.	<i>Coolia</i> spp.	<i>Amphidinium</i> spp.	<i>Sinophysis</i> spp.	Average abundance
Depth	-0,299	0,015	<u>-0,363</u>	0,260	0,090	0,152	-0,193
Temperature	0,008	-0,046	<u>0,558</u>	-0,064	0,088	0,022	0,096
Salinity	0,210	0,020	<u>-0,388</u>	0,060	-0,093	-0,032	0,044
<i>H. stipulacea</i> Biomass	0,236	-0,107	0,203	0,036	-0,021	-0,182	0,014
<i>Ostreopsis</i> spp.		<u>0,364</u>	0,284	0,037	0,263	0,120	<u>0,695</u>
<i>Prorocentrum</i> spp.			-0,139	0,223	0,220	0,298	<u>0,836</u>
<i>Gambierdiscus</i> spp.				-0,032	0,105	-0,007	0,164
<i>Coolia</i> spp.					0,047	0,094	0,295
<i>Amphidinium</i> spp.						0,248	0,273
<i>Sinophysis</i> spp.							0,242
Average abundance							

CHAPITRE 4

En cours de finalisation avant soumission.

Ingestion of toxic benthic dinoflagellates by harpacticoid copepods

Auréli BOISNOIR^{1&2}, Pierre-Yves PASCAL¹, Anne Sophie PAVAU², Nikolaos SCHIZAS³,
Sophie MARRO², Thierry BLASCO², Rodolphe LEMEE²

¹ UMR 7138 Evolution Paris-Seine, Equipe biologie de la mangrove, Université des Antilles, BP 592, 97159 Pointe-à-Pitre, Guadeloupe, France

² Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 6, INSU-CNRS, Laboratoire d'Océanographie de Villefranche, Villefranche-sur-Mer, France

³ Department of Marine Sciences, University of Puerto Rico Mayagüez, Isla Mayagüez Laboratories, P. O. Box 908, Lajas, USA

*Corresponding author: pypascal@univ-ag.fr

Keywords : *Ostreopsis*, *Amphidinium*, grazing rate, isotope, copepods, foodweb

Running title: Benthic dinoflagellate and meiofauna

Abstract

Trophic relationship between benthic dinoflagellates and meiofauna was quantified for the first time in the present study. Ingestion rate of *Amphidinium* spp. and *Ostreopsis* spp. by harpacticoid copepods was measured using stable isotopes enriched dinoflagellate during grazing experiments. Harpacticoids copepods were found to graze benthic dinoflagellates even when other food resource such as diatoms were available. These results demonstrated that meiobenthic organisms can constitute an input channel of phycotoxins synthesized by benthic dinoflagellates through the food web. Harpacticoid copepods grazing toxic benthic dinoflagellates could potentially bioconcentrate toxins and contaminate secondary consumer during predation.

Introduction

Over the ten last years the frequency and the geographic extent of harmful algal blooms (HAB) have increased all around the world (Hallegraeff, 1993; Van Dolah, 2000; Cohu et al., 2011a). Thirty species among marine benthic dinoflagellates can generate HAB (Hoppenrath et al., 2014) producing a wide variety of toxins (Yasumoto et al., 1987) including the most toxic molecules occurring in nature (Tubaro et al. 2011). Toxic benthic dinoflagellates are particularly dangerous because herbivorous and filter feeder marine organisms can ingest dinoflagellates and subsequently sequester and bio-concentrate their toxins along their life (Chungue et al., 1977; Gleibs and Mebs, 1999; Yasumoto et al., 1971, 1976). Contaminated organisms can release phycotoxins through faeces and after their death making them available to detritivores species (Kelly et al. 1992, Hégaret et al. 2007). Toxins can be accumulated at each trophic step and reach high concentration in organisms of higher trophic level through bio-accumulation process (Lewis and Holmes, 1993a; Randall, 1958; Vernoux, 1988). Thereby, benthic toxic dinoflagellates can cause ecological damages and human health issues. Indeed, phycotoxins of benthic dinoflagellates can lead to mass mortalities of marine organisms inducing ecological impacts at large spatial scale (Shears and Ross, 2009) and economic damages in aquaculture and shellfisheries (Shumway, 1990). As toxins are thermostable (Kohli et al., 2015) ingestion of intoxicating fish or shellfish by human could lead to severe illness or lethal intoxications (Bagnis et al., 1979; Alcalá et al., 1988; Onuma et al., 1999)

Gambierdiscus, *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Coolia*, and *Amphidinium* are benthic toxic dinoflagellates the most frequently implicated in HAB (Hoppenrath et al., 2014). The most serious human intoxications are associated with toxins produced by *Gambierdiscus* (Bagnis et al., 1979), and *Ostreopsis* (Alcalá et al., 1988; Randall, 2005). Species of *Gambierdiscus* genus can produce lipophilic toxins called ciguatoxins (Yasumoto et al., 1977; Pearn, 2001). Ciguatoxins are the causal agent of the ciguatera fish poisoning (Yasumoto et al., 1977). This human intoxication, potentially lethal, was initially present in tropical areas (Bagnis et al., 1980; Radke et al., 2013) but actually ciguatera outbreaks could also occur in temperate zones (Pérez-Arellano et al., 2005). *Ostreopsis* spp. synthesize palytoxins (PTX) (Usami et al., 1995) and different chemical structures of analogues (PTX-like) as ostreoxin (Ukena et al., 2001), mascarenotoxin (Lenoir et al., 2004a; Rossi et al., 2010) and ovatoxin (Ciminiello et al., 2008; Rossi et al., 2010). PTX-like have the same structure than PTX with lipophilic and hydrophilic areas (Parsons et al., 2012) and a similar mode of action (Parsons et al., 2012). In tropical areas, PTX were found in crustaceans and fish

directly involved in human death called palytoxicosis and clupeotoxins (Alcala et al., 1988; Onuma et al., 1999). In temperate areas PTX and PTX-like are only involved in irritations through contact (Tichadou et al., 2010) and intoxication by inhalation (Gallitelli et al., 2005; Durando et al., 2007) but not by ingestion even if these toxic components were found in seafood (Taniyama et al., 2003; Aligizaki et al., 2008; Mangialajo et al., 2011).

Toxins produced by *Prorocentrum*, *Coolia*, and *Amphidinium* are less toxic and are not lethal for humans. *Prorocentrum* spp. is worldwide distributed (Rodriguez et al., 2010; Richlen and Lobel, 2011) and synthesize lipophilic okadaic acid (OA) (Valdiglesias et al., 2013). OA accumulates in shellfish and crustaceans (Kumagai et al., 1986; Vale and Sampayo, 2002) and is responsible of diarrhetic shellfish poisoning (DSP) for humans (Tripuraneni et al., 1997). Species of *Coolia* genus synthesize lipophilic toxins not associated with human poisoning until now (Ben-Gharbia et al., 2016). *Amphidinium* spp., synthesize toxins like amphidinols and amphidinolides (Paul et al., 1997; Kobayashi, 2008). Experiments led in laboratory demonstrated that *Amphidinium* spp. can affect marine organisms (Pagliara and Caroppo, 2012) but, the bioaccumulation of these toxins through trophic step and human poisoning have not yet been proven (Botana, 2014).

Presence of all these toxins was early studied in organisms of the marine benthic macrofauna like filter feeders (Lee et al., 1988; Amzil et al., 2012) grazers (Amzil et al., 2012; Biré et al., 2013) (Chungue et al., 1977; Yasumoto et al., 1971, 1976) and carnivorous fish (Lewis and Endean, 1984). More than 425 worldwide fish species are currently considered potentially toxic to human health because of the presence of toxins from benthic dinoflagellates (Pérez-Arellano et al., 2005). Focalization on large size marine organisms has led to overlook transfer of benthic dinoflagellates toxins through smaller size organisms.

Meiofauna contains organisms with size fluctuating between 40 µm and 500 µm (Giere 2009). Those organisms play two important roles in benthic marine food web. First, they actively graze micro algae (Blanchard 1991, Montagna et al. 1995) and to a lower extent bacteria (Pascal et al. 2009). Secondly, they constitute the predominant food source for a variety of predators (Gee 1989, Coull 1990). In pelagic environment, zooplankton copepod can ingest pelagic dinoflagellate (Klein Breteler et al. 1990, Klein Breteler et al. 1999) and could consequently transfer their toxins through the pelagic food web (Maneiro et al. 2000, Jansen et al. 2006).

Harpacticoids copepods associated with macrophytes can dominate meiofauna (Beckley and McLachlan, 1980; Guidi-Guilvard et al., 2012; Johnson and Scheibling, 1987) and they principally feed through grazing of epipelagic algae (De Troch et al. 2007). As in pelagic environment, benthic copepod are ingested by predators (Gee 1989, Coull 1990) and could consequently constitute an important link between toxic benthic microflagellate and higher trophic level. To our knowledge this trophic link has never been measured.

The aim of the present study is to quantify ingestion rates of benthic toxic dinoflagellate by harpacticoid copepod using grazing experiments with two species of dinoflagellate belonging to genus with distinct level of toxicity (*Ostreopsis* and *Amphidinium*).

Material and method

Micro-algal culture conditions

Clonal cultures of *Amphidinium* sp., *Ostreopsis* sp. and *Odontella* sp. were realized using specimens of dinoflagellate collected in the field in Bois Jolan - Guadeloupe. Non-axenic cultures were grown in L1 medium. Culture medium was prepared using autoclaved old 0.2 µm filtered seawater at salinity 35. Cultures were maintained at 27°C with a 12:12 light:dark cycle provided by cool-white fluorescent tubes (Memmert incubator). Stock cultures were grown in 15 ml culture medium in flat culture flasks. Cultures in exponential phase of growth were successively diluted in order to scale up the culture volume from 15 ml (in flask of 25 cm² surface area) to 1 l (in fermenter of 314 cm² surface area).

Biovolume of cells from the cultured strain was evaluated using an inverted microscope (Zeiss) and using geometrical shapes and mathematical equation suggested for each genus (Hillebrand et al., 1999). Ellipsoid shape was chosen for *Amphidinium* sp, cone and half sphere shape for *Ostreopsis* sp. and cylinder shape for *Odontella* sp.. Five cells of each genus were used to determine the biovolume.

Labelling of micro-algal cultures

Experiments were run using a set of different dinoflagellate cultures in similar exponential phase of growth. *Amphidinium* sp. and *Ostreopsis* sp. were labeled with ¹⁵N a week before the beginning of grazing experiments.

Before enrichment (> 1 000 cells.ml⁻¹), dinoflagellates culture were poured through a 10 µm mesh and rinsed with autoclaved 0.2 µm filtered old seawater at salinity 35. Dinoflagellates

remaining on the mesh were collected through pipetting with similar seawater. To ensure that the net was not clogged due to mucus accumulation, these collection, rinsing and resuspension steps were performed on successive small aliquots of culture (35-40 ml). Rinsed dinoflagellate (1×10^5 cells. ml⁻¹). were placed in 1 l of L1 culture medium with enriched sodium nitrate (Na¹⁵NO₃, 99 %, MERCK) during one week. With this method, majority of N available for dinoflagellate were in the form of ¹⁵N. The resuspension and rising steps is used to start culture in low nitrogen medium (Jauzein et al., 2017) and this method allowed the removal of most bacteria present in the growth medium (Rausch de Traubenberg and Soyer-Gobillard, 1990). Same method was used to rinsed dinoflagellates and diatoms from their culture medium before the beginning of the feeding assays. In order to evaluate abundance of cells, resuspension at adequate concentration was done with help of a 1 ml Swedgwich Rafter © counting cell using a standard light microscope.

Copepod identification and microalgae toxicity

Copepod species will be identified using morphological characteristics by Nikolas V. Schizas. Determination of toxins concentrations in each dinoflagellate culture will be realized at Ifremer Nantes (Phycotoxins Laboratory).

The parts concerning identification of *i*) copepods and *ii*) *Ostreopsis* and *Amphidinium* species used in the present study are in progress. Also, *iii*) toxins quantifications of these dinoflagellates were not available when the thesis manuscript was written. All these results will be added in final version of the paper.

Harpacticoid copepods culture conditions

Copepods were isolated from *Penicillus* sp. (Ulvophyceae) sampled in Bois Jolan in Guadeloupe. In order to obtain a monospecific culture of copepods, a unique female carrying eggs was isolated in 5 ml of GF/F filtered seawater. Volume of the culture was increased gradually until a final volume of 1 l and cultures were kept at 25-27°C with a natural day/night cycle. Copepods were fed weekly with a mixture of 2/3 canned spinach and 1/3 dried fish food. Once a month, 2/3 of the culture volume water was removed and replaced by the same volume of 0.22 µm filtered seawater.

Feeding assay

Three different controls were design for each grazing experience: *i*) alive copepods placed in seawater filtered on 0.2 μm at salinity 35, *ii*) dead copepods in contact with dinoflagellates and *iii*) alive copepods caged and isolated from dinoflagellates

The first feeding assay concerned *Amphidinium* sp. and *Odontella* sp. and the second *Ostreopsis* sp. and *Odontella* sp.. During grazing experiment, 150 harpacticoids copepods were placed in a crystallizer of 64 cm^2 containing a 100 ml of *i*) diatoms, *ii*) dinoflagellate and *iii*) a mixture with diatoms and dinoflagellates cultures (Table 1). Then, 150 caged copepods placed in a tube closed by a GF/F filter was immersed in the crystallizer. Each treatment was performed in triplicates conditions. Despite differences in cell size between diatoms and dinoflagellate, concentration of each prey was determined in order to reach an equal total biovolume of each prey (Table 1). Two sets of grazing experiments were led during an incubation period of 4h, at 27 °C (Memmert incubator). Copepods of each condition were filtrated on a 50 μm mesh and frozen at -80 °C after the incubation period.

Isotope analysis and calculations

$\delta^{15}\text{N}$ of prey (*Ostreopsis* sp. and *Amphidinium* sp.) and grazers (copepod) were measured by EA-IRMS (Elemental Analysis - Isotope Ration Mass Spectrometry). Nitrogen isotope composition is expressed in the delta notation ($\delta^{15}\text{N}$) relative to air N_2 : $\delta^{15}\text{N} = [((^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{sample}} / (^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{reference}}) - 1] \times 1000$.

Incorporation of ^{15}N is defined as excess above background ^{15}N (control copepod, a) and is expressed in terms of specific uptake (*I*). *I* was calculated as the product of excess ^{15}N (*E*) and biomass of N per grazer. *I* was converted in dinoflagellate carbon grazed using C/N ratio of each dinoflagellate species. *E* is the difference between the background ($F_{\text{background}}$) and the sample (F_{sample}) ^{15}N fraction: $E = F_{\text{sample}} - F_{\text{background}}$, with $F = ^{15}\text{N}/(^{15}\text{N}+^{14}\text{N}) = R / (R + 2)$ and *R* = the nitrogen isotope ratio. For the $F_{\text{background}}$, we used control values measured with control grazers. *R* was derived from the measured $\delta^{15}\text{N}$ values: $R = [(\delta^{15}\text{N}/ 1000) + 1] \times R_{\text{airN}_2}$. The uptake of dinoflagellate was calculated as $[I \times (\text{C/N ratio of enriched dinoflagellate}) / (F_{\text{enriched dinoflagellate}} \times \text{incubation time})]$.

Individual weights were derived from stable isotope samples and were used in grazing rate calculations.

Data analysis

$\delta^{15}\text{N}$ of copepods after 4 incubation was not normally distributed which led to the use of non-parametric tests. Kruskal-Wallis tests were used to assess $\delta^{15}\text{N}$ and average grazing rate of copepods. Dunn test is a multiple comparison method allowing to compare the mean of the rank of each treatment after a Kruskal-Wallis test.

Results

^{15}N enriched dinoflagellate *Ostreopsis* sp. and *Amphidinium* sp. used during grazing experiments presented $\delta^{15}\text{N}$ of 96 569 ‰ and 555 151 ‰ respectively. Their individual ratios of C/N were 18.4 and 11.7.

A total of 4 500 specimens were examined isotopically from which weight and C and N content were derived. Individual weight of copepod was 724 ± 99 ng copepod⁻¹ with 30,9 % of C and 14.5 % of N.

Control copepods were incubated without ^{15}N enriched dinoflagellate (a) and presented a $\delta^{15}\text{N}$ of 7.0 ± 0.7 ‰ ($n = 3$). Two other control conditions were tested with copepod previously killed before incubation (b) and copepod caged in 30 μm mesh without access to ^{15}N enriched dinoflagellate (c). $\delta^{15}\text{N}$ of copepod from conditions b and c were not significantly different from control a (Kruskal-Wallis, ns) and this conclusion was valid for both species *Ostreopsis* sp. and *Amphidinium* sp. (figure 1).

Contrarily, copepods from incubation realised with enriched dinoflagellate presented a significantly higher $\delta^{15}\text{N}$ than control a. This difference was observed for both dinoflagellate species (Kruskal-Wallis, ns). $\delta^{15}\text{N}$ of copepod incubated with enriched *Ostreopsis* sp. and *Amphidinium* sp. was not affected by the addition of diatoms (Kruskal-Wallis, ns).

The average grazing rate of copepod was not significantly different between *Ostreopsis* sp. (372 ± 412 pgC ind h⁻¹) and *Amphidinium* sp. (49 ± 412 pgC ind h⁻¹) (Kruskal Wallis test, $p > 0.05$).

Discussion

Methodological considerations

Identifying and quantifying grazing on specific microalgae species is especially relevant within the context of harmful algal blooms (Haley et al., 2011). As for planktonic organisms,

several methods can be used to quantify the ingestion rate of benthic dinoflagellates by epiphytic copepods. It remains difficult to investigate *in situ* copepods feeding without reliance on laborious intrusive and potentially biased incubation approaches (Nejstgaard et al., 2008). Methods used to quantify ingestion rate of microalgae's predators all present both advantages and drawbacks. Furthermore, adapted methods for planktonic organisms can be difficult to apply to benthic organisms.

Trophic links can be evaluated through identification of organisms in faeces or gut content. Visual identification using microscope is laborious even for trained observer (Nejstgaard et al., 2008) and a high fraction of food items remains impossible to identify (Gowing and Wishner, 1992). To avoid this step of visual identification, specific pigment of dinoflagellate can be measured in gut content of copepods (Kleppel et al., 1988; Oechsler-Christensen et al., 2012). Majority of copepods feeding studies actually rely on this approach despite the recognition of serious limitation (Bustillos-Guzmán et al., 2002; Pandolfini et al., 2000) due to *i*) differential pigment breakdown during the digestion process (Pandolfini et al., 2000) and *ii*) limited specificity of pigments (Antajan et al., 2004; Irigoien et al., 2004). However this method stay largely used as it is fast and inexpensive (Nejstgaard et al., 2008). The limited specificity of biomarker for dinoflagellate is a frequent drawback observed for amino acid (Guisande et al., 2002) and fatty acids (Desvillettes et al., 1994; Graeve et al., 1994). A new promising strategy is the use of prey-specific nucleic acid molecules as biomarkers (Sheppard and Harwood, 2005). This approach is widely used to quantify specific phytoplanktonic species present inside gut contents and fecal pellets of zooplankton (Nejstgaard et al., 2003, 2008). The DNA-based approach may offer a rapid measure of the ingestion even when the microalgae of interest is present at low abundance within a mixed community (Haley et al., 2011). With this approach, cell preys of interest must have been previously sequenced in order to develop specific primer sets to amplify their DNA (Sheppard and Harwood, 2005). Another inconvenient of this method is the possible interference of large amount of non-target DNA with the primer or the presence of co-purifying material from the host copepods during the quantification (Nejstgaard et al., 2008).

Grazing experiment does not present drawbacks associated with label specificities. The most current grazing experiment method is based on the disappearance of prey cells over time (Frost, 1972). This method is reliable for planktonic organism (Campbell et al., 2005; Haley et al., 2011; Turner, 2014) but presents limitation potentially problematic for benthic organisms. When microalgae are present in low concentration, the accuracy of cell counting decreases

(Campbell et al., 2005; Haley et al., 2011) leading to an overestimation of ingestion rates. Moreover, benthic dinoflagellates can make agglomerates, sink and attach to the glass surface increasing this bias. Methods used to dislodge cells can damage them leading to ambiguous interpretations: empty theca can be considered as consumed cell with ingested cytoplasmic content or as cell not grazed.

Grazing experiments can also be performed using pre-labelled preys. Dinoflagellate can be labeled using radioactive isotope (White & Roman, 1991) but this method presents legal restrictions. Compared to radioactive isotopes, dinoflagellate enriched with stable isotope are more convenient to use and this method helps investigators who are limited by radioactive material prohibition.

This method was consequently chosen in the present study and controls were performed to verify its accuracy. Passive fixation of labeled dinoflagellate on copepod surface could lead to overestimate ingestion of dinoflagellate. However, controls using dead copepods revealed a limited bias. Copepod can be labeled through consumption of labeled secretion from dinoflagellate without cell ingestion. Caged copepods can ingest such secretion without cell access but their limited labeling suggest a reduced role of secretion.

In their environment, harpacticoids copepods have the opportunity to graze on different food items and are usually selective in their ingestion (Azovsky et al., 2005; Buffan-Dubau et al., 1996). Experiments performed with single food source could lead to overestimate the role of this source. In the present study, ingestion rates of dinoflagellates are not affected by the additional presence of diatoms suggesting that dinoflagellates are *i*) part of regular copepod diet and *ii*) are not neglected when other resource is available.

Grazing rate

Grazing rates have previously been measured for toxic planktonic genera: *Alexandrium* (Lasley-Rasher et al., 2016; Sopanen et al., 2011; Teegarden and Cembella, 1996), *Karenia* (Prince et al., 2006; Schultz and Kiørboe, 2009; Walsh and O'Neil, 2014), *Gymnodinium* (da Costa et al., 2012; Koski et al., 1998; Paffenhöfer, 1971). Different factors can complicate the interpretations of interactions between grazers and cell preys. In feeding assay experiments different predators and various toxic dinoflagellates species of the same genus are often used complicating comparisons (Teegarden and Cembella, 1996). The size of copepods can induce variability in grazing response (Turner and Tester, 1989), the interaction between grazers and cell preys can be

highly specific (Teegarden, 1999; Teegarden and Cembella, 1996) and even site-specifics when a single grazer is considered (Teegarden and Cembella, 1996; Uye and Takamatsu, 1990). Indeed, within a species, trophic interactions can be population-specific and dependent on the evolution (Colin and Dam, 2002). Same toxic dinoflagellates species induced different ingestion rates for the same grazer species present at two different sites suggesting historical exposure or grazer can impact grazing (Colin and Dam, 2002, 2003).

Flows consequences

Predation fluxes between dinoflagellate and meiofauna have received scarce attention mainly due to technical difficulties associated with their quantifications (Danovaro et al., 2007). Blooms of benthic toxic dinoflagellates are actually increasing around the world (Hallegraeff, 1993; Van Dolah, 2000; Cohu et al., 2011a). Roles played by meiofauna in regulation of toxic dinoflagellate through their grazing and transfer of toxin in the food web are also susceptible to evolve. In this context of global changes, quantification of those predation fluxes is useful to forecast evolution of the ecological role played by benthic toxic dinoflagellate.

Bloom development is possible only if algal growth exceeds the losses (Buskey et al., 1997). Role played by predation in regulation of benthic toxic dinoflagellates bloom must be assessed in further studies. The control effects of meiobenthic organisms can be similar in planktonic and benthic environments. Simulations demonstrated that the first stages of pelagic dinoflagellates blooms development can be retarded or inhibited with low predation pressure by copepods as each grazed cell is proportionally a large loss in a small local population (Haley et al., 2011). However, effects of low predation were minimal when simulations were done with micro-algae abundances higher than 100 cells.L^{-1} (Haley et al., 2011) highlighting the fact that predation pressure play an important role in blooms dynamics. Some dinoflagellates can produce cyst (Anderson, 1998; Faust, 1992; Tian et al., 2017) but they are less easily available for planktonic copepods due to their distribution in sediment (Butman et al., 2014; Dale et al., 1978; Mohamed and Al-Shehri, 2011). It has been suggested that abundance loss due to grazing of dinoflagellate are limited compared with increase due to the gradual release of germinated cell coming from the benthic cyst beds (Anderson et al., 2005).

Even at low concentrations, planktonic dinoflagellates are ingested by copepod (Haley et al., 2011). Benthic toxic dinoflagellates are found all year round in Guadeloupe and Martinique (Chapter 2), and could consequently be grazed and assimilated by copepod permanently.

Meiofauna represent a key component of the coastal benthos as over 75 % of total meiofauna production is transferred to higher trophic levels through predation (Danovaro et al., 2007) especially due to macrofauna and other epibenthic predators (Chardy and Dauvin, 1992). Harpacticoid copepods grazing benthic toxic cells could bio-concentrate toxins and contaminate secondary consumer during predation. Furthermore, toxicity of benthic resting cysts is higher than planktonic cells (Dale et al., 1978) exposing meiobenthic to an important toxic risk which can induce mass mortalities promoting the development of dinoflagellate blooms. The threat of natural marine toxins increases considerably when bioaccumulation is considered along the food chains (Ramos and Vasconcelos, 2010). Thereby, ingestion of benthic toxic dinoflagellates allows an input channel of phycotoxins in the food web and to our knowledge this flux has been rarely been considered. The role of meiofauna previously considered as preserved must be evaluated in bio-magnification models as it could contribute to the emergence of diseases associated with toxic benthic dinoflagellates.

Figures and tables

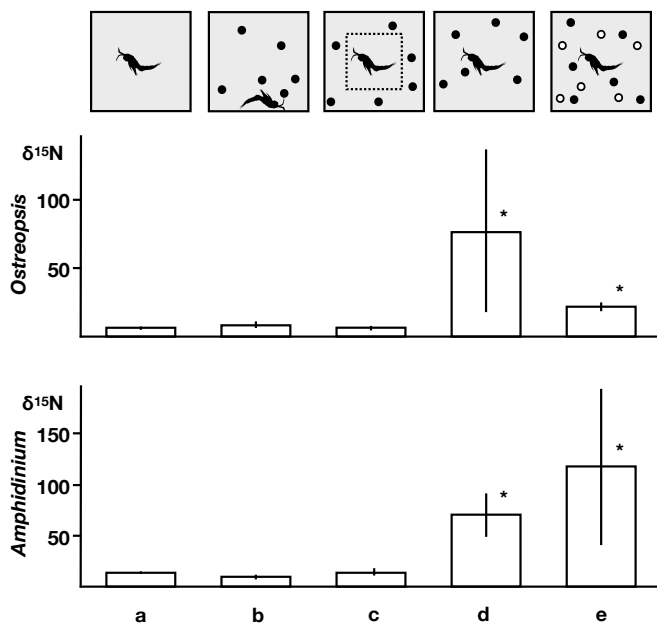


Fig 1. $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of copepod (\pm SE ; n = 3) after incubation (4 h):

a) without dinoflagellate

b) with copepod previously killed before incubation with ^{15}N enriched dinoflagellate ●

c) caged (GF/F filter) without access to 15N enriched dinoflagellate

d) with 15N enriched dinoflagellate ●

e) with diatoms ○ and 15N enriched dinoflagellate ●

* significant difference between a) and other incubation conditions (Kruskal Wallis tests, $p < 0.05$)

Table 1: Cell concentration of labelled diatoms and dinoflagellates during feeding assay

	Experiment 1 <i>Odontella sp. – Amphidinium sp.</i>	Experiment 2 <i>Odontella sp. – Ostreopsis sp.</i>
diatoms	100 cells. ml ⁻¹	100 cells. ml ⁻¹
dinoflagellates	600 cells. ml ⁻¹	500 cells. ml ⁻¹
diatoms + dinoflagellates	100 cells. ml ⁻¹ + 600 cells. ml ⁻¹	100 cells. ml ⁻¹ + 500 cells. ml ⁻¹

DISCUSSION GENERALE

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse mettent en lumière la diversité générique, l'abondance et l'écologie des communautés de dinoflagellés benthiques en Guadeloupe et en Martinique. Associés à la mise en évidence du rôle de la méiofaune comme possible processus de bioaccumulation des phycotoxines dans la chaîne alimentaire, ils permettent de discuter les rapports entre écologie des dinoflagellés toxiques benthiques et prévalence des intoxications à phycotoxines sur ces territoires.

La ciguatera est la première intoxication alimentaire d'origine non bactérienne la plus répandue au monde (Friedman et al., 2008) et le bassin caribéen est la deuxième région au monde la plus touchée par cette intoxication (Chinain et al., 2014). De plus, dans le contexte du changement global, des bouleversements au sein de la répartition des dinoflagellés benthiques toxiques et de la structure des populations sont attendus à l'échelle mondiale (Aligizaki, 2009; Granéli et al., 2011; Heimann et al., 2001; Kibler et al., 2015) et notamment dans le bassin caribéen (Kibler et al., 2015, 2017). Ces auteurs notent également que le manque de résultats sur la répartition des dinoflagellés benthiques présents dans les Petites Antilles limite les modèles de projection de distribution en relation avec le changement global.

Il nous est donc paru important de focaliser la première partie de la discussion générale de cette thèse sur les genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa*. Un intérêt a été porté sur l'impact potentiel du changement climatique et des activités humaines sur la répartition de ces 2 genres ; et ses informations ont été mises en lien avec les impacts sanitaires associés.

La seconde partie de la discussion se concentre sur le rôle que jouerait la méiofaune sur le transfert des phycotoxines des dinoflagellés benthiques dans le réseau trophique.

1. Distribution des dinoflagellés benthiques dans le bassin caribéen

1.1. Les genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* au centre de toutes les attentions dans le bassin caribéen

Le genre *Gambierdiscus* a été le premier genre de dinoflagellé benthique toxique identifié comme étant responsable de la ciguatera (Yasumoto et al., 1977). Grâce à des analyses moléculaires, le genre *Fukuyoa*, un autre genre de Dinophyceae jusqu'à présent confondu dans le genre *Gambierdiscus* (Gómez et al., 2015), a lui aussi été identifié comme synthétisant des CTX et serait aussi un potentiel agent causal de la ciguatera (Litaker et al., 2017). Les principaux genres de dinoflagellés benthiques toxiques présents dans le bassin caribéen sont *Ostreopsis*, *Prorocentrum*, *Gambierdiscus*, *Amphidinium*, *Coolia*,

Fukuyoa, et *Sinophysis* (Chomérat, 2016; Delgado et al., 2005; Faust, 2009b; Litaker et al., 2017). Le bassin caribéen est caractérisé par la dominance du genre *Prorocentrum*. En effet ce genre a dominé les populations de dinoflagellés benthiques au Belize (Morton and Faust, 1997), dans le Golfe du Mexique (Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2014), et à Cuba (Delgado et al., 2005). Il est important de souligner que le genre *Prorocentrum* n'a pas été cité dans les études menées à Porto-Rico (Ballantine et al., 1985, 1988). Les espèces *Amphidinium*, *Coolia*, et *Sinophysis* sont elles aussi présentes généralement mais en plus faible abondance que les genres précédents (Delgado et al., 2005; Okolodkov et al., 2007, 2014). Au cours de ce travail de thèse, le genre *Ostreopsis* a toujours dominé la structure des communautés de dinoflagellés benthiques en Guadeloupe (Chapitres 1, 2) alors qu'en Martinique le genre *Ostreopsis* puis le genre *Prorocentrum* ont dominé les abondances entre 2014 et 2016 (Chapitres 1, 2). La dominance d'*Ostreopsis* trouvée en Guadeloupe est atypique pour le bassin caribéen même si cette tendance a déjà été trouvée à Porto-Rico. L'alternance de dominance des genres *Ostreopsis* puis *Prorocentrum* trouvée en Martinique est, à notre connaissance, sans précédent dans le bassin caribéen. Les abondances du complexe *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* n'ont jamais excédé 500 cellules.gPF⁻¹ en Guadeloupe et en Martinique (Chapitres 1, 2, 3) alors que des abondances généralement 2 fois supérieures à celles-ci sont trouvées dans les autres îles des Caraïbes, tout en restant inférieures aux abondances des genres *Ostreopsis* et/ou *Prorocentrum* (Ballantine et al., 1985, 1988; Bomber et al., 1989; Delgado et al., 2005; Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2007, 2014). Les travaux effectués lors de cette thèse ont montré que les genres *Amphidinium*, *Coolia*, et *Sinophysis* étaient généralement présents avec des abondances moindres comparé aux genres *Ostreopsis* et *Prorocentrum* (Chapitres 1, 2, 3), confirmant les autres études mises en place dans le bassin caribéen (Ballantine et al., 1985, 1988; Delgado et al., 2005; Martinez-Cruz et al., 2015; Okolodkov et al., 2007, 2014).

Dans un contexte de changement global, les études de modélisations écologiques de l'extensions des aires de répartition sont en plein essor (Asnaghi et al., 2017; Kibler et al., 2015, 2017). Celles réalisées dans le bassin caribéen ne portent aucun intérêt aux genres *Prorocentrum* et *Ostreopsis*. En effet, les seuls genres pris en compte dans les études de modélisations écologiques sont *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* (Kibler et al., 2012, 2015, 2017) et plus particulièrement les espèces *F. ruetzleri*, *G. belizeanus*, *G. caribaeus*, *G. carolinianus*, *G. carpenteri*, *G. excentricus*, *G. silvae* et *G. ribotype 2* qui sont présentes dans le bassin caribéen (Litaker et al., 2017; Pisapia et al., 2017). Les 2 genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* synthétisent des CTX (Litaker et al., 2017; Pisapia et al., 2017) et sont responsables d'un problème sanitaire, la ciguatera, qui classe la région des Caraïbes à la deuxième place des zones les plus touchées au monde (Chinain et al., 2014). Cette ichtyosarcotisme suscite l'intérêt de beaucoup de chercheurs

notamment pour les études épidémiologiques et les études de modélisation écologique qui permettront de mieux appréhender les modifications dues aux changements globaux. Ces études de modélisations concernant le bassin caribéen ne considèrent pas toutes les espèces présentes dans cette zone géographique. *Gambierdiscus excentricus*, qui est probablement l'espèce la plus toxique de cette zone (Litaker et al., 2017; Pisapia et al., 2017) n'a pas été prise en compte dans les prévisions de 2100 (Kibler et al., 2015, 2017). Or la considération de cette espèce est déterminante dans ces études car sa distribution (et surtout son abondance) peut avoir un impact sur la prévalence de la ciguatera dans certaines zones du bassin caribéen. Malgré le fait que le genre *Prorocentrum* soit dominant dans la région des Caraïbes, les seules phycotoxines marines recherchées dans les restes de nourriture en cas d'infections alimentaires collectives suspectées sont les CTX. En Guadeloupe et en Martinique, la cause de 17-20% des infections alimentaires collectives reste indéterminée suite aux analyses faites dans les restes de nourriture (Petit-Sinturel, 2015) et pourrait être due à la présence de toxines synthétisées par les genre *Ostreopsis* et *Prorocentrum*. Ces 2 genres ont été retrouvés en fortes abondances en Guadeloupe et en Martinique pendant le suivi des abondances de dinoflagellés benthiques mis en place durant cette thèse (Chapitres 1, 2 et 3). En effet, des tableaux cliniques comparables sont provoqués par les toxines des différents genres de dinoflagellés benthiques même si leurs modes d'action diffèrent. Les toxines synthétisées par les genres *Ostreopsis* et *Gambierdiscus* provoquent des déséquilibres ioniques alors que celles du genre *Prorocentrum* entraînent une inhibition de protéines spécifiques.

1.2. L'impact potentiel du changement global sur la distribution des dinoflagellés benthiques du bassin caribéen

Le changement climatique et les activités anthropiques seraient les deux principaux facteurs stimulant et modifiant la distribution des dinoflagellés benthiques toxiques. Ces facteurs seraient aussi à l'origine de l'intensification des blooms algaux nuisibles de ces dernières décennies (Anderson et al., 2002; Cloern et al., 2005; Glibert et al., 2005; Hallegraeff et al., 2003; Van Dolah, 2000). Il existe un consensus quasi unanime expliquant la période de réchauffement planétaire actuel par l'accumulation de gaz à effet de serre générés par les activités humaines (Van Dolah, 2000). Selon le groupe intergouvernemental d'experts travaillant sur le changement climatique, la poursuite des émissions de gaz à effet de serre entraînerait au 21^{ème} siècle une augmentation de la température moyenne mondiale de 4,8°C par rapport à 1850 (GIEC, 2014). Les océans étant des composantes essentielles du système climatique, ces changements ont une importance particulière sur la structure et les fonctions des écosystèmes marins (Moore et al., 2008) et notamment sur les dinoflagellés benthiques toxiques. Les

interactions entre les processus sélectionnant certaines micro-algues en favorisant leur développement pour former des blooms restent encore incomprises (Cloern et al., 2005). Il est admis qu'avec les changements climatiques, la croissance, l'aire de répartition et la toxicité de nombreux dinoflagellés benthiques toxiques vont être modifiés (Chateau-Degat et al., 2005; Granéli et al., 2011; Morton et al., 1992a). Dans la Caraïbe, les études sur les projections concernant la répartition des dinoflagellés benthiques toxiques en lien avec le changement climatique concernent uniquement les genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* (Kibler et al., 2012, 2015, 2017). En 2100, d'après les projections climatiques, la température de l'eau augmentera de 1-3 °C dans la région des caraïbes (Chollett et al., 2012; Good et al., 2007; Strong et al., 2008) (Figure 1).

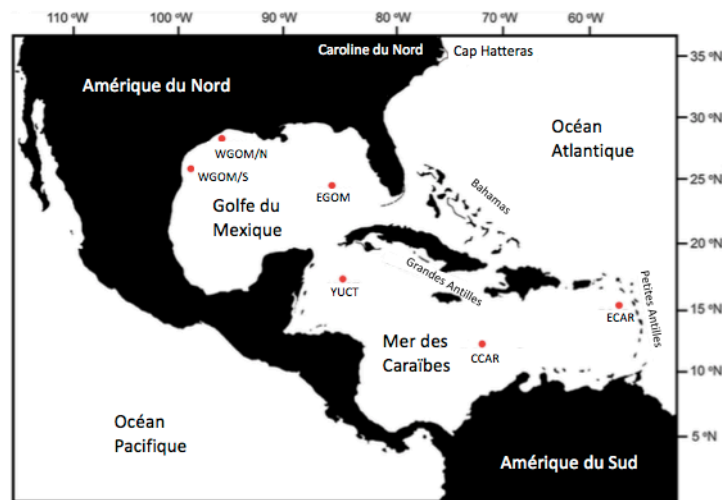


Figure 12: Carte présentant la localisation des 6 bouées mesurant les températures de l'eau de surface dans le bassin caribéen. Des projections de températures ont été faites dans chacune de ces zones pour la fin du 21ème siècle (Kibler et al., 2015).

Cette augmentation sera variable dans cette région (Figure 2). En réponse à l'augmentation de la température, les taux de croissance des différentes espèces des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* changeront ce qui entraînera des modifications importantes de la répartition et de l'abondance de ces dinoflagellés benthiques toxiques dans le bassin caribéen.

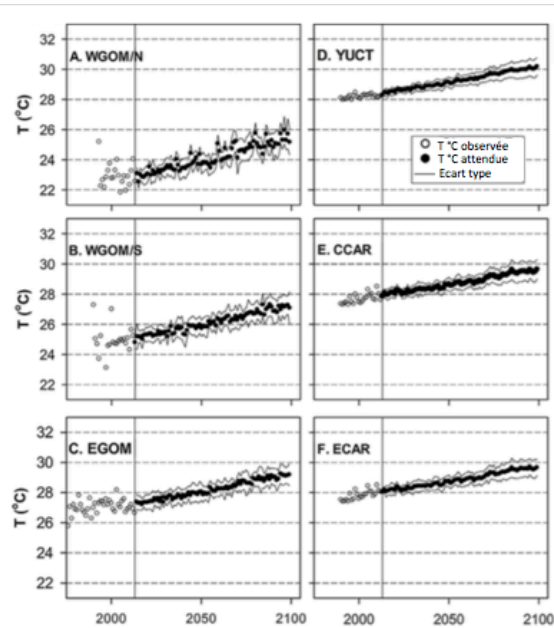


Figure 2: Projection des températures moyennes annuelles d'eau de mer de surface (\pm écart type) dans le bassin caribéen. Les cercles blancs représentent les températures mesurées, les cercles noirs sont les températures attendues pour la fin du 21ème siècle, la

Les espèces des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* sont sensibles, même aux faibles augmentations de température (Kibler et al., 2015). L'augmentation des températures aura l'effet le plus remarquable sur les espèces adaptées aux températures les plus basses comme *G. carolinianus* et *G. ribotype 2*. Ces 2 espèces ont des optima de croissance compris en 24 et 30 °C et sont actuellement dominants dans la mer des Caraïbes (Kibler et al., 2015). L'abondance de ces 2 espèces va progressivement diminuer en mer des Caraïbes mais augmentera dans le nord du Golfe du Mexique voire plus loin au niveau de l'Atlantique ouest (Kibler et al., 2015). En revanche, les espèces les plus tolérantes aux températures élevées, qui ont des optima de croissance compris entre 24.5 °C et 31.9 °C comme *G. belizeanus*, *G. caribaesus* et *F. ruetzleri* seront dominantes (Kibler et al., 2015) dans la mer des Caraïbes (Kibler et al., 2015). Très peu d'informations concernant les projections d'abondance, de diversité, et de répartition des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* sont disponibles pour les Petites Antilles. La résolution des paramètres d'observations satellitaires (MODIS, 4 km, température de surface de l'eau de mer) sélectionnés pour les études de modélisation écologique est adéquate pour décrire spatialement les variations à méso-échelles des taux de croissance des dinoflagellés de la région des Caraïbes. Cependant cette résolution ne permet pas de caractériser les différences de croissance de dinoflagellés benthiques à petite échelle spatiale dans les îles des Petites Antilles. En effet, la Martinique, Sainte Lucie, Saint Vincent ou encore les Grenadines, sont caractérisées par des plateaux plus petits que la taille des unités de surface minimum considérées pour les mesures de température de surface (Bouyesse, 1984). D'après les recherches récentes menées dans les Petites Antilles, les genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* seraient au

minimum à 70% de leur taux maximal de croissance (Kibler et al., 2012, 2015) ce qui suggère que des blooms de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* auront très probablement lieu dans cette zone (Kibler et al., 2017). Au cours du suivi d'abondance des dinoflagellés benthiques toxiques mis en place entre 2015 et 2016 en Guadeloupe et en Martinique, les températures de surface de l'eau ont varié entre 26.5 °C et 30.9 °C (Chapitre 2). Ces températures favorisent donc déjà le développement des espèces les plus tolérantes aux températures élevées des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa*, i. e. les espèces *G. belizeanus*, *G. caribaeus* et *F. ruetzleri*. Ces espèces ont un faible taux de production de CTX (<5 fg CTX3C eq cellule⁻¹.j⁻¹) comparativement à *G. excentricus* (>25 fg CTX3C eq cellule⁻¹.j⁻¹) (Pisapia et al., 2017). Cependant, *G. excentricus* a un taux de croissance très faible (Litaker et al., 2017) par rapport aux autres genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* (Bomber et al., 1988a; Kibler et al., 2012; Litaker et al., 2009; Morton et al., 1992a). Des températures de surface comparables entre la Guadeloupe et la Martinique ont été trouvées ; cependant 2 fois plus de *Gambierdiscus* ont été trouvés en Martinique qu'en Guadeloupe entre 2015 et 2016 (Chapitre 2). Ce résultat laisse penser que la structure des populations de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* est différente entre la Guadeloupe et la Martinique.

1.3. L'impact potentiel des changements globaux sur la saisonnalité des dinoflagellés benthiques du bassin caribéen

Dans la région Caraïbe, l'augmentation de la température aura aussi une influence sur la saisonnalité des abondances des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* (Kibler et al., 2015). C'est actuellement dans les eaux tempérées de la partie nord-ouest du Golfe du Mexique et le long des côtes sud-est américaines que les températures de l'eau varient le plus au cours de l'année (Kibler et al., 2015). Dans ces 2 zones géographiques, cette différence de température agit comme une barrière empêchant une expansion septentrionale des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* (Kibler et al., 2015). En effet, il existe au niveau de ces zones un processus de sélection qui explique la faible abondance des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* et qui limite les cas de ciguatera. Seules les espèces transportées par le Gulf Stream, les plus résistantes aux basses températures et qui peuvent atteindre des taux de croissance optimaux pendant l'été, vont dominer l'assemblage de dinoflagellés benthiques toxiques de cette zone géographique (Kibler et al., 2015). Dans la partie nord-ouest du Golfe du Mexique, en plus des grandes variations saisonnières de température de l'eau de mer, l'apport d'eau douce par le ruissellement peut aussi représenter un frein au développement de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* au niveau des côtes (Kibler et al., 2015; Tester et al., 2013b). En effet, 5 espèces de *Gambierdiscus* ont été trouvées à environ 200 km au large des côtes (Tester et al., 2013b), alors que seule une espèce était présente à 130 km de la côte

(données non publiées de W. Litaker) (Kibler et al., 2015). La saisonnalité de la température aura moins d'effets dans d'autres parties du bassin caribéen comme dans la partie Est du Golfe du Mexique, au niveau des côtes du Yucatan mais aussi dans la partie nord-ouest de la mer des Caraïbes où les températures de l'eau peuvent atteindre 30 °C (Kibler et al., 2015). Dans ces zones la température de l'eau ne descend presque jamais en dessous de la température optimale de croissance des espèces des genres *Gambierdiscus* et de *Fukuyoa*. Toutefois, les températures sont suffisamment élevées pour soutenir une croissance optimale de ces genres de mars à décembre dans ces régions (Kibler et al., 2015). D'après les projections, cette tendance ne sera pas modifiée jusqu'à la fin de ce siècle (Kibler et al., 2015). Dans la mer des Caraïbes, la principale contrainte pour les dinoflagellés aura lieu au milieu de l'été, quand les températures sub-optimales vont limiter la croissance des espèces (Kibler et al., 2015). Les variations de températures sont les plus faibles (environ 1.5 °C) dans la partie centrale et la partie sud-est de la mer des Caraïbes. La tendance à l'augmentation des températures aura sur le long terme des effets sur la croissance, la diversité et la distribution des dinoflagellés benthiques toxiques (Kibler et al., 2015). Il est toutefois important de souligner le fait que dans le bassin caribéen l'effet de la saisonnalité de la température sur l'abondance de *Gambierdiscus* peut être masquée par d'autres facteurs saisonniers qui se font sur de courtes périodes (la saison sèche et humide, ou encore l'upwelling saisonnier soumis au régime des vents) (Carrillo et al., 2009; Curtis and Gamble, 2008; Gamble et al., 2008; Gamble and Curtis, 2008) et une petite échelle spatiale. C'est le cas notamment de l'upwelling qui se trouve le long des côtes Est de la Floride et de la partie Est du Golfe du Mexique ou encore celui de l'Atlantique qui se trouve sur les côtes du Venezuela et de la Colombie (Andrade and Barton, 2005; Lonin et al., 2010; Pitts, 1993; Zavala-Hidalgo et al., 2006). Ainsi, les facteurs météorologiques localisés peuvent être prépondérants à ces endroits ce qui rend plus difficiles les prédictions des changements saisonniers des dinoflagellés associés à la ciguatera (Kibler et al., 2015).

Les blooms de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* se développent très lentement dans les eaux oligotrophes/mésotrophes et plusieurs mois peuvent être nécessaires avant que ces genres n'atteignent une abondance conséquente pour provoquer des flambées de ciguatera (Chateau-Degat et al., 2005; Chinain et al., 1999). Pour une espèce comme *G. caribaeus*, qui est présente dans tout le bassin caribéen, son taux maximal de croissance dans des eaux à température modérée (25-26 °C) est d'environ 0.23 à 0.24 j⁻¹ (Kibler et al., 2015). Avec un tel taux de croissance, il faudrait 1 mois pour qu'1 cellule.gPF¹ de substrat puissent se développer en bloom en atteignant 1 000 cellules.gPF¹ (Kibler et al., 2015). Une telle abondance de *Gambierdiscus* n'a jamais été trouvée entre 2014 et 2016 ni en Guadeloupe, ni en

Martinique au cours de ce travail de thèse. Des études ont montré qu'une période d'incubation d'1 à 2 mois est un délai réaliste pour que des blooms de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* puissent se développer bien qu'une période de 3-4 mois soit plus fréquente si des paramètres comme la perte de cellules par advection, broutage, ou encore la compétition avec d'autres microalgues sont considérés (Ballantine et al., 1988; Chinain et al., 1999). Puisque la température va augmenter et atteindre 30 °C au milieu du 21^{ème} siècle, la période d'incubation requise pour former un bloom sera réduite à 24-25 jours. Ainsi, dans ces mêmes conditions de température, une période d'incubation d'un mois permettra à 1 cellule.gPF¹ de produire 4 000 à 5 000 cellules.gPF¹ (Kibler et al., 2015). L'agrandissement de la période d'incubation en Guadeloupe et en Martinique, favorisera certainement l'émergence de fortes abondances des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa*. L'incidence de la ciguatera et la distribution du genre *Gambierdiscus* ont tendance à suivre des gradients de température de l'eau à grande échelle (Halstead and Lively, 1954; Randall, 1958). Une corrélation entre la température de surface, le taux d'incidence de la ciguatera et la croissance du genre *Gambierdiscus* a été mise en exergue dans plusieurs régions de l'océan Pacifique et dans un contexte de changement climatique (Chateau-Degat et al., 2005; Llewellyn, 2010). Les études menées dans la partie tropicale de l'océan Atlantique ont aussi corroboré ces faits, mais elles ont également mis en évidence la sensibilité de la relation liant la ciguatera à la température dans certaines zones (Gingold et al., 2014; Kibler et al., 2015; Radke et al., 2013; Tester et al., 2010). En effet, le cycle saisonnier de l'abondance du genre *Gambierdiscus* est un facteur déterminant la variabilité temporelle de la présence de la ciguatera dans le monde (Kibler et al., 2015). Plusieurs études ont démontré le caractère saisonnier de l'occurrence de la ciguatera, mais aucune étude n'a pu faire ressortir les paramètres structurants cette saisonnalité (Carlson and Tindall, 1985; Gillepsie et al., 1895; Hurbungs et al., 2001; Taylor, 1985). Dans le bassin caribéen, la ciguatera est relativement rare dans la partie nord du Golfe du Mexique mais des cas peuvent survenir occasionnellement. Aux latitudes les plus élevées de la côte sud Atlantique des Etats-Unis, les cas de ciguatera seraient dus à des poissons tropicaux amenés par le Gulf Stream ou encore à des poissons tropicaux importés (Villareal et al., 2007). Les régions présentant un faible risque de ciguatera sont comprises entre le cap Canaveral en Floride (28.45°N) et le cap Hatteras en Caroline du nord (32.22°N) (Kibler et al., 2015). Plus au sud, entre le cap Canaveral et la côte septentrionale du Yucatan, les conditions sub-tropicales prévalent et les températures de l'eau sont assez élevées pour permettre une croissance optimale de *Gambierdiscus* pendant une période estivale de 3-5 mois (juin-octobre) (Kibler et al., 2015). A ces latitudes, l'abondance de *Gambierdiscus* peut atteindre des concentrations suffisamment élevées en été pour augmenter le risque d'accumulation des CTX chez les poissons marins et les invertébrés (Ballantine et al., 1988).

Compte tenu du décalage entre les blooms de *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* et de la toxicité subséquente chez les poissons, le risque le plus élevé de ciguatera devrait se produire de la fin de l'été jusqu'à la saison automnale (août-novembre) (Kibler et al., 2015). Dans les régions tropicales, où les conditions optimales de croissance persistent même pendant les mois d'hiver, la température de l'eau sera si élevée qu'elle réduira le taux de croissance des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa*. En conséquence, la croissance et l'abondance des espèces devraient être plus élevée au printemps et en automne (avril-juin, septembre-décembre) et les périodes à haut risque de la ciguatera suivront de juillet à septembre et de janvier à mars (Kibler et al., 2015). Cette bimodalité de la croissance de *Gambierdiscus*, combinée à l'incertitude sur le retard nécessaire pour l'accumulation des CTX compliquent grandement les prévisions sur la saisonnalité de la ciguatera dans une grande partie du bassin caribéen (Kibler et al., 2015). Une telle complexité peut expliquer les résultats contradictoires sur les tendances saisonnières de l'occurrence de la ciguatera (Ballantine et al., 1985, 1988; Gingold et al., 2014; Radke et al., 2013; Tosteson et al., 1988; Tosteson, 2004). L'augmentation des températures de l'eau dans le bassin caribéen devrait compliquer davantage les prévisions sur l'occurrence de la ciguatera dans une grande partie de la région des caraïbes notamment à cause de l'allongement de la période pendant laquelle les espèces seront au-dessus de leur optimum de croissance et aussi à cause du déplacement des périodes de pic de croissance vers février-avril et novembre-décembre. Par conséquent, les périodes pendant lesquelles le risque de ciguatera est connu pour être élevé par les connaissances locales (périodes précédemment identifiées) pourront être décalées (Kibler et al., 2015). C'est aussi dans cette région que les taux de transfert les plus élevés de la ciguatera dans les réseaux trophiques seront susceptibles d'être observés (Kibler et al., 2017). Les taux d'incidence de la ciguatera sont comparables entre la Guadeloupe et la Martinique (Tester et al., 2010). Le taux d'incidence de la ciguatera serait peut-être plus important en Guadeloupe si la consommation de poissons n'était pas encadrée par un arrêté préfectoral. Les résultats trouvés au cours du suivi des abondances de dinoflagellés benthiques toxiques en Guadeloupe et en Martinique laissent supposer qu'il faudrait redéfinir la frontière entre les zones de forte et de faible prévalence de la ciguatera ; cette frontière se trouvant actuellement au nord de la Martinique (Olsen et al., 1983). En effet, d'après la croyance locale, les cas de ciguatera en Martinique étaient dus à la consommation de poissons pêchés dans les îles situées au nord de l'arc antillais puis revendus en Martinique, ou encore à la consommation de poissons pouvant parcourir de grandes distances. Cependant, lors de l'étude mise en place en 2014, le genre *Gambierdiscus* a bien été identifié sur les côtes de la Martinique, démontrant que les cas d'intoxication pouvaient être dus au genre *Gambierdiscus* présent localement (Chapitre 1).

1.4. Des facteurs environnementaux importants à considérer

La température n'est pas le seul paramètre qui aurait un impact sur les genres *Gambierdiscus*, *Fukuyoa* et donc sur la ciguatera ; d'autres facteurs comme la salinité, l'intensité lumineuse, la disponibilité en matière dissoute, l'hydrodynamisme, la disponibilité en substrats peuvent avoir une influence sur l'incidence de la ciguatera. Toutefois, il est difficile d'évaluer le fait que certaines caractéristiques régionales puissent avoir une incidence sur l'abondance des dinoflagellés benthiques à une échelle régionale (Kibler et al., 2017). La salinité, par exemple peut présenter une forte variabilité à l'échelle régionale et pour laquelle des données régionales de télédétection sont disponibles (Grodsky et al., 2015). Dans les Caraïbes, les changements de salinité sont principalement associés à l'évaporation et aux panaches de l'Amazone-Orénoque, du Magdalena, du Mississipi-Atchafalaya ou à d'autres systèmes fluviaux (Hellweger and Gordon, 2002). Bien que des salinités très faibles associées à l'apport en eau douce puissent être parfois observées sur de grandes distances dans le Golfe du Mexique et dans la mer des Caraïbes, les panaches des rivières provoquent généralement une diminution ≤ 2 unités de la salinité dans toute la région Caraïbe (Grodsky et al., 2015; Sheng and Tang, 2003) et ces faibles changements de salinité se situent généralement dans les optima des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa* (Kibler et al., 2012; Morton et al., 1992a; Xu et al., 2016) et auraient donc peu d'effet sur les taux de croissance mensuels moyens, notamment à grande échelle spatiale (Kibler et al., 2017). Au cours de ce travail de thèse, la salinité moyenne était la même en Guadeloupe et en Martinique (35 ± 1) entre 2014 et 2016 pendant le suivi des abondances de dinoflagellés benthiques. Ces deux îles sont pourtant distantes d'environ 200 km. La salinité a toutefois fluctué entre 31 et 38 et des variations saisonnières de la salinité ont été trouvées. Les salinités les plus élevées ont été trouvées pendant la saison sèche (janvier-mai) alors que les salinités les plus faibles ont été trouvées pendant la saison humide (juin-décembre) dans les 2 îles. Aucune corrélation n'a été trouvée entre les abondances de dinoflagellés et la salinité pendant le suivi des abondances (Chapitre 2). Cependant, de faibles corrélations entre la salinité et l'abondance des genres *Ostreopsis* et *Gambierdiscus* ont été trouvées lors de l'expérience mise en place en Guadeloupe visant à comprendre l'effet de la profondeur sur la distribution des dinoflagellés benthiques (Chapitre 3). Ces faibles corrélations suggèrent que d'autres paramètres environnementaux interagissent dans la structure des communautés des dinoflagellés benthiques. Les effets des facteurs précédemment cités sont difficiles à évaluer aussi à cause du manque de données régionales disponibles (Kibler et al., 2017). Par exemple, il a été démontré que la disponibilité en macrophytes branchues influence de façon spatio-temporelle les abondances de *Gambierdiscus* et

Fukuyoa présents dans le bassin caribéen (Ballantine et al., 1988; Lobel et al., 1988; Tester et al., 2014b). Cependant, seules des données quantitatives à petite échelle (<10 km à quelques mètres) concernant certains macrophytes ont été enregistrées, rendant impossible pour le moment la prise en compte des substrats sur l'abondance des dinoflagellés benthiques dans les projections sur la croissance, la toxicité des genres *Gambierdiscus*, *Fukuyoa* ou encore l'incidence de la ciguatera (Kibler et al., 2017).

De nouvelles espèces de macrophytes présents dans la mer des Caraïbes constituent de substrats potentiels pour les dinoflagellés benthiques toxiques. En effet, depuis le début des années 2000 une nouvelle magnoliophyte marine, *Halophila stipulacea* s'est établie dans la mer des Caraïbes. De plus, les îles du bassin caribéen subissent occasionnellement des échouages importants de sargasses flottantes le long de leurs côtes. Aucun suivi d'abondances de dinoflagellés benthiques toxiques présents dans le bassin caribéen n'avait considéré ces deux nouveaux substrats. Les comptages de dinoflagellés benthiques toxiques présents sur ces deux substrats ont été faits pour la première fois au cours de cette thèse (Figure 3).



Figure 3: Prairie d'*Halophila stipulacea* à Rivière Sens (gauche). Echouage de Sargasses à Marie Galante (droite) - 2015, PY Pascal ©

Halophila stipulacea est une magnoliophyte marine native de la mer Rouge et du Golfe Persique (Gessner, 1970). Cette espèce a été observée pour la première fois dans la mer des Caraïbes en 2002 dans les îles Grenadines (Ruiz and Ballantine, 2004) puis dans une dizaine d'îles des Petites Antilles (Scheibling et al., 2018; Willette et al., 2014). Cette angiosperme invasive s'établie dans la mer des Caraïbes au détriment de d'autres espèces indigènes comme *Syringodium filiforme* et *Halodule wrightii* (Scheibling et al., 2018; Willette and Ambrose, 2012) en formant rapidement de larges étendues monospécifiques (Willette and Ambrose, 2009). Actuellement, *H. stipulacea* est présente sur des centaines d'hectares dans la mer des Caraïbes (Willette et al., 2014). Au cours du suivi des abondances de dinoflagellés benthiques toxiques mis en place en Guadeloupe et en Martinique pendant de cette thèse,

il a été trouvé qu'*H. stipulacea* supportait de façon significative les plus fortes abondances de *Gambierdiscus* comparativement à d'autres substrats (Chapitre 2). *Halophila stipulacea* contribuerait donc à l'expansion géographique de *Gambierdiscus*. A notre connaissance, *H. stipulacea* n'a jamais été observée au large des côtes des îles des Grandes Antilles.

La présence d'*H. stipulacea* doit être considérée très sérieusement par les gestionnaires de l'environnement notamment pour sa contribution dans la survenue de la ciguatera dans les îles des Petites Antilles. En effet, cette angiosperme invasive héberge une faune épibionte plus abondante que les étendues de *S. filiforme* (Scheibling et al., 2018). De plus, cette faune est principalement constituée de petits invertébrés tels que les copépodes harpacticoïdes qui sont consommés par des poissons de plus grande taille que ceux se nourrissant de la faune présente sur *S. filiforme* (Scheibling et al., 2018). Cette nouvelle angiosperme invasive est aussi une source de nourriture alternative pour les tortues vertes *Chelonia mydas* (Becking et al., 2014; Smulders et al., 2017). De plus, les principaux brouteurs présents dans les herbiers, les oursins, faciliteraient l'expansion d'*H. stipulacea* en limitant la biomasse des phanérogames indigènes (Scheibling et al., 2018). Lors d'une étude menée à Carriacou au sud des Petites Antilles, *Tripneuste ventricosus*, l'espèce d'oursin la plus abondante a principalement été retrouvée sur *Thalassia testudinum*, une angiosperme indigène du bassin caribéen. *Diadema antillarum*, une autre espèce d'oursin a surtout été observée sur des bancs de sable, sur des coraux, mais plus occasionnellement sur *H. stipulacea*. Le faible nombre d'observations de l'espèce *Lytechinus variagatus* n'a pas permis d'identifier les écosystèmes préférentiels dans lesquels cette espèce évolue. Enfin, de par son taux de croissance élevé, la résilience d'*H. stipulacea* est plus importante que les autres magnoliophytes marines face aux perturbations (Smulders et al., 2017; Willette and Ambrose, 2012). Ces prochaines années, la présence d'*H. stipulacea* dans les Petites Antilles participera potentiellement, avec le changement climatique, à l'augmentation des flux de CTX dans les réseaux trophiques et pourrait entraîner l'émergence de ciguatera dans des îles jusque-là relativement épargnées.

Depuis 2011, des quantités impressionnantes de sargasses flottantes échouent le long des côtes du Golfe du Mexique, sur les côtes africaines situées entre la Sierra Léone et le Ghana, ainsi que sur les plages des îles des Petites Antilles (Gower et al., 2013; Maréchal et al., 2017; Wang and Hu, 2016). Dans ce phénomène qui est appelé « Golden tides », deux espèces d'algues brunes, *Sargassum natans* et *Sargassum fluitans*, sont présentes et constituent la communauté algale de la mer des Sargasses (de Szechy et al., 2012). Durant leur dérive, les radeaux de sargasses accumulent une large communauté d'épibiontes mais aussi une faune mobile dont la taille des organismes varie des micro-organismes aux poissons (Huffard et al., 2014). Lors du suivi d'abondance de dinoflagellés benthiques toxiques mis en

place en Guadeloupe et en Martinique au cours de cette thèse, les radeaux de sargasses ont été suspectés de favoriser le développement des dinoflagellés benthiques toxiques avant leur échouage car les algues brunes sont connues pour supporter de fortes abondances de dinoflagellés benthiques dans la mer des Caraïbes (Delgado et al., 2005). Cependant, c'est sur ce substrat que les plus faibles abondances de dinoflagellés benthiques toxiques ont été trouvées (Chapitre 2). En effet, les plus faibles abondances des genres *Ostreopsis*, *Prorocentrum* et *Gambierdiscus* ont été retrouvée sur ces radeaux de sargasses suggérant que les sargasses flottantes ne sont pas un substrat favorable au développement massif des genres *Gambierdiscus* et *Fukuyoa*. Toutefois, les radeaux de sargasses contribueraient plus à la dispersion et au brassage des différentes populations d'espèces. Leur présence permettrait le franchissement de barrière biogéographique qui était autrefois plus difficile.

2. Les dinoflagellés benthiques toxiques et la méiofaune

La présence des toxines synthétisées par les dinoflagellés benthiques a été étudiée très tôt chez les organismes marins brouteurs (Chungue et al., 1977; Lewis and Endean, 1984; Yasumoto et al., 1971, 1976) puis chez les filtreurs (Lee et al., 1988; Amzil et al., 2012) appartenant à la macrofaune. Actuellement plus de 425 espèces de poissons dans le monde sont considérées comme étant potentiellement toxiques pour la santé humaine à cause de la présence de phytotoxines synthétisées par les dinoflagellés benthiques toxiques (Pérez-Arellano et al., 2005). Pendant plusieurs années, les études ont cherché à comprendre le processus de bio-accumulation chez les organismes de la macrofaune. Cependant, la focalisation sur ces organismes de grande taille a conduit à négliger les organismes de plus petites tailles, en oubliant de les considérer comme voie d'entrée potentielle des phycotoxines dans les réseaux trophiques.

La méiofaune regroupe les organismes dont la taille fluctue entre 40 μm et 500 μm (Giere, 2009). Ces organismes ont un rôle trophique très important dans les écosystèmes benthiques. Tout d'abord, ce sont des brouteurs de micro-algues (Blanchard, 1991; Montagna, 1995) et de bactéries (Pascal et al., 2009). Ils représentent la source de nourriture prédominante pour différents prédateurs (Coull, 1990; Gee, 1989). Le risque de toxicité des dinoflagellés benthiques augmente considérablement avec le processus de bio-accumulation le long de la chaîne alimentaire (Ramos and Vasconcelos, 2010). La méiofaune herbivore pourrait bio-concentrer les toxines des dinoflagellés toxiques et les transférer aux consommateurs secondaires (Kelly et al., 1992). Les phycotoxines des dinoflagellés benthiques pourraient donc être bio-concentrées (concentration plus importante d'une substance dans les

organismes que dans l'environnement) et bio-accumulées (augmentation de la concentration d'une substance le long de la chaîne alimentaire) jusqu'à ce qu'elles arrivent aux prédateurs supérieurs. De ce fait, ils peuvent constituer des vecteurs permettant l'entrée des toxines des dinoflagellés dans les réseaux trophiques marins (Furlan et al., 2013), comme cela a été trouvé au cours de ce travail de thèse (Figure 4).

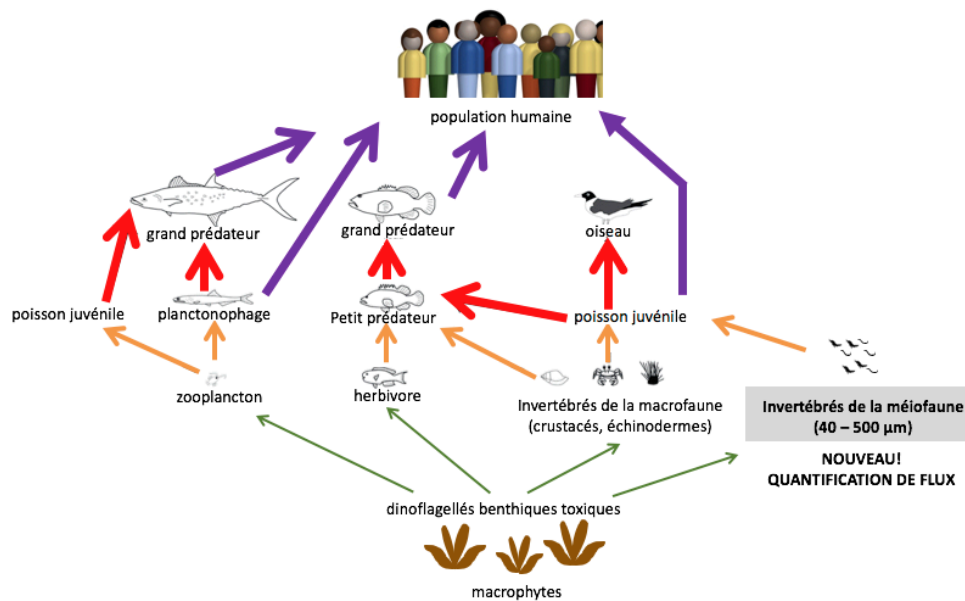


Figure 4: Schéma représentant la bio-accumulation des phycotoxines des dinoflagellés benthiques dans le réseau trophique avec les différents vecteurs qui seraient impliqués lors des intoxications alimentaires dues à la présence de ces micro-algues. Inspiré de Heimann et al., 2001.

Il est extrêmement difficile de mesurer la toxicité naturelle présente dans les organismes de la méiofaune. La récolte des organismes, leur tri, les problèmes de biomasse (faible), les seuils de détection des analyses chimiques, sont autant de freins qui limitent les mesures de toxicité naturelle dans ces organismes. Afin de palier à ces limites, des expériences menées en laboratoire avec des cultures de dinoflagellés benthiques toxiques et des cultures mono-spécifiques d'organismes constituant la méiofaune peuvent permettre d'avoir une estimation de leurs capacités de bio-accumulation et donc de toxicité. Au cours de ce travail de thèse, des taux d'ingestion de dinoflagellés benthiques toxiques ont pu être mesurés pour la première fois chez des copépodes harpacticoïdes en utilisant des isotopes stables (Chapitre 4). Contrairement à la méthode classique qui consiste à comparer les abondances de départ et les abondances finales de micro-algues suite à une période d'incubation avec les prédateurs et pour laquelle l'interprétation des cellules est problématique, la méthode des isotopes stables permet de quantifier les dinoflagellés benthiques présents dans les organismes. Cette méthode permet une

acquisition des résultats beaucoup plus rapide. Des biais existent toutefois. Avec cette méthode, des cellules collées à la surface des copépodes sont détectées et peuvent entraîner une surestimation du taux d'ingestion des copépodes. Aussi, des variations du comportement individuel des copépodes harpacticoïdes peuvent expliquer la forte variabilité des taux d'ingestion de dinoflagellés benthiques par les copépodes.

PERSPECTIVES

Les perspectives de ce travail de thèse concernent principalement les domaines de la diversité spécifique et de l'écotoxicologie.

1. La diversité spécifique

Au cours de cette thèse, l'identification des dinoflagellés benthiques toxiques a été faite uniquement au niveau générique (e.g. *Gambierdiscus* spp.) afin de permettre la mise en place d'un suivi des abondances en Guadeloupe et en Martinique en traitant un grand nombre d'échantillons. Si ce travail avait été réalisé au niveau spécifique et sans outil moléculaire, il aurait été peu fiable. S'il avait été réalisé avec des outils moléculaires, le temps de mettre au point les méthodes et de les appliquer, seules quelques échantillons auraient été analysés sans possibilité de s'intéresser à l'écologie des dinoflagellés benthiques présents en Guadeloupe et en Martinique. L'identification au niveau spécifique reposant uniquement sur des critères morphologiques a été source de nombreuses confusions ces dernières années et n'est pas suffisante actuellement pour identifier avec certitude une espèce. Les analyses moléculaires sont indispensables. L'identification spécifique des dinoflagellés benthiques de Martinique et de Guadeloupe est en cours, dans le cadre d'une collaboration avec Nicolas Chomérat, initiée grâce à l'aide du GdR PhycoTox. Nous nous focalisons sur les taxa des genres *Ostreopsis* et *Gambierdiscus*, à la fois pour des raisons de grande diversité morphologique observée lors de cette thèse, mais également en raison des problèmes sanitaires associés à ces genres. Ces analyses permettront de caractériser de façon fiable les différentes espèces de dinoflagellés benthiques toxiques présentes en Guadeloupe et en Martinique.

A plus long terme, l'estimation des abondances des dinoflagellés benthiques pourra se faire pour chaque espèce grâce à l'utilisation de sondes spécifiques (observation au microscope (FISH/Card-FISH) ou encore grâce à la PCR quantitative). Ces comptages de dinoflagellés devraient permettre d'identifier les niches écologiques de chaque espèce dans les Antilles françaises.

2. Ecotoxicité

Au niveau écotoxicologique, des cas de ciguatera avérés ont été recensés dans les Antilles françaises suite à la consommation d'espèces de poissons pourtant autorisées à la commercialisation. Il est possible que certaines espèces, saines par le passé, soient actuellement vectrices de ciguatera. Dans le cadre d'un projet financé par la DAAF, l'ARS Guadeloupe et le CNRS (EC2CO) et en

collaboration avec l'Ifremer et l'ANSES, qui a commencé mi-2017, des tests de toxicités, associés à des analyses chimiques, de différentes espèces de poissons potentiellement vectrices de ciguatera devraient nous permettre de mettre à jour la liste des espèces faisant l'objet d'une interdiction de pêche et de commercialisation. Ces espèces figurent sur l'arrêté préfectoral en vigueur afin de protéger la population du risque d'intoxication dû à la présence de dinoflagellés benthiques toxiques.

Dans le cadre du même projet, des tests de toxicités et des analyses chimiques doivent également être menés sur des invertébrés d'intérêt commercial, à savoir l'oursin (*Triplaneustes ventricosus*, Lamarck, 1816) et le lambi (*Strombus gigas*, Linnaeus 1758). L'oursin est un organisme brouteur. En consommant des macrophytes, les oursins ingèrent aussi des dinoflagellés benthiques, or aucun cas de ciguatera ou autre intoxication alimentaire collective n'a été signalé suite à la consommation de gonades d'oursins (ces gonades sont les seules parties consommées des oursins et sont un met fin, très recherché dans les Antilles françaises). Le lambi aussi est un organisme brouteur chez lequel seuls les muscles sont consommés. Il peut être cuit tout entier dans sa conque, laissant donc à proximité pendant la cuisson la glande hépato-pancréatique et le muscle. Comme pour l'oursin aucun cas de toxi-infection n'a pour l'instant été signalé suite à la consommation de ce gastéropode, mais cela ne veut pas dire qu'aucun risque n'existe.

Enfin, des tests de toxicité et des analyses chimiques sont également prévus sur 2 espèces de tortues présentes dans les Antilles françaises, la tortue verte (*Chelonia mydas*) et la tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*). Ces espèces de tortues sont actuellement protégées, cependant ces organismes marins sont responsables de chélonitoxisme (Fussy et al., 2007; Singh et al., 2016) car elles sont braconnées. Le chélonitoxisme est une intoxication survenant suite à la consommation de la chair de tortue. Cependant, les toxines responsables de cette intoxication alimentaire collective n'ont jamais été isolées et pourraient être des toxines synthétisées par des dinoflagellés, au vu des symptômes qui sont relativement proches de ceux causés par des phycotoxines.

A plus long terme, une étude écologique du rôle respectif des différentes voies de transfert des phycotoxines, en fonction des écosystèmes et des micro-algues impliquées, serait très intéressante. Des analyses d'organismes prélevés *in situ*, associées à des expériences de nutrition et de transfert de toxines en laboratoire, seront nécessaires.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

- Abbate, M., Bordone, A., Cerrati, G., Festa, T.D., Melchiorre, N., Pastorelli, A.M., Peirano, A., Rosaria Petruzzelli, M., Ungaro, N., 2012. A new method for sampling potentially toxic benthic dinoflagellates. *Cryptogam. Algal.* 33, 165-170.
- Accoroni, S., Glibert, P.M., Pichierri, S., Romagnoli, T., Marini, M., Totti, C., 2015a. A conceptual model of annual *Ostreopsis cf. ovata* blooms in the northern Adriatic Sea based on the synergic effects of hydrodynamics, temperature, and the N:P ratio of water column nutrients. *Harmful Algae* 45, 14-25.
- Accoroni, S., Percopo, I., Cerino, F., Romagnoli, T., Pichierri, S., Perrone, C., Totti, C., 2015b. Allelopathic interactions between the HAB dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata* and macroalgae. *Harmful Algae* 49, 147-155.
- Accoroni, S., Romagnoli, T., Penna, A., Capellacci, S., Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Tartaglione, L., Abboud-Abi Saab, M., Giussani, V., Asnaghi, V., Chiantore, M., Totti, C., 2016. *Ostreopsis fattorussoi* sp. nov. (Dinophyceae), a new benthic toxic *Ostreopsis* species from the eastern Mediterranean Sea. *J. Phycol.*
- Accoroni, S., Totti, C., 2016. The toxic benthic dinoflagellates of the genus *Ostreopsis* in temperate areas: a review. *Adv. Oceanogr. Limnol.* 7.
- Adachi, M., Fukuyo, Y., 1979. The thecal structure of marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera-endemic area. *J. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 45, 67-71.
- Aguilar-Trujillo, A.C., Okolodkov, Y.B., Herrera-Silveira, J.A., Merino-Virgilio, F.D.C., Galicia-García, C., 2017. Taxocoenosis of epibenthic dinoflagellates in the coastal waters of the Northern Yucatan Peninsula before and after the harmful algal bloom event in 2011-2012. *Mar. Pollut. Bull.* 119, 396-406.
- Ahmed, F.E., 1991. Naturally occurring fish and shellfish poisons. *Seafood safety*, Washington, D.C.
- Aikman, K.E., Tindall, D.R., Morton, S.L., 1993. Physiology and potency of the dinoflagellate *Prorocentrum hoffmannianum* during one complete growth cycle., in: *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Smayda T.J., Shimizu Y., Amsterdam.
- Alcala, A.C., Alcala, L.C., Garth, J.S., Yasumura, D., Yasumoto, T., 1988. Human fatality due to ingestion of the crab *Demania reynaudii* that contained a palytoxin-like toxin. *Toxicon* 26, 105-107.
- Aligizaki, K., 2009. Spread of potentially toxic benthic dinoflagellates in the Mediterranean Sea: a response to climate change? Presented at the *Phytoplankton responses to Mediterranean environmental changes*, Tunis, pp. 57-61.
- Aligizaki, K., Katikou, P., Milandri, A., Diogène, J., 2011. Occurrence of palytoxin-group toxins in seafood and future strategies to complement the present state of the art. *Toxicon, Palytoxin-group toxins* 57, 390-399.
- Aligizaki, K., Katikou, P., Nikolaidis, G., Panou, A., 2008. First episode of shellfish contamination by palytoxin-like compounds from *Ostreopsis* species (Aegean Sea, Greece). *Toxicon* 51, 418-427.
- Aligizaki, K., Nikolaidis, G., 2008. Morphological identification of two tropical dinoflagellates of the genera *Gambierdiscus* and *Sinophysis* in the Mediterranean Sea. *J. Biol. Res.-Thessalon.* 75-82.
- Aligizaki, K., Nikolaidis, G., 2006. The presence of the potentially toxic genera *Ostreopsis* and *Coolia* (Dinophyceae) in the North Aegean Sea, Greece. *Harmful Algae* 5, 717-730.
- Aligizaki, K., Nikolaidis, G., Katikou, P., Baxevanis, A.D., Abatzopoulos, T.J., 2009. Potentially toxic epiphytic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species in Greek coastal waters. *Harmful Algae* 8, 299-311.
- Almazán-Becerril, A., Escobar-Morales, S., Rosiles-González, G., Valadez, F., 2015. Benthic-epiphytic dinoflagellates from the northern portion of the Mesoamerican Reef System. *Bot. Mar.* 58, 115-128.
- Amzil, Z., Sibat, M., Chomerat, N., Gossel, H., Marco-Miralles, F., Lemee, R., Nezan, E., Sechet, V., 2012. Ovatoxin-a and palytoxin accumulation in seafood in relation to *Ostreopsis cf. ovata* blooms on the French Mediterranean coast. *Mar. Drugs* 10, 477-496.

Références bibliographiques

- Anderson, D.M., 1998. Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. *Physiol. Ecol. Harmful Algal Blooms* G41, 29–48.
- Anderson, D.M., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25, 704–726.
- Anderson, D.M., Stock, C.A., Keafer, B.A., Bronzino Nelson, A., Thompson, B., McGillicuddy, D.J., Keller, M., Matrai, P.A., Martin, J., 2005. *Alexandrium fundyense* cyst dynamics in the Gulf of Maine. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, The ecology and oceanography of toxic blooms in the Gulf of Maine 52, 2522–2542.
- Andrade, C.A., Barton, E.D., 2005. The Guajira upwelling system. *Cont. Shelf Res.* 25, 1003–1022.
- Antajan, E., Chrétiennot-Dinet, M.-J., Leblanc, C., Daro, M.-H., Lancelot, C., 2004. 19'-hexanoyloxyfucoxanthin may not be the appropriate pigment to trace occurrence and fate of *Phaeocystis*: the case of *P. globosa* in Belgian coastal waters. *J. Sea Res.* 52, 165–177.
- Armi, Z., Turki, S., Trabelsi, E., Ben Maiz, N., 2010. First recorded proliferation of *Coolia monotis* (Meunier, 1919) in the North Lake of Tunis (Tunisia) correlation with environmental factors. *Environ. Monit. Assess.* 164, 423–433.
- Asnaghi, V., Pecorino, D., Ottaviani, E., Pedroncini, A., Bertolotto, R.M., Chiantore, M., 2017. A novel application of an adaptable modeling approach to the management of toxic microalgal bloom events in coastal areas. *Harmful Algae* 63, 184–192.
- Azovsky, A.I., Saburova, M.A., Chertoprood, E.S., Polikarpov, I.G., 2005. Selective feeding of littoral harpacticoids on diatom algae: hungry gourmands? *Mar. Biol.* 148, 327–337.
- Baden, D., Fleming, L.E., Bean, J., 1995. *Marine toxins*, Elsevier Press. ed. The Netherlands.
- Bagnis, R., 1981. L'ichtyosarcotisme de type ciguatera : phénomène complexe de biologie marine et humaine. *Oceanol. Acta* 4, 375–387.
- Bagnis, R., Chanteau, S., Chungue, E., Hurtel, J.M., Yasumoto, T., Inoue, A., 1980. Origins of ciguatera fish poisoning: a new dinoflagellate, *Gambierdiscus toxicus* Adachi and Fukuyo, definitively involved as a causal agent. *Toxicon* 18, 199–208.
- Bagnis, R., Kuberski, T., Laugier, S., 1979. Clinical observations on 3,009 cases of ciguatera (fish poisoning) in the South Pacific. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 28, 1067–1073.
- Bagnis, R., Legrand, A.M., Inoue, A., 1990. Follow-up of a bloom of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* on a fringing reef of Tahiti., in: *Toxic Marine Phytoplankton*. Granéli, E., Sundström, B., Edler, L., Anderson, D.M., pp. 98–103.
- Balech, E., 1956. Etude des dinoflagellés du sable de Roscoff. *Rev. Algol.* 2 29–59.
- Ballantine, D.L., Bardales, A.T., Tosteson, T.R., 1985. Seasonal abundance of *Gambierdiscus toxicus* and *Ostreopsis* sp. in coastal waters of Southwest Puerto-Rico. *Proceeding of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti*, pp. 417–422.
- Ballantine, D.L., Tosteson, T.R., Bardales, A.T., 1988. Population dynamics and toxicity of natural populations of benthic dinoflagellates in southwestern Puerto Rico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 119, 201–212.
- Barrios-Garrido, H., Espinoza-Rodríguez, N., Rojas-Cañizales, D., Palmar, J., Wildermann, N., Montiel-Villalobos, M.G., Hamann, M., 2017. Trade of marine turtles along the Southwestern Coast of the Gulf of Venezuela. *Mar. Biodivers. Rec.* 10, 15.
- Bauder, A.G., Cembella, A.D., Bricelj, V.M., Quilliam, M.A., 2001. Uptake and fate of diarrhetic shellfish poisoning toxins from the dinoflagellate *Argopecten irradians*, *Prorocentrum lima* in the bay scallop *Argopecten irradians*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 213, 39–52.
- Becking, L.E., Bussel, T.C.J.M. van, Debrot, A.O., Christianen, M.J.A., 2014. First record of a caribbean green turtle (*Chelonia mydas*) grazing on invasive seagrass (*Halophila stipulacea*). *Caribb. J. Sci.* 48, 162–163.
- Beckley, L., McLachlan, A., 1980. Studies on the littoral seaweed epifauna of St Croix Island 2. Composition and summer standing stock. *South Afr. J. Zool.* 15.
- Ben-Gharbia, H., Yahia, O.K.-D., Amzil, Z., Chomérat, N., Abadie, E., Masseret, E., Sibat, M., Zmerli Triki, H., Nouri, H., Laabir, M., 2016. Toxicity and growth assessments of three thermophilic

Références bibliographiques

- benthic dinoflagellates (*Ostreopsis cf. ovata*, *Prorocentrum lima* and *Coolia monotis*) developing in the Southern Mediterranean Basin. *Toxins* 8, 1–38.
- Berdalet, E., Fleming, L.E., Gowen, R., Davidson, K., Hess, P., Backer, L.C., Moore, S.K., Hoagland, P., Enevoldsen, H., 2015. Marine harmful algal blooms, human health and wellbeing: challenges and opportunities in the 21st century. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1–31.
- Berdalet, E., Tester, P.A., Chinain, M., Fraga, S., Lemée, R., Litaker, W., Penna, A., Usup, G., Vila, M., Zingone, A., 2017. Harmful algal blooms in benthic systems: Recent progress and future research. *Oceanography* 30, 36–45.
- Berland, B., Grzebyk, D., Thomassin, B.A., 1992. Benthic dinoflagellates from the coral reef lagoon of Mayotte Island (S-W Indian Ocean); identification, toxicity and preliminary ecophysiological study. *Bull. Soc. Pathol. Exot.* 1990 85, 453–456.
- Besada, E.G., Loeblich, L.A., Loeblich III, A.R., 1982. Observations on tropical benthic dinoflagellates from ciguatera endemic areas: *Coolia*, *Gambierdiscus*, and *Ostreopsis*. *Bull. Mar. Sci.* 32, 723–735.
- Bienfang, P., Oben, B., DeFelice, S., Moeller, P., Huncik, K., Oben, P., Toonen, R., Daly-Engel, T., Bowen, B., 2008. Ciguatera: the detection of neurotoxins in carnivorous reef fish from the coast of Cameroon, West Africa. *Afr. J. Mar. Sci.* 30, 533–540.
- Biré, R., Trotureau, S., Lemée, R., Delpont, C., Chabot, B., Aumond, Y., Krys, S., 2013. Occurrence of palytoxins in marine organisms from different trophic levels of the French Mediterranean coast harvested in 2009. *Harmful Algae* 28, 10–22.
- Biré, R., Trotureau, S., Lemée, R., Oregioni, D., Delpont, C., Krys, S., Guérin, T., 2015. Hunt for Palytoxins in a Wide Variety of Marine Organisms Harvested in 2010 on the French Mediterranean Coast. *Mar. Drugs* 13, 5425–5446.
- Blanchard, G.F., 1991. Measurement of meiofauna grazing rates on microphytobenthos: is primary production a limiting factor? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 147, 37–46.
- Bomber, J.W., Guillard, R.R.L., Nelson, W.G., 1988a. Roles of temperature, salinity, and light in seasonality, growth, and toxicity of ciguatera-causing *Gambierdiscus toxicus* Adachi et Fukuyo (Dinophyceae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 115, 53–65.
- Bomber, J.W., Mitchell, L.E., 1985. Ecological studies of benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. Florida Institute of Technology.
- Bomber, J.W., Morton, S.L., Babinchak, J.A., Norris, D.R., Morton, J.G., 1988b. Epiphytic dinoflagellates of drift algae another toxigenic community in the ciguatera food chain. *Bull. Mar. Sci.* 43, 204–214.
- Bomber, J.W., Rubio, M.G., Norris, D.R., 1989. Epiphytism of dinoflagellates associated with the disease ciguatera: substrate specificity and nutrition. *Phycologia* 28, 360–368.
- Botana, L.M., 2014. Seafood and freshwater toxins: pharmacology, physiology, and detection, Third Edition.
- Botana, L.M., Alfonso, A., Botana, A., Vieytes, M.R., Vale, C., Vilariño, N., Louzao, C., 2009. Functional assays for marine toxins as an alternative, high-throughput-screening solution to animal tests. *TrAC Trends Anal. Chem., Applying combinations of chemical analysis and biological effects to environmental and food samples - I* 28, 603–611.
- Bourdeau, P., Bagnis, R., 1989. Risk factors of ciguatera in the French West Indies in Saint-Barthélemy, Saint-Martin and Anguilla. *Rev. Délevage Médecine Vét. Pays Trop.* 42, 393–410.
- Bourdeau, P., Durand-Clement, M., Ammar, M., Fessard, V., 1995. Ecological and toxicological characteristics of benthic dinoflagellates in a ciguateric area (Saint Barthelemy: French West Indies). Lavoisier, Paris (France).
- Bouyesse, P., 1984. The Lesser Antilles island arc; structure and geodynamic evolution. Buju-Duval, B., Moore, J.C., Bergen, J.A.M., Blackinton, G., Claypool, G.E., Washington, pp. 83–103.
- Boydron, R., 2004. Ciguatera et détection : point et perspectives. Université de Nates.
- Buffan-Dubau, E., de Wit, R., Castel, J., 1996. Feeding selectivity of the harpacticoid copepod *Canuella perplexa* in benthic muddy environments demonstrated by HPLC analyses of chlorin and carotenoid pigments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137, 71–82.

Références bibliographiques

- Buitrago, J., Guada, H.J., Doyle, E., 2008. Conservation science in developing countries: an inside perspective on the struggles in sea turtle research and conservation in Venezuela. *Environ. Sci. Policy* 11, 562–578.
- Burkholder, J.M., Glibert, P.M., Skelton, H.M., 2008. Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters. *Harmful Algae, HABs and Eutrophication* 8, 77–93.
- Buskey, E.J., Montagna, P.A., Amos, A.F., Whitledge, T.E., 1997. Disruption of grazer populations as a contributing factor to the initiation of the Texas brown tide algal bloom. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1215–1222.
- Bustillos-Guzmán, J., López-Cortés, D.J., Mathus, M.E., Fernandez, F., 2002. Dynamics of pigment degradation by the copepodite stage of *Pseudodiaptomus euryhalinus* feeding on *Tetraselmis suecica*. *Mar. Biol.* 140, 143–149.
- Butman, B., Aretxabaleta, A.L., Dickhudt, P.J., Dalyander, P.S., Sherwood, C.R., Anderson, D.M., Keafer, B.A., Signell, R.P., 2014. Investigating the importance of sediment resuspension in *Alexandrium fundyense* cyst population dynamics in the Gulf of Maine. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Harmful Algae in the Gulf of Maine: Oceanography, Population Dynamics, and Toxin Transfer in the Food Web* 103, 79–95.
- Byrnes, J.E., Reynolds, P.L., Stachowicz, J.J., 2007. Invasions and Extinctions Reshape Coastal Marine Food Webs. *Plos One* 2, e295.
- Campbell, R.G., Teegarden, G.J., Cembella, A.D., Durbin, E.G., 2005. Zooplankton grazing impacts on *Alexandrium* spp. in the nearshore environment of the Gulf of Maine. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., The ecology and oceanography of toxic blooms in the Gulf of Maine* 52, 2817–2833.
- Cardoso, Chappert, Quenel, 2008. BASAG -Bulletin d'Alerte et de Surveillance des Antilles Guyane.
- Carlson, R.D., 1984. Distribution, periodicity, and culture of benthic epiphytic dinoflagellates in a ciguatera endemic region of the Caribbean. Southern Illinois University.
- Carlson, R.D., Tindall, 1985. Distribution and periodicity of toxic dinoflagellates in the Virgin Islands. Anderson, DM, White, AW, Baden, DG (eds).
- Carnicer, O., García-Altres, M., Andree, K.B., Diogène, J., Fernández-Tejedor, M., 2016. First evidence of *Ostreopsis cf. ovata* in the eastern tropical Pacific Ocean, Ecuadorian coast. *Bot. Mar.* 59, 267–274.
- Carnicer, O., Guallar, C., Andree, K.B., Diogène, J., Fernández-Tejedor, M., 2015. *Ostreopsis cf. ovata* dynamics in the NW Mediterranean Sea in relation to biotic and abiotic factors. *Environ. Res., Non-regulated environmental contaminants in seafood: contributions of the ECsafeSeafood EU project* 143, Part B, 89–99.
- Carrillo, L., Palacios-Hernández, E., Yescas, M., Ramírez-Manguilar, A.M., 2009. Spatial and seasonal patterns of salinity in a large and shallow tropical estuary of the Western Caribbean. *Estuaries Coasts* 32, 906–916.
- Chambouvet, A., Morin, P., Marie, D., Guillou, L., 2008. Control of toxic marine dinoflagellate blooms by serial parasitic killers. *Science* 322, 1254–1257.
- Chang, F.H., Shimizu, Y., Hay, B., Stewart, R., Mackay, G., Tasker, R., 2000. Three recently recorded *Ostreopsis* spp. (Dinophyceae) in New Zealand: Temporal and regional distribution in the upper North Island from 1995 to 1997. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 34, 29–39.
- Chardy, P., Dauvin, J.-C., 1992. Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81, 147–161.
- Chateau-Degat, M.-L., Chinain, M., Cerf, N., Gingras, S., Hubert, B., Dewailly, E., 2005. Seawater temperature, *Gambierdiscus* spp. variability and incidence of ciguatera poisoning in French Polynesia. *Harmful Algae* 4, 1053–1062.
- Chateau-Degat, M.-L., Huin-Blondey, M.-O., Chinain, M., Darius, T., Legrand, A.-M., Nguyen, N.L., Laudon, F., Chansin, R., Dewailly, E., 2007. Prevalence of chronic symptoms of ciguatera disease in French Polynesian adults. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 77, 842–846.

Références bibliographiques

- Chinain, M., Darius, H.T., Ung, A., Cruchet, P., Wang, Z., Ponton, D., Laurent, D., Pauillac, S., 2010. Growth and toxin production in the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus polynesiensis* (Dinophyceae) in culture. *Toxicon Off. J. Int. Soc. Toxinology* 56, 739–750.
- Chinain, M., Gatti, C., Roué, M., Laurent, D., Darius, H.T., 2014. Ciguatera : aspects écologiques, biologiques et toxicologiques. *Rev. Francoph. Lab., Micro-organismes pathogènes de l'eau* (2) 2014, 27–39.
- Chinain, M., Germain, M., Deparis, X., Pauillac, S., Legrand, A.-M., 1999. Seasonal abundance and toxicity of the dinoflagellate *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae), the causative agent of ciguatera in Tahiti, French Polynesia. *Mar. Biol.* 135, 259–267.
- Chollett, I., Müller-Karger, F.E., Heron, S.F., Skirving, W., Mumby, P.J., 2012. Seasonal and spatial heterogeneity of recent sea surface temperature trends in the Caribbean Sea and southeast Gulf of Mexico. *Mar. Pollut. Bull.* 64, 956–965.
- Chomérat, N., 2016. Studies on the benthic genus *Sinophysis* (Dinophysales, Dinophyceae): I. a taxonomic investigation from Martinique Island, including two new species and elucidation of the epithecal plate pattern. *Phycologia* 55, 445–461.
- Chomérat, N., Loir, M., Nézan, E., 2009. *Sinophysis verruculosa* sp. nov. (Dinophysiales, Dinophyceae), a new sand-dwelling dinoflagellate from South Brittany, northwestern France. *Bot. Mar.* 52, 69–79.
- Chong-Seng, K.M., Mannering, T.D., Pratchett, M.S., Bellwood, D.R., Graham, N.A.J., 2012. The influence of coral reef benthic condition on associated fish assemblages. *Plos one* 7.
- Chungue, E., Bagnis, R., Fusetani, N., Hashimoto, Y., 1977. Isolation of two toxins from a parrotfish *Scarus gibbus*. *Toxicon* 15, 89–93.
- Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Dello Iacovo, E., Fattorusso, E., Forino, M., Grauso, L., Tartaglione, L., Guerrini, F., Pezolesi, L., Pistocchi, R., Vanucci, S., 2012. Isolation and structure elucidation of ovatoxin-a, the major toxin produced by *Ostreopsis ovata*. *J. Am. Chem. Soc.* 134, 1869–1875.
- Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Dello Iacovo, E., Fattorusso, E., Forino, M., Grauso, L., Tartaglione, L., Guerrini, F., Pistocchi, R., 2010. Complex palytoxin-like profile of *Ostreopsis ovata*. Identification of four new ovatoxins by high-resolution liquid chromatography/mass spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* RCM 24, 2735–2744.
- Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Fattorusso, E., Forino, M., Magno, G.S., Tartaglione, L., Grillo, C., Melchiorre, N., 2006. The Genoa 2005 outbreak. Determination of putative palytoxin in Mediterranean *Ostreopsis ovata* by a new liquid chromatography tandem mass spectrometry method. *Anal. Chem.* 78, 6153–6159.
- Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Fattorusso, E., Forino, M., Tartaglione, L., Grillo, C., Melchiorre, N., 2008. Putative palytoxin and its new analogue, ovatoxin-a, in *Ostreopsis ovata* collected along the Ligurian coasts during the 2006 toxic outbreak. *J. Am. Soc. Mass Spectrom.* 19, 111–120.
- Ciminiello, P., Dell'Aversano, C., Iacovo, E.D., Fattorusso, E., Forino, M., Tartaglione, L., Benedettini, G., Onorari, M., Serena, F., Battocchi, C., Casabianca, S., Penna, A., 2014. First finding of *Ostreopsis* cf. *ovata* toxins in marine aerosols. *Environ. Sci. Technol.* 48, 3532–3540.
- Claparède, E., Lachmann, J., 1859. Études sur les infusoires et les rhizopodes.
- Cloern, J.E., Schraga, T.S., Lopez, C.B., Knowles, N., Grover Labiosa, R., Dugdale, R., 2005. Climate anomalies generate an exceptional dinoflagellate bloom in San Francisco Bay. *Geophys. Res. Lett.* 32, L14608.
- Coat, S., Monti, D., Legendre, P., Bouchon, C., Massat, F., Lepoint, G., 2011. Organochlorine pollution in tropical rivers (Guadeloupe): Role of ecological factors in food web bioaccumulation. *Environ. Pollut.* 159, 1692–1701.
- Coats, D.W., 1999. Parasitic life styles of marine Ddnoflagellates1. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46, 402–409.
- Cohu, S., Lemée, R., 2012. Vertical distribution of the toxic epibenthic dinoflagellates *Ostreopsis* cf. *ovata*, *Prorocentrum lima* and *Coolia monotis* in the NW Mediterranean Sea. *CBM-Cah. Biol. Mar.* 53, 373–380.

Références bibliographiques

- Cohu, S., Mangialajo, L., Thibaut, T., Blanfuné, A., Marro, S., Lemée, R., 2013. Proliferation of the toxic dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata* in relation to depth, biotic substrate and environmental factors in the North West Mediterranean Sea. *Harmful Algae* 24, 32–44.
- Cohu, S., Thibaut, T., Mangialajo, L., Labat, J.-P., Passafiume, O., Blanfuné, A., Simon, N., Cottalorda, J.-M., Lemée, R., 2011a. Occurrence of the toxic dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata* in relation with environmental factors in Monaco (NW Mediterranean). *Mar. Pollut. Bull.* 62, 2681–2691.
- Cohu, S., Thibaut, T., Mangialajo, L., Labat, J.-P., Passafiume, O., Blanfuné, A., Simon, N., Cottalorda, J.-M., Lemée, R., 2011b. Occurrence of the toxic dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata* in relation with environmental factors in Monaco (NW Mediterranean). *Mar. Pollut. Bull.* 62, 2681–2691.
- Colin, S.P., Dam, H.G., 2003. Effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense* on the copepod *Acartia hudsonica*: a test of the mechanisms that reduce ingestion rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 248, 55–65.
- Colin, S.P., Dam, H.G., 2002. Latitudinal differentiation in the effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium* spp. on the feeding and reproduction of populations of the copepod *Acartia hudsonica*. *Harmful Algae* 1, 113–125.
- Copeland, N.K., Palmer, W.R., Bienfang, P.K., 2014. Ciguatera fish poisoning in Hawai'i and the Pacific. *Hawaii J. Med. Public Health* 73, 24–27.
- Coull, B.C., 1990. Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Trans. Am. Microsc. Soc.* 109, 233–246.
- Curtis, S., Gamble, D.W., 2008. Regional variations of the Caribbean mid-summer drought. *Theor. Appl. Climatol.* 94, 25–34.
- da Costa, R.M. da, Pereira, L.C.C., Fernández, F., 2012. Deterrent effect of *Gymnodinium catenatum* Graham PSP-toxins on grazing performance of marine copepods. *Harmful Algae* 17, 75–82.
- Dale, B., Yentsch, C.M., Hurst, J.W., 1978. Toxicity in resting cysts of the red tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* from deeper water coastal sediments. *Science* 201, 1223–1225.
- Danovaro, R., Scopa, M., Gambi, C., Fraschetti, S., 2007. Trophic importance of subtidal metazoan meiofauna: evidence from in situ exclusion experiments on soft and rocky substrates. *Mar. Biol.* 152, 339–350.
- Daudens, Locatelli-Jouans, 2012. Signalement d'une toxi-infection alimentaire collective à la ciguatera à Sainte-Anne en Martinique, décembre 2012.
- 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 three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* 39, 302–317.
- David, H., Laza-Martínez, A., Miguel, I., Orive, E., 2013. *Ostreopsis* cf. *siamensis* and *Ostreopsis* cf. *ovata* from the Atlantic Iberian Peninsula: Morphological and phylogenetic characterization. *Harmful Algae* 30, 44–55.
- de Sylva, D.P., 1994. Distribution and ecology of ciguatera fish poisoning in Florida, with emphasis on the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.* 54, 944–954.
- de Szechy, M.T.M., Guedes, P.M., Baeta-Neves, M.H., Oliveira, E.N., 2012. Verification of *Sargassum natans* (Linnaeus) Gaillon (Heterokontophyta: Phaeophyceae) from the Sargasso Sea off the coast of Brazil, western Atlantic Ocean. *CheckList* 8, 638–641.
- Delgado, G., Lechuga, C.H., Troccoli, L., Santos, K., 2006. Spatial-temporal variation of four species of toxic epiphytic dinoflagellates of *Prorocentrum* genus in NW of Cuba. *Rev. Cuba. Investig. Pesq.* 24, 5–9.
- Delgado, G., Lechuga-Devéze, C.H., Popowski, G., Troccoli, L., Salinas, C.A., 2005. Epiphytic dinoflagellates associated with ciguatera in the Northwestern coast of Cuba. *Rev. Biol. Trop.* 54, 299–310.
- den Hartog, C., 1970. The sea-grasses of the world. Amsterdam, London: North-Holland Publishing Company. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 56, 141–141.

Références bibliographiques

- Desvillettes, C., Bourdier, G., Breton, J.C., Combrouze, P., 1994. Fatty acids as organic markers for the study of trophic relationships in littoral cladoceran communities of a pond. *J. Plankton Res.* 16, 643–659.
- Dickey, R.W., Plakas, S.M., 2010. Ciguatera: a public health perspective. *Toxicon* 56, 123–136.
- Dodge, J.D., 1975. The Prorocentrales (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 71, 103–125.
- Durando, P., Ansaldi, F., Oreste, Moscatelli, Marensi, Grillo, Gasparini, Icardi, 2007. *Ostreopsis ovata* and human health: epidemiological and clinical features of respiratory syndrome outbreaks from a two-year syndromic surveillance, 2005-06, in North-West Italy. *Eurosurveillance*.
- Ehrenberg, C.G., 1834. Dritter beitrug zur erkenntniss grosser organisation in der richtung des kleinsten raumes, *Abhandlungen der Königlichten Akademie der Wissenschaften zu Berlin*. ed. na, Berlin, Allemagne.
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O., Taylor, F.J.R., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *science* 305, 354–360.
- Faust, M.A., 2009. Ciguatera-causing dinoflagellates in a coral-reef mangrove ecosystem, Belize. *Atoll Res. Bull.* 569, 1–30.
- Faust, M.A., 2000. Dinoflagellate associations in a coral reef-mangrove ecosystem: Pelican and associated cays, Belize. *Atoll Res. Bull.* 473, 133–149.
- Faust, M.A., 1999. Three new *Ostreopsis* species (Dinophyceae): *O. marinus* sp. nov., *O. belizeanus* sp. nov., and *O. caribbeanus* sp. nov. *Phycologia* 38, 92–99.
- Faust, M.A., 1997. Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Belize: *P. norrisianum* sp. nov., *P. tropicalis* sp. nov., and *P. reticulatum* sp. nov.1. *J. Phycol.* 33, 851–858.
- Faust, M.A., 1995. Observation of sand-dwelling toxic dinoflagellates (dinophyceae) from widely differing sites, including two new species. *J. Phycol.* 31, 996–1003.
- Faust, M.A., 1994. Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Carrie Bow Cay, Belize: *P. maculosum* sp. nov., *P. sculptile* sp. nov., and *P. arenarium* sp. nov. *J. Phycol.* 30, 755–
- Faust, M.A., 1993a. *Prorocentrum belizeanum*, *Prorocentrum elegans*, and *Prorocentrum caribbaeum*, three new benthic species (dinophyceae) from a mangrove Island, Twin Cays, Belize1. *J. Phycol.* 29, 100–107.
- Faust, M.A., 1993b. Three new benthic species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) from Twin Cays, Belize: *P. maculosum* sp. nov., *P. foraminosum* sp. nov. and *P. formosum* sp. nov. *Phycologia* 32, 410–418.
- Faust, M.A., 1993c. Surface morphology of the marine dinoflagellate *Sinophysis microcephalus* (dinophyceae) from a mangrove Island. Twin Cays. Belize1. *J. Phycol.* 29, 355–363.
- Faust, M.A., 1992. Observations on the morphology and sexual reproduction of *Coolia monotis* (dinophyceae)1. *J. Phycol.* 28, 94–104.
- Faust, M.A., 1991. Morphology of ciguatera-causing *Prorocentrum lima* (pyrrophyta) from widely differing sites. *J. Phycol.* 27, 642–648.
- Faust, M.A., 1990. Morphologic details of six benthic species of *Prorocentrum* (pyrrophyta) from a mangrove Island, Twin Cays, Belize, including two new species1. *J. Phycol.* 26, 548–558.
- Faust, M.A., Gulledge, R.A., 2002. Identifying harmful marine dinoflagellates. *Contrib. U. S. Natl. Herb.* 42, 1–144.
- Faust, M.A., Morton, S.L., 1995. Morphology and ecology of the marine dinoflagellate *Ostreopsis labens* sp. nov. (dinophyceae)1. *J. Phycol.* 31, 456–463.
- Faust, M.A., Vandersea, M.W., Kibler, S.R., Tester, P.A., Litaker, R.W., 2008. *Prorocentrum levis*, a new benthic species (dinophyceae) from a Mangrove Island, Twin Cays, Belize1. *J. Phycol.* 44, 232–240.
- Fenchel, T., 2001. How dinoflagellates swim. *Protist* 152, 329–338.
- Fensome, R.A., Taylor, F.J.R., Norris, G., Sarjeant, W.A.S., Wharton, D.I., Williams, G.L., 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates., *Micropaleontology Special Publication* 7. ed. Sheridan Press, Pennsylvania, USA.

Références bibliographiques

- Fields, D.M., Runge, J.A., Thompson, C., Shema, S.D., Bjelland, R.M., Durif, C.M.F., Skiftesvik, A.B., Browman, H.I., 2015. Infection of the planktonic copepod *Calanus finmarchicus* by the parasitic dinoflagellate, *Blastodinium* spp: effects on grazing, respiration, fecundity and fecal pellet production. *J. Plankton Res.* 37, 211–220.
- Fork, D., Öquist, G., Powles, S.B., 1981. Photoinhibition in bean: a fluorescence analysis *Phaseolus vulgaris*. Year b. Carnegie Inst. Wash.
- Fraga, S., Penna, A., Bianconi, I., Paz, B., Zapata, M., 2008. *Coolia canariensis* sp. nov. (Dinophyceae) a new nontoxic epiphytic benthic dinoflagellate from the Canary Islands. *J. Phycol.* 44, 1060–1070.
- Fraga, S., Rodríguez, F., 2014. Genus *Gambierdiscus* in the Canary Islands (NE Atlantic Ocean) with description of *Gambierdiscus silvae* sp. nov., a new potentially toxic epiphytic benthic dinoflagellate. *Protist* 165, 839–853.
- Fraga, S., Rodríguez, F., Bravo, I., Zapata, M., Marañón, E., 2012. Review of the main ecological features affecting benthic dinoflagellate blooms. *Cryptogam. Algal.* 33, 171–179.
- Fraga, S., Rodríguez, F., Caillaud, A., Diogène, J., Raho, N., Zapata, M., 2011. *Gambierdiscus excentricus* sp. nov. (Dinophyceae), a benthic toxic dinoflagellate from the Canary Islands (NE Atlantic Ocean). *Harmful Algae* 11, 10–22.
- Fretwell, S.D., 1987. Food Chain Dynamics: The Central Theory of Ecology? *Oikos* 50, 291–301.
- Fretwell, S.D., 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspect. Biol. Med.* 169–185.
- Friedman, M.A., Fernandez, M., Backer, L.C., Dickey, R.W., Bernstein, J., Schrank, K., Kibler, S., Stephan, W., Gribble, M.O., Bienfang, P., Bowen, R.E., Degrasse, S., Flores Quintana, H.A., Loeffler, C.R., Weisman, R., Blythe, D., Berdalet, E., Ayyar, R., Clarkson-Townsend, D., Swajian, K., Benner, R., Brewer, T., Fleming, L.E., 2017. An updated review of ciguatera fish poisoning: clinical, epidemiological, environmental, and public health management. *Mar. Drugs* 15.
- Friedman, M.A., Fleming, L.E., Fernandez, M., Bienfang, P., Schrank, K., Dickey, R., Bottein, M.-Y., Backer, L., Ayyar, R., Weisman, R., Watkins, S., Granade, R., Reich, A., 2008. Ciguatera fish poisoning: treatment, prevention and management. *Mar. Drugs* 6, 456–479.
- Frost, B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*1. *Limnol. Oceanogr.* 17, 805–815.
- Fukuyo, Y., 1981. Taxonomical study on benthic dinoflagellated collected in coral reef. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 967–978.
- Furlan, M., Antonioli, M., Zingone, A., Sardo, A., Blason, C., Pallavicini, A., Umani, S.F., 2013. Molecular identification of *Ostreopsis cf. ovata* in filter feeders and putative predators. *Harmful Algae* 21–22, 20–29.
- Fussy, A., Pommier, P., Lumbroso, C., de Haro, L., 2007. Chelonitoxism: new case reports in French Polynesia and review of the literature. *Toxicon* 49, 827–832.
- Gallitelli, M., Ungaro, N., Addante, L., Procacci, V., Silver, N., Sabbà, C., 2005. Respiratory illness as a reaction to tropical algal blooms occurring in a temperate climate. *JAMA* 293.
- Gamble, D.W., Curtis, S., 2008. Caribbean precipitation: review, model and prospect. *Prog. Phys. Geogr.* 32, 265–276.
- Gamble, D.W., Parnell, D.B., Curtis, S., 2008. Spatial variability of the Caribbean mid-summer drought and relation to North Atlantic high circulation. *Int. J. Climatol.* 28, 343–350.
- García-Altres, M., Tartaglione, L., Dell'Aversano, C., Carnicer, O., Iglesia, P. de la, Forino, M., Diogène, J., Ciminiello, P., 2015. The novel ovatoxin-g and isobaric palytoxin (so far referred to as putative palytoxin) from *Ostreopsis ovata* (NW Mediterranean Sea): structural insights by LC-high resolution MS. *Anal. Bioanal. Chem.* 407, 1191–1204.
- García-Portela, M., Riobó, P., Franco, J.M., Bañuelos, R.M., Rodríguez, F., 2016. Genetic and toxinological characterization of North Atlantic strains of the dinoflagellate *Ostreopsis* and allelopathic interactions with toxic and non-toxic species from the genera *Prorocentrum*, *Coolia* and *Gambierdiscus*. *Harmful Algae* 60, 57–69.

Références bibliographiques

- Gee, J.M., 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.* 96, 243–261.
- GIEC, 2014. Changements climatiques 2014 - Rapport de synthèse.
- Giere, O., 2009. *Meiobenthology: The Microscopic Motile Fauna of Aquatic Sediments*. Springer Science & Business Media.
- Gillepsie, Lewis, R.J., Burke, Holmes, 1895. The significance of the absence of ciguatera toxin in a wild population of *G. toxicus*. *Proceeding Fifth Int. Coral Reef Congr.*
- 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. Occurrence, clinical features, pathophysiology and management. *Med. J. Aust.* 145, 584–590.
- Gingold, D.B., Strickland, M.J., Hess, J.J., 2014. Ciguatera fish poisoning and climate change: analysis of National Poison Center Data in the United States, 2001-2011. *Environ. Health Perspect.* 122, 580–586.
- Gleibs, S., Mebs, D., 1999. Distribution and sequestration of palytoxin in coral reef animals. *Toxicon* 37, 1521–1527.
- Glibert, P., Anderson, D., Gentien, P., Granéli, E., Sellner, K., 2005. The global, complex phenomena of harmful algal blooms. *Oceanography* 18, 136–147.
- Glibert, P.M., Allen, J.I., Bouwman, A.F., Brown, C.W., Flynn, K.J., Lewitus, A.J., Madden, C.J., 2010. Modeling of HABs and eutrophication: Status, advances, challenges. *J. Mar. Syst., GEOHAB Modeling* 83, 262–275.
- Glibert, P.M., Burkholder, J.M., 2006. The complex relationships between increases in fertilization of the Earth, coastal eutrophication and proliferation of harmful algal blooms, in: *Ecology of Harmful Algae, Ecological Studies*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 341–354.
- Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Kana, T.M., 2012. Recent insights about relationships between nutrient availability, forms, and stoichiometry, and the distribution, ecophysiology, and food web effects of pelagic and benthic *Prorocentrum* species. *Harmful Algae, Harmful Algae-The requirement for species-specific information* 14, 231–259.
- Glynn, P.W., 1993. Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12, 1–17.
- Gómez, F., 2012. A checklist and classification of living dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). *CICIMAR Océánides* 27, 65–140.
- Gómez, F., Qiu, D., Lin, S., 2017. The synonymy of the toxic dinoflagellates *Prorocentrum mexicanum* and *P. rathymum* and the description of *P. steidingeriae* sp. nov. (Prorocentrales, Dinophyceae). *J. Eukaryot. Microbiol.* 64, 668–677.
- Gómez, F., Qiu, D., Lopes, R.M., Lin, S., 2015. *Fukuyoa paulensis* gen. et sp. nov., a new genus for the globular species of the dinoflagellate *Gambierdiscus* (Dinophyceae). *PLOS ONE* 10, e0119676.
- Gómez, F., Skovgaard, A., 2015. A parasite of marine rotifers: a new lineage of dinokaryotic dinoflagellates (Dinophyceae). *J. Mar. Biol.*
- Good, S.A., Corlett, G.K., Remedios, J.J., Noyes, E.J., Llewellyn-Jones, D.T., 2007. The global trend in sea surface temperature from 20 Years of advanced very high resolution radiometer data. *J. Clim.* 20, 1255–1264.
- Gower, J., Young, E., King, S., 2013. Satellite images suggest a new *Sargassum* source region in 2011. *Remote Sens. Lett.* 4, 764–773.
- Gowing, M.M., Wishner, K.F., 1992. Feeding ecology of benthopelagic zooplankton on an eastern tropical Pacific seamount. *Mar. Biol.* 112, 451–467.
- Graeve, M., Kattner, G., Hagen, W., 1994. Diet-induced changes in the fatty acid composition of Arctic herbivorous copepods: experimental evidence of trophic markers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 182, 97–110.
- Granéli, E., Turner, J.T. (Eds.), 2008. *Ecology of harmful algae, Ecological studies*. Berlin, Allemagne.
- Granéli, E., Vidyaratna, N.K., Funari, E., Cumaratunga, P.R.T., Scenati, R., 2011. Can increases in temperature stimulate blooms of the toxic benthic dinoflagellate *Ostreopsis ovata*? *Harmful Algae* 10, 165–172.

Références bibliographiques

- Graneli, E., Weberg, M., Salomon, P.S., 2008. Harmful algal blooms of allelopathic microalgal species: the role of eutrophication. *Harmful Algae* 8, 94–102.
- Grodsky, S.A., Johnson, B.K., Carton, J.A., Bryan, F.O., 2015. Interannual Caribbean salinity in satellite data and model simulations. *J. Geophys. Res. Oceans* 120, 1375–1387.
- Grzebyk, D., Berland, B., Thomassin, B.A., Bosi, C., Arnoux, A., 1994. Ecology of ciguateric dinoflagellates in the coral reef complex of Mayotte Island (S.W. Indian Ocean). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 178, 51–66.
- 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.
- Guidi-Guilvard, L.D., Gasparini, S., Lemée, R., 2012. The negative impact of *Ostreopsis cf. ovata* on phytoplankton meiofauna from the coastal NW Mediterranean. *Cryptogam. Algal.* 33, 121–128.
- Guillard, R.R.L., 1975. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates, in: *Culture of Marine Invertebrate Animals*. Springer, Boston, MA, pp. 29–60.
- Guillard, R.R.L., Ryther, J.H., 1962. Studies of marine planktonic diatoms: I. *Cyclotella Nana* Hustedt, and *Detonula Confervacea* (Cleve) Gran. *Can. J. Microbiol.* 8, 229–239.
- Guisande, C., Maneiro, I., Riveiro, I., Barreiro, A., Pazos, Y., 2002. Estimation of copepod trophic niche in the field using amino acids and marker pigments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 239, 147–156.
- Haley, S.T., Juhl, A.R., Keafer, B.A., Anderson, D.M., Dyhrman, S.T., 2011. Detecting copepod grazing on low-concentration populations of *Alexandrium fundyense* using PCR identification of ingested prey. *J. Plankton Res.* 33, 927–936.
- Hallegraeff, G.M., 2010. Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge 1. *J. Phycol.* 46, 220–235.
- Hallegraeff, G.M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32, 79–99.
- Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M., Cembella, A.D., Enevoldsen, H.O., 2003. *Manual on harmful marine microalgae*. Unesco.
- Halstead, B.W., Lively, W.M., 1954. Poisonous fishes and ichthyosarcotoxism; their relationship to the armed forces. *U. S. Armed Forces Med. J.* 5, 157–175.
- Hamer, J.P., Lucas, I. a. N., McColln, T.A., 2001. Harmful dinoflagellate resting cysts in ships' ballast tank sediments: potential for introduction into English and Welsh waters. *Phycologia* 40, 246–255.
- Hasle, G.R., Syvertsen, E.E., Steidinger, K.A., Tangen, K., Tomas, C.R., 1996. *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Elsevier.
- Hégaret, H., Wikfors, G.H., Shumway, S.E., 2007. Diverse feeding responses of five species of bivalve mollusc when exposed to three species of harmful algae. *J. Shellfish Res.* 26, 549–559.
- Heimann, K., Capper, A., Sparrow, L., 2001. Ocean surface warming: impact on toxic benthic dinoflagellates causing ciguatera, in: *ELS*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Hellweger, F.L., Gordon, A.L., 2002. Tracing Amazon River water into the Caribbean Sea. *J. Mar. Res.* 60, 537–549.
- Heredia-Tapia, A., Arredondo-Vega, B.O., Nuñez-Vázquez, E.J., Yasumoto, T., Yasuda, M., Ochoa, J.L., 2002. Isolation of *Prorocentrum lima* (Syn. *Exuviaella lima*) and diarrhetic shellfish poisoning (DSP) risk assessment in the Gulf of California, Mexico. *Toxicon* 40, 1121–1127.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollinger, U., Zohary, T., 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 35, 403–424.
- Hoegh-Guldberg, O., 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshw. Res.* 50, 839–866.
- Holmes, M.J., Lewis, R.J., Jones, A., Hoy, A.W.W., 1995. Cooliatoxin, the first toxin from *Coolia monotis* (dinophyceae). *Nat. Toxins* 3, 355–362.
- Holmes, M.J., Teo, S.L.M., 2002. Toxic marine dinoflagellates in Singapore waters that cause seafood poisonings. *Clin. Exp. Pharmacol. Physiol.* 29, 829–836.

Références bibliographiques

- Hoppenrath, M., 2000a. Morphology and taxonomy of *Sinophysis* (dinophyceae, dinophysiales) including two new marine sand-dwelling species from the north german wadden sea. *Eur. J. Phycol.* 35, 153–162.
- Hoppenrath, M., 2000b. A new marine sand-dwelling *Prorocentrum* species, *P. clipeus* sp. nov. (Dinophyceae, Prorocentrales) from Helgoland, German Bight, North Sea. *Eur. J. Protistol.* 36, 29–33.
- Hoppenrath, M., Chomérat, N., Horiguchi, T., Schweikert, M., Nagahama, Y., Murray, S., 2013. Taxonomy and phylogeny of the benthic *Prorocentrum* species (Dinophyceae)—A proposal and review. *Harmful Algae* 27, 1–28.
- Hoppenrath, M., Murray, S.A., Chomérat, N., Horiguchi, T., 2014. Marine benthic dinoflagellates—unveiling their worldwide biodiversity, *Kleine Senckenberg-Reihe*, Band 54. ed. Murray S. A., Horiguchi T., Hoppenrath M., Chomérat N.
- Huffard, C.L., Thun, S. von, Sherman, A.D., Sealey, K., Smith, K.L., 2014. Pelagic *Sargassum* community change over a 40-year period: temporal and spatial variability. *Mar. Biol.* 161, 2735–2751.
- Hulburt, E.M., 1957. The taxonomy of unarmored dinophyceae of shallow embayments on cape cod, massachusetts. *Biol. Bull.* 112, 196–219.
- Humber, F., Godley, B.J., Broderick, A.C., 2014. So excellent a fishe: a global overview of legal marine turtle fisheries. *Divers. Distrib.* 20, 579–590.
- Hurbungs, M.D., Jayabalan, N., Chineah, V., 2001. Seasonal distribution of potential toxic benthic dinoflagellates in the lagoon of Trou Aux Biches, Mauritius. Presented at the Proceedings of the Fifth Annual Meeting of Agricultural Scientists, Food and Agricultural Research, Lalouette, J.A., Bachraz, D.Y., Mauritius, pp. 211–217.
- Irigoien, X., Meyer, B., Harris, R., Harbour, D., 2004. Using HPLC pigment analysis to investigate phytoplankton taxonomy: the importance of knowing your species. *Helgol. Mar. Res.* 58, 77–82.
- Ismael, A.A., 2014. First record of *Coolia monotis* Meunier along Alexandria coast - Egypt. *Egypt. J. Aquat. Res.* 40, 19–25.
- Jauzein, C., Couet, D., Blasco, T., Lemée, R., 2017. Uptake of dissolved inorganic and organic nitrogen by the benthic toxic dinoflagellate *Ostreopsis* cf. *ovata*. *Harmful Algae* 65, 9–18.
- Jauzein, C., Fricke, A., Mangialajo, L., Lemée, R., 2016. Sampling of *Ostreopsis* cf. *ovata* using artificial substrates: Optimization of methods for the monitoring of benthic harmful algal blooms. *Mar. Pollut. Bull.* 107, 300–304.
- Johnson, R., Jong, E.C., 1983. Ciguatera: Caribbean and Indo-Pacific fish poisoning. *West. J. Med.* 138, 872–874.
- Johnson, S.C., Scheibling, R.E., 1987. Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 209–227.
- Karafas, S., York, R., Tomas, C., 2015. Morphological and genetic analysis of the *Coolia monotis* species complex with the introduction of two new species, *Coolia santacroce* sp. nov. and *Coolia palmyrensis* sp. nov. (Dinophyceae). *Harmful Algae* 46, 18–33.
- Kelly, A.M., Kohler, C.C., Tindall, D.R., 1992. Are crustaceans linked to the ciguatera food chain? *Environ. Biol. Fishes* 33, 275–286.
- Kerbrat, A.-S., 2010. Rôle des cyanobactéries dans le développement des zones ciguatérigènes en lien avec les impacts anthropiques, pour une meilleure gestion du risque ciguatérique (Theses). Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- Kibler, S.R., Davenport, E.D., Tester, P.A., Hardison, D.R., Holland, W.C., Litaker, R.W., 2017. *Gambierdiscus* and *Fukuyoa* species in the greater Caribbean: regional growth projections for ciguatera-associated dinoflagellates. *Ecol. Model.* 360, 204–218.
- Kibler, S.R., Litaker, R.W., Holland, W.C., Vandersea, M.W., Tester, P.A., 2012. Growth of eight *Gambierdiscus* (Dinophyceae) species: Effects of temperature, salinity and irradiance. *Harmful Algae* 19, 1–14.

Références bibliographiques

- Kibler, S.R., Tester, P.A., Kunkel, K.E., Moore, S.K., Litaker, R.W., 2015. Effects of ocean warming on growth and distribution of dinoflagellates associated with ciguatera fish poisoning in the Caribbean. *Ecol. Model.* 316, 194–210.
- Klein Breteler, W.C.M., Schogt, N., Baas, M., Schouten, S., Kraay, G.W., 1999. Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids. *Mar. Biol.* 135, 191–198.
- Klein Breteler, W.C.M., Schogt, N., Gonzalez, S.R., 1990. On the role of food quality in grazing and development of life stages, and genetic change of body size during cultivation of pelagic copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 135, 177–189.
- Kleppel, G.S., Frazel, D., Pieper, R.E., Holliday, D.V., 1988. Natural diets of zooplankton off Southern California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 231–241.
- Kobayashi, J., 2008. Amphidinolides and its related macrolides from marine dinoflagellates. *J. Antibiot. (Tokyo)* 61, 271–284.
- Kohli, G.S., Farrell, H., Murray, S.A., 2015. Climate change and marine freshwater toxins, in: *Gambierdiscus*, the Cause of Ciguatera Fish Poisoning: An Increased Human Health Threat Influence by Climate Change. Botana L. M., Lozao C., Murray S. A.
- Koski, M., Breteler, W.K., Schogt, N., 1998. Effect of food quality on rate of growth and development of the pelagic copepod *Pseudocalanus elongatus* (Copepoda, Calanoida). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 170, 169–187.
- Kretzschmar, A.L., Verma, A., Harwood, T., Hoppenrath, M., Murray, S., 2017. Characterization of *Gambierdiscus lapillus* sp. nov. (Gonyaulacales, Dinophyceae): a new toxic dinoflagellate from the Great Barrier Reef (Australia). *J. Phycol.* 53, 283–297.
- Kumagai, M., Yanagi, T., Murata, M., Yasumoto, T., Kat, M., Lassus, P., Rodriguez-Vazquez, J.A., 1986. Okadaic acid as the causative toxin of diarrhetic shellfish poisoning in Europe. *Agric. Biol. Chem.* 50, 2853–2857.
- Labrousse, H., Matile, L., 1996. Toxicological biotest on diptera larvae to detect ciguatoxins and various other toxic substances. *Toxicon* 34, 881–891.
- Lagueux, C.J., Campbell, C.L., Strindberg, S., 2014. Artisanal green turtle, *Chelonia mydas*, fishery of Caribbean Nicaragua: I. Catch rates and trends, 1991–2011. *Plos one* 9.
- Landsberg, J.H., Van Dolah, F.M., Doucette, G.J., 2005. Marine and estuarine harmful algal blooms: impacts on human and animal health, in: *Oceans and Health: Pathogens in the Marine Environment*. Belkin and Colwell, pp. 165–215.
- Lasley-Rasher, R.S., Nagel, K., Angra, A., Yen, J., 2016. Intoxicated copepods: ingesting toxic phytoplankton leads to risky behaviour. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283.
- Laza-Martínez, A., David, H., Riobó, P., Miguel, I., Orive, E., 2016. Characterization of a strain of *Fukuyoa paulensis* (Dinophyceae) from the Western Mediterranean Sea. *J. Eukaryot. Microbiol.* 63, 481–497.
- Le Bescot, N., Mahé, F., Audic, S., Dimier, C., Garet, M.-J., Poulain, J., Wincker, P., de Vargas, C., Siano, R., 2016. Global patterns of pelagic dinoflagellate diversity across protist size classes unveiled by metabarcoding. *Environ. Microbiol.* 18, 609–626.
- Leander, B.S., Hoppenrath, M., 2008. Ultrastructure of a novel tube-forming, intracellular parasite of dinoflagellates: *Parvilucifera prorocentri* sp. nov. (Alveolata, Myzozoa). *Eur. J. Protistol.* 44, 55–70.
- Ledreux, A., Brand, H., Chinain, M., Bottein, M.-Y.D., Ramsdell, J.S., 2014. Dynamics of ciguatoxins from *Gambierdiscus polynesiensis* in the benthic herbivore *Mugil cephalus*: trophic transfer implications. *Harmful Algae* 39, 165–174.
- Lee, J.-S., Tangen, K., Dahl, E., Hovgaard, P., Yasumoto, T., 1988. Diarrhetic shellfish toxins In Norwegian Mussels. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54, 1953–1957.
- Lee, T.C.-H., Fong, F.L.-Y., Ho, K.-C., Lee, F.W.-F., 2016. The mechanism of diarrhetic shellfish poisoning toxin production in *Prorocentrum* spp.: physiological and molecular perspectives. *Toxins* 8, 272.

Références bibliographiques

- Legrand, A.-M., Lotte, C., Bagnis, R., 1985. Effets respiratoires et cardio-vasculaires de la ciguatoxine chez le chat. Action antagoniste de l'hexamethonium, l'atropine, le propranolol, la phentolamine, la yohimbine, la prazocine, le verapamil, le calcium et la lidocaïne. Presented at the Proceeding of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti, pp. 463-466.
- Legrand, C., Rengefors, K., Fistarol, G.O., Granéli, E., 2003. Allelopathy in phytoplankton - biochemical, ecological and evolutionary aspects. *Phycologia* 42, 406-419.
- Lehane, L., Lewis, R.J., 2000. Ciguatera: recent advances but the risk remains. *Int. J. Food Microbiol.* 61, 91-125.
- Lenoir, S., Ten-Hage, L., Turquet, J., Quod, J.-P., Bernard, C., Hennion, M.-C., 2004a. First evidence of palytoxin analogues from an *Ostreopsis mascarenensis* (dinophyceae) benthic bloom in Southwestern Indian Ocean. *J. Phycol.* 40, 1042-1051.
- Lenoir, S., Ten-Hage, L., Turquet, J., Quod, J.-P., Bernard, C., Hennion, M.-C., 2004b. First evidence of palytoxin analogues from an *Ostreopsis mascarenensis* (Dinophyceae) benthic bloom in southwestern Indian Ocean. *J. Phycol.* 40, 1042-1051.
- Lewis, N.D., 1986. Disease and development: ciguatera fish poisoning. *Soc. Sci. Med.* 1982 23, 983-993.
- Lewis, N.D., 1983. Ciguatera - Implications for nutrition and marine resource development in the Pacific Islands. *J. Société Océan.* 39, 89-104.
- Lewis, R.J., 2001. The changing face of ciguatera. *Toxicon* 39, 97-106.
- Lewis, R.J., 2000. Ciguatera management. *SPC Live Reef Fish Inf. Bull.* 11-13.
- Lewis, R.J., Endean, R., 1984. Ciguatoxin from the flesh and viscera of the barracuda, *Sphyrna jello*. *Toxicon* 22, 805-810.
- Lewis, R.J., Holmes, M.J., 1993. Origin and transfer of toxins involved in ciguatera. *Comp. Biochem. Physiol. C Pharmacol. Toxicol. Endocrinol.* 106, 615-628.
- Litaker, R.W., Holland, W.C., Hardison, D.R., Pisapia, F., Hess, P., Kibler, S.R., Tester, P.A., 2017. Ciguatoxicity of *Gambierdiscus* and *Fukuyoa* species from the Caribbean and Gulf of Mexico. *Plos One* 12.
- Litaker, R.W., Vandersea, M.W., Faust, M.A., Kibler, S.R., Chinain, M., Holmes, M.J., Holland, W.C., Tester, P.A., 2009. Taxonomy of *Gambierdiscus* including four new species, *Gambierdiscus caribaeus*, *Gambierdiscus carolinianus*, *Gambierdiscus carpenteri* and *Gambierdiscus ruetzleri* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Phycologia* 48, 344-390.
- Litaker, R.W., Vandersea, M.W., Faust, M.A., Kibler, S.R., Nau, A.W., Holland, W.C., Chinain, M., Holmes, M.J., Tester, P.A., 2010. Global distribution of ciguatera causing dinoflagellates in the genus *Gambierdiscus*. *Toxicon Off. J. Int. Soc. Toxinology* 56, 711-730.
- Llewellyn, L.E., 2010. Revisiting the association between sea surface temperature and the epidemiology of fish poisoning in the South Pacific: reassessing the link between ciguatera and climate change. *Toxicon, Ciguatera and related biotoxins workshop* 56, 691-697.
- Lobel, P.S., Anderson, D.M., Durand-Clement, M., 1988. Assessment of ciguatera dinoflagellate populations: sample variability and algal substrate selection. *Biol. Bull.* 175, 94-101.
- Loeffler, C., Richlen, M., Brandt, M., Smith, T., 2015. Effects of grazing, nutrients, and depth on the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus* in the US Virgin Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 531, 91-104.
- Lonin, S.A., Hernández, J.L., Palacios, D.M., 2010. Atmospheric events disrupting coastal upwelling in the southwestern Caribbean. *J. Geophys. Res. Oceans* 115, C06030.
- López-Rosales, L., Gallardo-Rodríguez, J.J., Sánchez-Mirón, A., Cerón-García, M. del C., Belarbi, E.H., García-Camacho, F., Molina-Grima, E., 2014. Simultaneous effect of temperature and irradiance on growth and okadaic acid production from the marine dinoflagellate *Prorocentrum belizeanum*. *Toxins* 6, 229-253.
- Luo, Z., Zhang, H., Krock, B., Lu, S., Yang, W., Gu, H., 2017. Morphology, molecular phylogeny and okadaic acid production of epibenthic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species from the northern South China Sea. *Algal Res.* 22, 14-30.

Références bibliographiques

- Mabrouk, L., Hamza, A., Brahim, M.B., Bradai, M.-N., 2011. Temporal and depth distribution of microepiphytes on *Posidonia oceanica* (L.) Delile leaves in a meadow off Tunisia. *Mar. Ecol.* 32, 148–161.
- Mancera-Pineda, J.E., Montalvo-Talaigua, M., Gavio, B., 2014. Potentially toxic dinoflagellates associated to drift in San Andres Island, International Biosphere Reservation - Seaflower. *Caldasia* 36, 139–156.
- Mangialajo, L., Bertolotto, R., Cattaneo-Vietti, R., Chiantore, M., Grillo, C., Lemee, R., Melchiorre, N., Moretto, P., Povero, P., Ruggieri, N., 2008. The toxic benthic dinoflagellate *Ostreopsis ovata*: quantification of proliferation along the coastline of Genoa, Italy. *Mar. Pollut. Bull.* 56, 1209–1214.
- Mangialajo, L., Fricke, A., Perez-Gutierrez, G., Catania, D., Jauzein, C., Lemee, R., 2017. Benthic Dinoflagellate Integrator (BEDI): A new method for the quantification of benthic harmful algal blooms. *Harmful Algae* 64, 1–10.
- Mangialajo, L., Ganzin, N., Accoroni, S., Asnaghi, V., Blanfuné, A., Cabrini, M., Cattaneo-Vietti, R., Chavanon, F., Chiantore, M., Coahu, S., Costa, E., Fornasaro, D., Gossel, H., Marco-Miralles, F., Masó, M., Reñé, A., Rossi, A.M., Sala, M.M., Thibaut, T., Totti, C., Vila, M., Lemée, R., 2011. Trends in *Ostreopsis* proliferation along the Northern Mediterranean coasts. *Toxicon, Palytoxin-group toxins* 57, 408–420.
- Maranda, L., Shimizu, Y., 1996. *Amphidinium operculatum* var. nov. *Gibbosum* (dinophyceae), a Free-Swimming Marine Species Producing Cytotoxic Metabolites 1. *J. Phycol.* 32, 873–879.
- Maréchal, J.-P., Hellio, C., Hu, C., 2017. A simple, fast, and reliable method to predict *Sargassum* washing ashore in the Lesser Antilles. *Remote Sens. Appl. Soc. Environ.* 5, 54–63.
- Mariani, S., Alcoverro, T., 1999. A multiple-choice feeding-preference experiment utilising seagrasses with a natural population of herbivorous fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189, 295–299.
- Martinez-Cruz, Okolodkov, Y.B., aguilar-Trujillo, C., Herrera-silveira, J.A., 2015. Epiphytic dinoflagellates on the seagrass *Thalassia testudinum* at Dzilam, southeastern Gulf of Mexico. *Cymbella* 2–9.
- Masó, M., Garcés, E., 2006. Harmful microalgae blooms (HAB); problematic and conditions that induce them. *Mar. Pollut. Bull., The Oceans and Human Health* 53, 620–630.
- Masó, M., Garcés, E., Pagès, F., Camp, J., 2003. Drifting plastic debris as a potential vector for dispersing harmful algal bloom (HAB) species. *Sci. Mar.* 67, 107–111.
- Masojídek, J., Torzillo, G., Koblížek, M., 2013. Photosynthesis in Microalgae, in: Emeritus, A.R.P.D., Ph.D, Q.H. (Eds.), *Handbook of Microalgal Culture*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 21–36.
- Meunier, A., 1919. *Microplancton de la mer Flammande. III Les Péridiniens*. Musée royal d’histoire naturelle de Belgique., Belgique.
- Meyer, K.A., O’Neil, J.M., Hitchcock, G.L., Heil, C.A., 2014. Microbial production along the West Florida Shelf: responses of bacteria and viruses to the presence and phase of *Karenia brevis* blooms. *Harmful Algae, Nutrient dynamics of Karenia brevis red tide blooms in the eastern Gulf of Mexico* 38, 110–118.
- Minnhagen, S., Carvalho, W.F., Salomon, P.S., Janson, S., 2008. Chloroplast DNA content in *Dinophysis* (Dinophyceae) from different cell cycle stages is consistent with kleptoplasty. *Environ. Microbiol.* 10, 2411–2417.
- Miraglia, M., Marvin, H.J.P., Kleter, G.A., Battilani, P., Brera, C., Coni, E., Cubadda, F., Croci, L., De Santis, B., Dekkers, S., Filippi, L., Hutjes, R.W.A., Noordam, M.Y., Pisante, M., Piva, G., Prandini, A., Toti, L., van den Born, G.J., Vespermann, A., 2009. Climate change and food safety: an emerging issue with special focus on Europe. *Food Chem. Toxicol. Int. J. Publ. Br. Ind. Biol. Res. Assoc.* 47, 1009–1021.
- Mohamed, Z.A., AlShehri, A.M., 2011. Occurrence and germination of dinoflagellate cysts in surface sediments from the Red Sea off the coasts of Saudi Arabia. *Oceanologia* 53, 121–136.

- Mohammad-Noor, N., Daugbjerg, N., Moestrup, Ø., Anton, A., 2004. Marine epibenthic dinoflagellates from Malaysia—a study of live cultures and preserved samples based on light and scanning electron microscopy. *Nord. J. Bot.* 24, 629–690.
- Montagna, P.A., 1995. Rates of metazoan meiofaunal microbivory: a review. *Vie Milieu* 45, 1–9.
- Monti, M., Minocci, M., Beran, A., Iveša, L., 2007. First record of *Ostreopsis* cf. *ovata* on macroalgae in the Northern Adriatic Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 54, 598–601.
- Moore, S.K., Trainer, V.L., Mantua, N.J., Parker, M.S., Laws, E.A., Backer, L.C., Fleming, L.E., 2008. Impacts of climate variability and future climate change on harmful algal blooms and human health. *Environ. Health* 7, S4.
- Moreno Díaz de la Espina, S., Alverca, E., Cuadrado, A., Franca, S., 2005. Organization of the genome and gene expression in a nuclear environment lacking histones and nucleosomes: the amazing dinoflagellates. *Eur. J. Cell Biol.* 84, 137–149.
- Morton, S.L., Faust, M.A., 1997. Survey of toxic epiphytic dinoflagellates from the Belizean barrier reef ecosystem. *Bull. Mar. Sci.* 61, 899–906.
- Morton, S.L., Faust, M.A., Fairey, E.A., Moeller, P.D.R., 2002. Morphology and toxicology of *Prorocentrum arabianum* sp. nov., (Dinophyceae) a toxic planktonic dinoflagellate from the Gulf of Oman, Arabian Sea. *Harmful Algae* 1, 393–400.
- Morton, S.L., Moeller, P.D., Young, K., 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., Norris, D.R., Bomber, J.W., 1992a. Effect of temperature, salinity and light intensity on the growth and seasonality of toxic dinoflagellates associated with ciguatera. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157, 79–90.
- Morton, S.L., Norris, D.R., Bomber, J.W., 1992b. Effect of temperature, salinity and light intensity on the growth and seasonality of toxic dinoflagellates associated with ciguatera. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157, 79–90.
- Munir, S., Burhan, Z., Naz, T., Siddiqui, P.J.A., Morton, S.L., 2013. Morphotaxonomy and seasonal distribution of planktonic and benthic Prorocentrales in Karachi waters, Pakistan Northern Arabian Sea. *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 31, 267–281.
- Murray, S., Nagahama, Y., Fukuyo, Y., 2007. Phylogenetic study of benthic, spine-bearing prorocentroids, including *Prorocentrum fukuyoi* sp. nov. *Phycol. Res.* 55, 91–102.
- Murray, S.A., Garby, T., Hoppenrath, M., Neilan, B.A., 2012. Genetic diversity, morphological uniformity and polyketide production in dinoflagellates (*Amphidinium*, Dinoflagellata). *PLoS ONE* 7.
- Nagasaki, K., 2008. Dinoflagellates, diatoms, and their viruses. *J. Microbiol.* 46, 235–243.
- Nakahara, H., Sakami, T., Chinain, M., Ishida, Y., 1996. The role of macroalgae in epiphytism of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). *Phycol. Res.* 44, 113–117.
- Nakajima, Oshima, Yasumoto, 1981. Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*
- Nascimento, S.M., Purdie, D.A., Morris, S., 2005. Morphology, toxin composition and pigment content of *Prorocentrum lima* strains isolated from a coastal lagoon in Southern UK. *Toxicon* 45, 633–649.
- Nascimento, S.M., Salgueiro, F., Menezes, M., Oliveira, F. de A., Magalhães, V.C.P., De Paula, J.C., Morris, S., 2016. *Prorocentrum lima* from the South Atlantic: Morphological, molecular and toxicological characterization. *Harmful Algae* 57, Part A, 39–48.
- Nejstgaard, J.C., Frischer, M.E., Raule, C.L., Gruebel, R., Kohlberg, K.E., Verity, P.G., 2003. Molecular detection of algal prey in copepod guts and fecal pellets. *Limnol. Oceanogr. Methods* 1, 29–38.
- Nejstgaard, J.C., Frischer, M.E., Simonelli, P., Troedsson, C., Brakel, M., Adiyaman, F., Sazhin, A.F., Artigas, L.F., 2008. Quantitative PCR to estimate copepod feeding. *Mar. Biol.* 153, 565–577.
- Nicholson, G.M., Lewis, R.J., 2006. Ciguatoxins: Cyclic Polyether Modulators of Voltage-gated Ion Channel Function. *Mar. Drugs* 4, 82–118.

- Nie, D., Wang, C., 1944. Dinoflagellata of the Hainan region, VIII. On *Sinophysis microcephalus*, a new genus and species of Dinophysidae. *Sinensia* 145-151.
- Nishimura, T., Sato, S., Tawong, W., Sakanari, H., Uehara, K., Shah, M.M.R., Suda, S., Yasumoto, T., Taira, Y., Yamaguchi, H., others, 2013. Genetic diversity and distribution of the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus* spp.(Dinophyceae) in coastal areas of Japan. *PloS One* 8, e60882.
- Norris, Bomber, J.W., Balech, E., 1985a. Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. 1. *Ostreopsis heptagona* sp. nov. Anderson, DM, White, AW, Baden, DG (eds).
- Norris, Bomber, J.W., Balech, E., 1985b. Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida Keys. 1. *Ostreopsis heptagona* sp. nov. Anderson, DM, White, AW, Baden, DG (eds).
- Oechsler-Christensen, B., Jónasdóttir, S.H., Henriksen, P., Hansen, P.J., 2012. Use of phytoplankton pigments in estimating food selection of three marine copepods. *J. Plankton Res.* 34, 161-172.
- Okamoto, N., Keeling, P.J., 2014. A comparative overview of the flagellar apparatus of dinoflagellate, *Perkinsids* and *Colpodellids*. *Microorganisms* 2, 73-91.
- Okolodkov, Y.B., Campos Bautista, G., Gárate-Lizárraga, I., González-González, J.A.G., Hoppenrath, M., Arenas, V., 2007. Seasonal changes of benthic and epiphytic dinoflagellates in the Veracruz reef zone, Gulf of Mexico. *Aquat. Microb. Ecol.* 47, 223-237.
- Okolodkov, Y.B., Del Carmen Merino-Virgilio, F., Aké-Castillo, J.A., Aguilar-Trujillo, A.C., Espinosa-Matías, S., Herrera-silveira, A., 2014. Seasonal changes in epiphytic dinoflagellate assemblages near the northern coast of the Yucatan Peninsula, Gulf of Mexico. *Acta Bot. Mex.* 107, 121-151.
- Okolodkov, Y.B., Gárate-Lizárraga, I., 2006. An annotated checklist of dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. *Acta Botánica Mex.* 1-154.
- Olsen, D.A., Nellis, D.W., Wood, R.S., 1983. Ciguatera in the eastern Caribbean (fish poisoning)., in: *FAO Fisheries Reports (FAO)*. No. 278(Suppl.). Presented at the Western Central Atlantic Fishery Commission. Working Party on Assessment of Marine Fishery Resources. Sess. 3. Kingston (Jamaica). 17 May 1982.
- Onuma, Y., Satake, M., Ukena, T., Roux, J., Chanteau, S., Rasolofonirina, N., Ratsimaloto, M., Naoki, H., Yasumoto, T., 1999. Identification of putative palytoxin as the cause of clupectoxism. *Toxicon* 37, 55-65.
- Osario-Tafall, B.F., 1942. Notas sobre algunos dinoflagelados planctonicos marinos de México, con descripción de nuevas especies. *An. Esc. Nac. Cienc. Biológicas* 435-447.
- Paffenhöfer, G.-A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.* 11, 286-298.
- Pagliara, P., Caroppo, C., 2012. Toxicity assessment of *Amphidinium carterae*, *Coolia* cf. *monotis* and *Ostreopsis* cf. *ovata* (Dinophyta) isolated from the northern Ionian Sea (Mediterranean Sea). *Toxicon* 60, 1203-1214.
- Pan, Y., Cembella, A.D., Quilliam, M.A., 1999. Cell cycle and toxin production in the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*. *Mar. Biol.* 134, 541-549.
- Pandolfini, E., Thys, I., Leporcq, B., Descy, J.-P., 2000. Grazing experiments with two freshwater zooplankters: fate of chlorophyll and carotenoid pigments. *J. Plankton Res.* 22, 305-319.
- Park, M.G., Yih, W., Coats, D.W., 2004. Parasites and phytoplankton, with special emphasis on dinoflagellate Infections I. *J. Eukaryot. Microbiol.* 51, 145-155.
- Parsons, M.L., Aligizaki, K., Bottein, M.-Y.D., Fraga, S., Morton, S.L., Penna, A., Rhodes, L., 2012. *Gambierdiscus* and *Ostreopsis*: Reassessment of the state of knowledge of their taxonomy, geography, ecophysiology, and toxicology. *Harmful Algae* 14, 107-129.
- Parsons, M.L., Brandt, A.L., Ellsworth, A., Leynse, A.K., Rains, L.K., Anderson, D.M., 2017. Assessing the use of artificial substrates to monitor *Gambierdiscus* populations in the Florida Keys. *Harmful Algae* 68, 52-66.
- Parsons, M.L., Preskitt, L.B., 2007. A survey of epiphytic dinoflagellates from the coastal waters of the island of Hawai'i. *Harmful Algae* 6, 658-669.

Références bibliographiques

- Parsons, M.L., Settlemyer, C.J., Ballauer, J.M., 2011. An examination of the epiphytic nature of *Gambierdiscus toxicus*, a dinoflagellate involved in ciguatera fish poisoning. *Harmful Algae* 10, 598–605.
- Pascal, P.-Y., Dupuy, C., Richard, P., Mallet, C., Telet, E.A. du C., Niquilb, N., 2009. Seasonal variation in consumption of benthic bacteria by meio- and macrofauna in an intertidal mudflat. *Limnol. Oceanogr.* 54, 1048–1059.
- Paul, G.K., Matsumori, N., Konoki, K., Murata, M., Tachibana, K., 1997. Chemical structures of amphidinols 5 and 6 isolated from marine dinoflagellate *Amphidinium klebsii* and their cholesterol-dependent membrane disruption. *J. Mar. Biotechnol.* 5, 124–128.
- Paul, J.H., Houchin, L., Griffin, D., Slifko, T., Guo, M., Richardson, B., Steidinger, K., 2002. A filterable lytic agent obtained from a red tide bloom that caused lysis of *Karenia brevis* (*Gymnodinium breve*) cultures. *Aquat. Microb. Ecol.* 27, 21–27.
- Paulmier, G., 1992. Catalogue illustré des microphytes planctoniques et benthiques des côtes normandes.
- Pavlin, B.I., Musto, J., Pretrick, M., Sarofalpij, J., Sappa, P., Shapucy, S., Kool, J., 2015. Mass poisoning after consumption of a hawksbill turtle, Federated States of Micronesia, 2010. *West. Pac. Surveill. Response J. WPSAR* 6, 25–32.
- Pearn, J., 2001. Neurology of ciguatera. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry* 70, 4–8.
- Pearse, V.B., Muscatine, L., 1971. Role of symbiotic algae (zooxanthellae) in coral calcification. *Biol. Bull.* 141, 350–363.
- Penna, A., Vila, M., Fraga, S., Giacobbe, M.G., Andreoni, F., Riobó, P., Vernesi, C., 2005. Characterization of *Ostreopsis* and *Coolia* (Dinophyceae) isolates in the western Mediterranean Sea based on morphology, toxicity and internal transcribed spacer 5.8s rDNA sequence. *J. Phycol.* 41, 212–225.
- Pérez-Arellano, J.-L., Luzardo, O.P., Brito, A.P., Cabrera, M.H., Zumbado, M., Carranza, C., Angel-Moreno, A., Dickey, R.W., Boada, L.D., 2005. Ciguatera fish poisoning, Canary Islands. *Emerg. Infect. Dis.* 11, 1981–1982.
- Petit-Sinturel, M., 2015. Les toxi-infections alimentaires collectives.
- Pezzolesi, L., Guerrini, F., Ciminiello, P., Dell’Aversano, C., Dello Iacovo, E., Fattorusso, E., Forino, M., Tartaglione, L., Pistocchi, R., 2012. Influence of temperature and salinity on *Ostreopsis cf. ovata* growth and evaluation of toxin content through HR LC-MS and biological assays. *Water Res.* 46, 82–92.
- Pezzolesi, L., Pistocchi, R., Fratangeli, F., Dell’Aversano, C., Dello Iacovo, E., Tartaglione, L., 2014. Growth dynamics in relation to the production of the main cellular components in the toxic dinoflagellate *Ostreopsis cf. ovata*. *Harmful Algae* 36, 1–10.
- Pisapia, F., Holland, W.C., Hardison, D.R., Litaker, R.W., Fraga, S., Nishimura, T., Adachi, M., Nguyen-Ngoc, L., Séchet, V., Amzil, Z., Herrenknecht, C., Hess, P., 2017. Toxicity screening of 13 *Gambierdiscus* strains using neuro-2a and erythrocyte lysis bioassays. *Harmful Algae* 63, 173–183.
- Pistocchi, R., Pezzolesi, L., Guerrini, F., Vanucci, S., Dell’Aversano, C., Fattorusso, E., 2011. A review on the effects of environmental conditions on growth and toxin production of *Ostreopsis ovata*. *Toxicon* 57, 421–428.
- Pitts, P.A., 1993. Coastal upwelling of the central Florida Atlantic coast: cold near-shore waters during summer months surprise many divers. Presented at the Proceedings of the American Academy of Underwater Sciences Thirteenth Annual Scientific Diving Symposium, Heine, J.N., Crane, N.L.
- Polunin, N.V.C., Roberts, C.M., 1993. Greater biomass and value of target coral-reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167–176.
- Pompon, A., Chungue, E., Chazelet, I., Bagnis, R., 1984. Ciguatera : une méthode rapide, simple et fiable de détection de la ciguatoxine. *Bull. World Health Organ.* 62, 639–645.
- Poon-King, C.M., Chen, A., Poon-King, T., 2004. Ciguatera fish poisoning in industrial ship crewmembers: a retrospective study in a seaport general practice in Trinidad and Tobago. *West Indian Med. J.* 53, 220–226.

Références bibliographiques

- Pottier, I., Vernoux, J.P., 2002. Evaluation de la ciguatoxicité de poissons des Antilles par les bioessais souris et poussin. *Bull. Société Pathol. Exot.* 96, 24–28.
- Pottier, I., Vernoux, J.P., Lewis, R.J., 2001. Ciguatera fish poisoning in the Caribbean Islands and Western Atlantic, in: *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology, Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*. Springer, New York, NY, pp. 99–141.
- Poupée-Desportes, J.-B.R., 1770. *Histoire des maladies de Saint Domingue*. Chez Lejay, Libraire, rue S. Jacques, au-dessus de celle des Mathurins, au Grand Corneille, A Paris :
- Powles, S.B., Critchley, C., 1980. Effect of light intensity during growth on photoinhibition of intact attached bean leaflets. *Plant Physiol.* 65, 1181–1187.
- Prince, E.K., Lettieri, L., McCurdy, K.J., Kubanek, J., 2006. Fitness consequences for copepods feeding on a red tide dinoflagellate: deciphering the effects of nutritional value, toxicity, and feeding behavior. *Oecologia* 147, 479–488.
- Procaccini, G., Acunto, S., Famà, P., Maltagliati, F., 1999. Structural, morphological and genetic variability in *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) populations in the western Mediterranean. *Mar. Biol.* 135, 181–189.
- Quod, J.-P., Ten-Hage, L., Turquet, J., Mascarell, G., Couté, A., 1999. *Simophysis canaliculata* sp. nov. (Dinophyceae), a new benthic dinoflagellate from western Indian Ocean islands. *Phycologia* 38, 87–91.
- Quod, J.P., Turquet, J., 1996. Ciguatera in Réunion Island (SW Indian Ocean): epidemiology and clinical patterns. *Toxicon* 34, 779–785.
- Radke, E.G., Grattan, L.M., Cook, R.L., Smith, T.B., Anderson, D.M., Morris, J.G., 2013. Ciguatera incidence in the US Virgin Islands has not increased over a 30-Year time period despite rising seawater temperatures. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 88, 908–913.
- Ragelis, E., 1984. Ciguatera seafood poisoning, in: *Seafood Toxins*. Food and Drug administration, Washington, D.C., pp. 25–36.
- Rains, L.K., Parsons, M.L., 2015. *Gambierdiscus* species exhibit different epiphytic behaviors toward a variety of macroalgal hosts. *Harmful Algae* 49, 29–39.
- Ramos, V., Vasconcelos, V., 2010. Palytoxin and analogs: biological and ecological effects. *Mar. Drugs* 8, 2021–2037.
- Randall, J.E., 2005. Review of clupeotoxism, an often fatal illness from the consumption of clupeoid fishes. *Pac. Sci.* 59, 73–77.
- Randall, J.E., 1980. Survey of ciguatera at Enewetak and Bikini, Marshall Islands, with notes on the systematics and food Habits of ciguatoxic fishes. *Fish Bull U. S.* 78:2.
- Randall, J.E., 1958. A review of ciguatera, tropical fish poisoning, with a tentative explanation of its cause. *Bull. Mar. Sci.* 8, 236–267.
- Rausch de Traubenberg, C., Soyer-Gobillard, M.O., 1990. Bacteria associated with a photosynthetic dinoflagellate in culture. *Symbiosis* 117–133.
- Reyer, C.P.O., Adams, S., Albrecht, T., Baarsch, F., Boit, A., Canales, T., Carlsburg, M., Coumou, D., Eden, A., Fernandes, E., Langerwisch, F., Marcus, R., Mengel, M., Mira-Salama, D., Perette, M., Pereznieto, P., Rammig, A., Reinhardt, J., Robinson, A., Rocha, M., Sakschewski, B., Schaeffer, M., Schleussner, C.-F., Serdeczny, O., Thonicke, K., 2017. Climate change impacts in Latin America and the Caribbean and their implications for development. *Reg. Environ. Change* 17, 1601–1621.
- Rhodes, L., 2011. World-wide occurrence of the toxic dinoflagellate genus *Ostreopsis* Schmidt. *Toxicon* 57, 400–407.
- Rhodes, L., Adamson, J., Suzuki, T., Briggs, L., Garthwaite, I., 2000. Toxic marine epiphytic dinoflagellates, *Ostreopsis siamensis* and *Coolia monotis* (Dinophyceae), in New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 34, 371–383.
- Rhodes, L., Smith, K., Papiol, G.G., Adamson, J., Harwood, T., Munday, R., 2014. Epiphytic dinoflagellates in sub-tropical New Zealand, in particular the genus *Coolia* Meunier. *Harmful Algae* 34, 36–41.

Références bibliographiques

- Rhodes, L., Smith, K.F., Verma, A., Curley, B.G., Harwood, D.T., Murray, S., Kohli, G.S., Solomona, D., Rongo, T., Munday, R., Murray, S.A., 2017. A new species of *Gambierdiscus* (Dinophyceae) from the south-west Pacific: *Gambierdiscus honu* sp. nov. *Harmful Algae* 65, 61–70.
- Rhodes, L.L., Thomas, A.E., 1997. *Coolia monotis* (Dinophyceae): a toxic epiphytic microalgal species found in New Zealand (Note). *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 31, 139–141.
- Richlen, M.L., Lobel, P.S., 2011. Effects of depth, habitat, and water motion on the abundance and distribution of ciguatera dinoflagellates at Johnston Atoll, Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 421, 51–66.
- Rodriguez, E.A., Mancera Pineda, J.E., Gavio, B., 2010. Survey of benthic dinoflagellates associated to beds of *Thalassia testudinum* in San Andres Island, Seaflower biosphere reserve, Caribbean Colombia. *Acta Biológica Colomb.* 15, 229–246.
- Rodríguez, F., Fraga, S., Ramilo, I., Rial, P., Figueroa, R.I., Riobó, P., Bravo, I., 2017. Canary Islands (NE Atlantic) as a biodiversity ‘hotspot’ of *Gambierdiscus*: implications for future trends of ciguatera in the area. *Harmful Algae* 67, 131–143.
- Rodríguez, I., Alfonso, A., Antelo, A., Alvarez, M., Botana, L.M., 2016. Evaluation of the impact of mild steaming and heat treatment on the concentration of okadaic acid, dinophysistoxin-2 and dinophysistoxin-3 in mussels. *Toxins* 8.
- Rossi, R., Castellano, V., Scalco, E., Serpe, L., Zingone, A., Soprano, V., 2010. New palytoxin-like molecules in Mediterranean *Ostreopsis* cf. *ovata* (dinoflagellates) and in *Palythoa tuberculosa* detected by liquid chromatography-electrospray ionization time-of-flight mass spectrometry. *Toxicon Off. J. Int. Soc. Toxinology* 56, 1381–1387.
- Roué, M., Darius, H.T., Chinain, M., Sibat, M., Amzil, Z., 2016. Ability of giant clams to bio-accumulate ciguatoxins from *Gambierdiscus* cells. *Harmful Algae News* 12–13.
- Ruiz, H., Ballantine, D.L., 2004. Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* in the tropical West Atlantic. *Bull. Mar. Sci.* 75, 131–135.
- Samuelsson, G., Richardson, K., 1982. Photoinhibition at low quantum flux densities in a marine dinoflagellate (*Amphidinium carterae*). *Mar. Biol.* 70, 21–26.
- Sato, S., Nishimura, T., Uehara, K., Sakanari, H., Tawong, W., Hariganeya, N., Smith, K., Rhodes, L., Yasumoto, T., Taira, Y., Suda, S., Yamaguchi, H., Adachi, M., 2011. Phylogeography of *Ostreopsis* along West Pacific Coast, with Special Reference to a Novel Clade from Japan. *Plos one* 6, e27983.
- Scheibling, R.E., Patriquin, D.G., Filbee-Dexter, K., 2018. Distribution and abundance of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* and associated benthic macrofauna in Carriacou, Grenadines, Eastern Caribbean. *Aquat. Bot.* 144, 1–8.
- Scheuer, P.J., Takahashi, W., Tsutsumi, J., Yoshida, T., 1967. Ciguatoxin: isolation and chemical nature. *Science* 155, 1267–1268.
- Schlaepfer, M.A., Sax, D.F., Olden, J.D., 2011. The potential conservation value of non-native species. *Conserv. Biol.* 25, 428–437.
- Schmidt, J., 1901. Flora of Koh Chang: contributions to the knowledge of the vegetation in the Gulf of Siam. B. Luno, Copenhagen.
- Schnepf, E., Elbrächter, M., 1992. Nutritional strategies in dinoflagellates: a review with emphasis on cell biological aspects. *Eur. J. Protistol.* 28, 3–24.
- Scholin, C.A., Herzog, M., Sogin, M., Anderson, D.M., 1994. Identification of group- and strain- specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (Dinophyceae). II Sequence analysis of a fragment of the LSU rRNA gene.
- Schultz, M., Kiørboe, T., 2009. Active prey selection in two pelagic copepods feeding on potentially toxic and non-toxic dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 31, 553–561.
- Schütt, F., 1985. Die peridineen der plankton-expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung.
- Segovia, M., 2008. Programmed cell death in dinoflagellates, in: *Programmed Cell Death in Protozoa*, Molecular Biology Intelligence Unit. Springer, New York, NY, pp. 126–142.

Références bibliographiques

- Selina, M.S., 2016. Seasonal and long-term dynamics of sand-dwelling dinoflagellates (Dinoflagellata) in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Russ. J. Mar. Biol.* 42, 458–470.
- Serôdio, J., Coelho, H., Vieira, S., Cruz, S., 2006. Microphytobenthos vertical migratory photoresponse as characterised by light-response curves of surface biomass. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Ecological and Management Implications on Seagrass Landscapes* 68, 547–556.
- Sghaier, Y.R., Zakhama-Sraieb, R., Benamer, I., Charfi-Cheikhrouha, F., 2011. Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* (Hydrocharitaceae) in the southern Mediterranean Sea. *Bot. Mar.* 54, 575–582.
- Shah, M.M.R., An, S.-J., Lee, J.-B., 2014. Occurrence of sand-dwelling and epiphytic dinoflagellates including potentially toxic species along the coast of Jeju Island, Korea. *J. Fish. Aquat. Sci.* 9, 141–156.
- Shears, N.T., Ross, P.M., 2009. Blooms of benthic dinoflagellates of the genus *Ostreopsis*; an increasing and ecologically important phenomenon on temperate reefs in New Zealand and worldwide. *Harmful Algae* 8, 916–925.
- Sheng, J., Tang, L., 2003. A numerical study of circulation in the Western Caribbean Sea. *J. Phys. Oceanogr.* 33, 2049–2069.
- Sheppard, S.K., Harwood, J.D., 2005. Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator–prey food-webs. *Funct. Ecol.* 19, 751–762.
- Shumway, S.E., 1990. A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. *J. World Aquac. Soc.* 21, 65–104.
- Singh, S.S., Biswas, A.K., Shirley, P., Vijayachari, P., 2016. Chelonitoxism in Andaman and Nicobar Island: a report on mass poisoning including a death of an adult. *Toxicon* 118, 61–63.
- Skinner, M., Lewis, R.J., Morton, S.L., 2015. The abundance of potentially toxic epiphytic dinoflagellates and nutrients from Bali and Gili Trawangan, Indonesia. *Mar. Res. Indones.* 36, 11–23.
- Skinner, M.P., Lewis, R.J., Morton, S., 2013. Ecology of the ciguatera causing dinoflagellates from the Northern Great Barrier Reef: changes in community distribution and coastal eutrophication. *Mar. Pollut. Bull.* 77, 210–219.
- Skovgaard, A., Karpov, S.A., Guillou, L., 2012. The parasitic dinoflagellates *Blastodinium* spp. inhabiting the gut of marine, planktonic copepods: morphology, ecology, and unrecognized species diversity. *Front. Microbiol.* 3.
- Smayda, T.J., 1997. Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1137–1153.
- Smith, K.F., Biessy, L., Argyle, P.A., Trnski, T., Halafihi, T., Rhodes, L.L., 2017. Molecular identification of *Gambierdiscus* and *Fukuyoa* (Dinophyceae) from environmental samples. *Mar. Drugs* 15.
- Smulders, F.O.H., Vonk, J.A., Engel, M.S., Christianen, M.J.A., 2017. Expansion and fragment settlement of the non-native seagrass *Halophila stipulacea* in a Caribbean bay. *Mar. Biol. Res.* 13, 967–974.
- Sopanen, S., Setälä, O., Piiparinen, J., Erler, K., Kremp, A., 2011. The toxic dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii* promotes incapacitation of the calanoid copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa* from the northern Baltic Sea. *J. Plankton Res.* 33, 1564–1573.
- Sparrow, L., Momigliano, P., Russ, G.R., Heimann, K., 2017. Effects of temperature, salinity and composition of the dinoflagellate assemblage on the growth of *Gambierdiscus carpenteri* isolated from the Great Barrier Reef. *Harmful Algae* 65, 52–60.
- Spector, D.L., 2012. Dinoflagellates.
- Steidinger, K.A., 1997. Identifying marine phytoplankton. Thomas Carmelo, San Diego.
- Strong, A., Liu, G., Eakin, C.M., Christensen, J.D., Skirving, W., Gledhill, D.K., Heron, S., Morgan, J.A., 2008. Implications for our coral reefs in a changing climate over the next few decades – hints from the past 22 years. Presented at the Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Fort Lauderdale, pp. 1130–1134.
- Sugg, L.M., VanDolah, F.M., 1999. No evidence for an allelopathic role of okadaic acid among ciguatera-associated dinoflagellates. *J. Phycol.* 35, 93–103.

Références bibliographiques

- Taniyama, S., Arakawa, O., Terada, M., Nishio, S., Takatani, T., Mahmud, Y., Noguchi, T., 2003. *Ostreopsis* sp., a possible origin of palytoxin (PTX) in parrotfish *Scarus oviifrons*. *Toxicon Off. J. Int. Soc. Toxinology* 42, 29–33.
- Tawong, W., Yoshimatsu, T., Yamaguchi, H., Adachi, M., 2015. Effects of temperature, salinity and their interaction on growth of benthic dinoflagellates *Ostreopsis* spp. from Thailand. *Harmful Algae* 44, 37–45.
- Taylor, F.J.R., 1985. The distribution of the dinoflagellates *G. toxicus* in the Eastern Caribbean, in: *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress. Tahiti*, pp. 423–428.
- Taylor, F.J.R., 1980. On dinoflagellate evolution. *Biosystems* 13, 65–108.
- Taylor, F.J.R., Hoppenrath, M., Saldarriaga, J.F., 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodivers. Conserv.* 17, 407–418.
- Taylor, F.J.R., Hoppenrath, M., Saldarriaga, J.F., 2007. Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodivers. Conserv.* 17, 407–418.
- Teegarden, G.J., 1999. Copepod grazing selection and particle discrimination on the basis of PSP toxin content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 181, 163–176.
- Teegarden, G.J., Cembella, A.D., 1996. Grazing of toxic dinoflagellates, *Alexandrium* spp., by adult copepods of coastal Maine: Implications for the fate of paralytic shellfish toxins in marine food webs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 196, 145–176.
- Ten-Hage, L., Turquet, J., Quod, J.-P., Puiseux-Dao, S., Couste, A., 2000. *Prorocentrum borbonicum* sp. nov. (Dinophyceae), a new toxic benthic dinoflagellate from the southwestern Indian Ocean. *Phycologia* 39, 296–301.
- Tester, P.A., 1994. Harmful marine phytoplankton and shellfish toxicity potential consequences of climate change. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 740, 69–76.
- Tester, P.A., Feldman, R.L., Nau, A.W., Faust, M.A., Litaker, R.W., 2009. Ciguatera fish poisoning in the Caribbean. *Smithson. Contrib. Mar. Sci.* 0, 301–311.
- Tester, P.A., Feldman, R.L., Nau, A.W., Kibler, S.R., Wayne Litaker, R., 2010. Ciguatera fish poisoning and sea surface temperatures in the Caribbean Sea and the West Indies. *Toxicon* 56, 698–710.
- Tester, P.A., Kibler, S.R., Holland, W.C., Usup, G., Vandersea, M.W., Leaw, C.P., Teen, L.P., Larsen, J., Mohammad-Noor, N., Faust, M.A., Litaker, R.W., 2014a. Sampling harmful benthic dinoflagellates: Comparison of artificial and natural substrate methods. *Harmful Algae* 39, 8–25.
- Tester, P.A., Kibler, S.R., Holland, W.C., Usup, G., Vandersea, M.W., Leaw, C.P., Teen, L.P., Larsen, J., Mohammad-Noor, N., Faust, M.A., Litaker, R.W., 2014b. Sampling harmful benthic dinoflagellates: comparison of artificial and natural substrate methods. *Harmful Algae* 39, 8–25.
- Tester, P.A., Vandersea, M.W., Buckel, C.A., Kibler, S.R., Holland, W.C., Davenport, E.D., Clark, R.D., Edwards, K.F., Taylor, J.C., Pluym, J.L.V., Hickerson, E.L., Litaker, R.W., 2013a. *Gambierdiscus* (Dinophyceae) species diversity in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, Northern Gulf of Mexico, USA. *Harmful Algae* 29, 1–9.
- Tester, P.A., Vandersea, M.W., Buckel, C.A., Kibler, S.R., Holland, W.C., Davenport, E.D., Clark, R.D., Edwards, K.F., Taylor, J.C., Pluym, J.L.V., Hickerson, E.L., Litaker, R.W., 2013b. *Gambierdiscus* (Dinophyceae) species diversity in the Flower Garden Banks National Marine Sanctuary, Northern Gulf of Mexico, USA. *Harmful Algae*.
- Thakur, L.K., Jha, K.K., 2017. Palytoxin-induced acute respiratory failure. *Respir. Med. Case Rep.* 20, 4–6.
- Tian, C., Doblin, M.A., Dafforn, K.A., Johnston, E.L., Pei, H., Hu, W., 2017. Dinoflagellate cyst abundance is positively correlated to sediment organic carbon in Sydney Harbour and Botany Bay, NSW, Australia. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 1–14.
- Tichadou, L., Glaizal, M., Armengaud, A., Grosseil, H., Lemée, R., Kantin, R., Lasalle, J.-L., Drouet, G., Rambaud, L., Malfait, P., others, 2010. Health impact of unicellular algae of the *Ostreopsis* genus blooms in the Mediterranean Sea: experience of the French Mediterranean coast surveillance network from 2006 to 2009. *Clin. Toxicol.* 48, 839–844.

Références bibliographiques

- Tindall, D.R., Morton, S.L., 1998. Community dynamics and physiology of epiphytic/benthic dinoflagellates associated with ciguatera. *Physiol. Ecol. Harmful Algal Blooms*.
- Tomaru, Y., Katanozaka, N., Nishida, K., Shirai, Y., Tarutani, K., Yamaguchi, M., Nagasaki, K., 2004. Isolation and characterization of two distinct types of HcRNAV, a single-stranded RNA virus infecting the bivalve-killing microalga *Heterocapsa circularisquama*. *Aquat. Microb. Ecol.* 34, 207-218.
- Tosteson, T.R., 2004. Caribbean ciguatera: a changing paradigm. *Rev. Biol. Trop.* 52, 109-113.
- Tosteson, T.R., Ballantine, D.L., Durst, H.D., 1988. Seasonal frequency of ciguatoxic barracuda in Southwest Puerto Rico. *Toxicon* 26, 795-801.
- Totti, C., Accoroni, S., Cerino, F., Cucchiari, E., Romagnoli, T., 2010. *Ostreopsis ovata* bloom along the Conero Riviera (northern Adriatic Sea): Relationships with environmental conditions and substrata. *Harmful Algae* 9, 233-239.
- Tripuraneni, J., Koutsouris, A., Pestic, L., De Lanerolle, P., Hecht, G., 1997. The toxin of diarrhetic shellfish poisoning, okadaic acid, increases intestinal epithelial paracellular permeability. *Gastroenterology* 112, 100-108.
- Turner, J.T., 2014. Planktonic marine copepods and harmful algae. *Harmful Algae* 32, 81-93.
- Turner, J.T., Tester, P.A., 1989. Zooplankton feeding ecology: copepod grazing during an expatriate red tide, in: Coper, E.M., Bricelj, V.M., Carpenter, E.J. (Eds.), *Novel Phytoplankton Blooms*. Springer-Verlag, pp. 359-374.
- Ukena, T., Satake, M., Usami, M., Oshima, Y., Naoki, H., Fujita, T., Kan, Y., Yasumoto, T., 2001. Structure elucidation of ostreocin D, a palytoxin analog isolated from the dinoflagellate *Ostreopsis siamensis*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 65, 2585-2588.
- Usami, M., Satake, M., Ishida, S., Inoue, A., Kan, Y., Yasumoto, T., 1995. Palytoxin analogs from the dinoflagellate *Ostreopsis siamensis*. *J. Am. Chem. Soc.* 117, 5389-5390.
- Uye, S., Takamatsu, K., 1990. Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59, 97-107.
- Valdiglesias, V., Prego-Faraldo, M.V., Pásaro, E., Méndez, J., Laffon, B., 2013. Okadaic acid: More than a diarrhetic toxin. *Mar. Drugs* 11, 4328-4349.
- Vale, P., Sampayo, M.A. de M., 2002. First confirmation of human diarrhoeic poisonings by okadaic acid esters after ingestion of razor clams (*Solen marginatus*) and green crabs (*Carcinus maenas*) in Aveiro lagoon, Portugal and detection of okadaic acid esters in phytoplankton. *Toxicon* 40, 989-996.
- Van Dolah, F.M., 2000. Marine algal toxins: origins, health effects, and their increased occurrence. *Environ. Health Perspect.* 108, 133.
- van Tussenbroek, B.I., van Katwijk, M.M., Bouma, T.J., van der Heide, T., Govers, L.L., Leuven, R.S.E.W., 2016. Non-native seagrass *Halophila stipulacea* forms dense mats under eutrophic conditions in the Caribbean. *J. Sea Res.* 115, 1-5.
- Vanucci, S., Guerrini, F., Milandri, A., Pistocchi, R., 2010. Effects of different levels of N- and P-deficiency on cell yield, okadaic acid, DTX-1, protein and carbohydrate dynamics in the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*. *Harmful Algae* 9, 590-599.
- Vernoux, J., 1988. La ciguatera dans l'île de Saint-Barthélemy : aspects épidémiologiques, toxicologiques et préventifs. *Oceanol. Acta* 11, 37-46.
- Vila, 2001. High resolution spatio-temporal detection of potentially harmful dinoflagellates in confined waters of the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.* 23, 497-514.
- Vila, M., Camp, J., Garcés, E., Masó, M., Delgado, M., 2001a. High Resolution Spatio-temporal Detection of Potentially Harmful Dinoflagellates in Confined Waters of the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.* 23, 497-514.
- Vila, M., Garcés, E., Masó, M., 2001b. Potentially toxic epiphytic dinoflagellate assemblages on macroalgae in the NW Mediterranean. *Aquat. Microb. Ecol.* 26, 51-60.
- Vila, M., Masó, M., 2005. Phytoplankton functional groups and harmful algae species in anthropogenically impacted waters of the NW Mediterranean Sea. *Sci. Mar.* 69, 31-45.

Références bibliographiques

- Vila, M., Masó, M., Sampedro, N., Illoul, H., Arin, L., Garcés, E., Giacobbe, M.G., Alvarez, J., Camp, J., 2008. The genus *Ostreopsis* in recreational waters of the Catalan Coast and Balearic Islands (NW Mediterranean Sea): is this the origin of human respiratory difficulties? *International Society for the Study of Harmful Algae*.
- Villareal, T.A., Hanson, S., Qualia, S., Jester, E.L.E., Granade, H.R., Dickey, R.W., 2007. Petroleum production platforms as sites for the expansion of ciguatera in the northwestern Gulf of Mexico. *Harmful Algae* 6, 253–259.
- Wakeman, K.C., Yamaguchi, A., Roy, M.C., Jenke-Kodama, H., 2015. Morphology, phylogeny and novel chemical compounds from *Coolia malayensis* (Dinophyceae) from Okinawa, Japan. *Harmful Algae* 44, 8–19.
- Walsh, B.M., O’Neil, J.M., 2014. Zooplankton community composition and copepod grazing on the West Florida Shelf in relation to blooms of *Karenia brevis*. *Harmful Algae, Nutrient dynamics of Karenia brevis red tide blooms in the eastern Gulf of Mexico* 38, 63–72.
- Wang, M., Hu, C., 2016. Mapping and quantifying *Sargassum* distribution and coverage in the Central West Atlantic using MODIS observations. *Remote Sens. Environ.* 183, 350–367.
- Wedemayer, G.J., Wilcox, L.W., Graham, L.E., 1982. *Amphidinium rryophilum* sp. nov. (Dinophyceae) a new freshwater dinoflagellate. I. Species description using light and scanning electron microscopy. *J. Phycol.* 18, 13–17.
- Willette, D.A., Ambrose, R.F., 2012. Effects of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* on the native seagrass, *Syringodium filiforme*, and associated fish and epibiota communities in the Eastern Caribbean. *Aquat. Bot.* 103, 74–82.
- Willette, D.A., Ambrose, R.F., 2009. The distribution and expansion of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* in Dominica, West Indies, with a preliminary report from St. Lucia. *Aquat. Bot.* 91, 137–142.
- Willette, D.A., Chalifour, J., Debrot, A.O.D., Engel, M.S., Miller, J., Oxenford, H.A., Short, F.T., Steiner, S.C.C., Védie, F., 2014. Continued expansion of the trans-Atlantic invasive marine angiosperm *Halophila stipulacea* in the Eastern Caribbean. *Aquat. Bot.* 112, 98–102.
- Williams, S.L., 2007. Introduced species in seagrass ecosystems: status and concerns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol., The Biology and Ecology of Seagrasses* 350, 89–110.
- Wood, E.J.F., 1968. *Dinoflagellates of the Caribbean Sea and adjacent areas*. University of Miami Press.
- Xu, Y., Richlen, M.L., Liefer, J.D., Robertson, A., Kulis, D., Smith, T.B., Parsons, M.L., Anderson, D.M., 2016. Influence of Environmental Variables on *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae) growth and distribution. *PLoS ONE* 11.
- Xu, Y., Richlen, M.L., Morton, S.L., Mak, Y.L., Chan, L.L., Tekiau, A., Anderson, D.M., 2014. Distribution, abundance and diversity of *Gambierdiscus* spp. from a ciguatera-endemic area in Marakei, Republic of Kiribati. *Harmful Algae* 34, 56–68.
- Yasumoto, T., Bagnis, R., Vernoux, J.P., 1976. Toxicity of the surgeonfishes-II. *Nippon Suisan Gakkaishi* 42, 359–365.
- Yasumoto, T., Hashimoto, Y., Bagnis, R., Randall, J.E., Banner, A.H., 1971. Toxicity of the surgeonfishes. *Nippon Suisan Gakkaishi* 37, 724–734.
- Yasumoto, T., Nakajima, I., Bagnis, R., Adachi, R., 1977. Finding of a dinoflagellate as a likely culprit of ciguatera. *Nippon Suisan Gakkaishi* 43, 1021–1026.
- Yasumoto, T., Oshima, Y., Murakami, Y., Nakajima, I., Bagnis, R., Fukuyo, Y., 1980. Toxicity of benthic dinoflagellates found in coral reef. *Nippon Suisan Gakkaishi* 46, 327–331.
- Yasumoto, T., Seino, N., Murakami, Y., Murata, M., 1987a. Toxins produced by benthic dinoflagellates. *Biol. Bull.* 172, 128–131.
- Zapata, M., Fraga, S., Rodríguez, F., Garrido, J.L., 2012. Pigment-based chloroplast types in dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 465, 33–52.
- Zavala-Hidalgo, J., ía, A., ínez-López, ín, Morey, S., ’Brien, J., 2006. Seasonal upwelling on the Western and Southern shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dyn.* 56, 333–338.

Références bibliographiques

- Zingone, A., 2014. Harm from the benthos: old and new challenges for HAB research and management. Bibliogr. Purp. This Doc. Should Be Cited Follows.
- Zingone, A., Siano, R., D'Alelio, D., Sarno, D., 2006. Potentially toxic and harmful microalgae from coastal waters of the Campania region (Tyrrhenian Sea, Mediterranean Sea). *Harmful Algae* 5, 321-337.