

# Ecologia de les marees roges

MARTA ESTRADA I MIYARES

INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS  
SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

BARCELONA, 2011

## **Ecologia de les marees roges**



INSTITUT D'ESTUDIS CATALANS  
SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

## **Ecologia de les mares roges**

Discurs de recepció de  
MARTA ESTRADA I MIYARES  
com a membre numerària de la  
Secció de Ciències Biològiques

BARCELONA  
2011

Biblioteca de Catalunya. Dades CIP

**Estrada i Miyares, Marta**

Ecologia de les marees roges

Bibliografia

ISBN 9788499650678

I. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques II. Títol

1. Marea roja — Aspectes ambientals

582.273

Il·lustració de la coberta: Dinoflagel·lades. *Alexandrium* del morfotipus *catenella* (esquerra) i *Dinophysis caudata* (dreta). Microfotografies de M. Delgado i J. M. Fortuño.

© Marta Estrada i Miyares

© 2011, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: octubre del 2011

Tiratge: 200 exemplars

Text revisat lingüísticament per la Unitat de Correcció del Servei Editorial de l'IEC

Compost per Víctor Igual, SL

Imprès a Service Point FMI, SA

ISBN: 978-84-9965-067-8

Dipòsit Legal: B. 36312-2011

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment i suport, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec comercial, la inclusió total o parcial en bases de dades i la consulta a través de xarxa telemàtica o d'Internet. Les infraccions d'aquests drets estan sotmeses a les sancions establertes per les lleis.

## INTRODUCCIÓ

L'any 1976 els mitjans de comunicació es van fer ressò d'unes intoxicacions degudes al consum de musclos en conserva procedents de Galícia. No es tractava de les típiques intoxicacions alimentàries degudes a contaminació bacteriana, ja que els malalts presentaven símptomes neurotòxics. Encara que no s'havien vist canvis de color de l'aigua o altres senyals, aviat les sospites van recaure en una possible «purga de mar». Aquest era un dels noms donats a episodis en què les aigües del mar apareixien acolorades, a causa de l'abundància d'algues microscòpiques (o microalgues, per simplificar) del fitoplàncton. En anglès es parla de *red tides* (traduït en català per 'marees roges'), malgrat que el color pot variar i no és generalment rogenc sinó més aviat marronós.

Les proliferacions de fitoplàncton són fenòmens característics del cicle estacional de moltes regions marines. En climes temperats tenen lloc a finals d'hivern o a la primavera i proporcionen matèria orgànica per a les xarxes tròfiques marines. Són, per tant, fonamentals per al manteniment de les pesqueries i de molts tipus d'aqüicultura. En ocasions, però, les proliferacions de microalgues poden assolir proporcions excepcionals o aparèixer en circumstàncies poc habituals. De vegades, poden causar pèrdues econòmiques o tenir efectes nocius sobre altres organismes de l'ecosistema o sobre la salut humana. Per a referir-se a aquests casos es parla ara de proliferacions algals nocives (PAN) o, en anglès, de *harmful algal blooms* (HAB). En general, a la natura no hi ha proliferacions algals estrictament uniespecífiques, però sovint les PAN estan dominades per una o poques espècies i es fàcil que la contribució d'organismes relativament poc nombrosos passi per alt en analitzar les mostres. En aquest sentit, es parla sovint d'un determinat organisme com a causant o productor d'una PAN, encara que cal tenir en compte que aquesta expressió no es pot prendre literalment.

En alguns casos, els efectes negatius es deuen a la desaparició d'oxigen lligada a la degradació de la biomassa acumulada en una marea roja. En altres ocasions, les espècies causants de marees roges produeixen toxines que poden matar peixos o afectar les persones que consumeixen organismes, com ara bivalves, que s'alimenten de fitoplàncton tòxic i n'acumulen les toxines. Algunes espècies poden ser tòxiques a concentracions baixes que no alteren visualment l'aspecte de l'aigua. Es calcula que, de les aproximadament cinc mil espècies de microalgues descrites (Sournia *et al.*, 1991), n'hi ha unes tres-centes que poden acumular-se en quantitat suficient per a donar color a l'aigua (és a dir, originar una purga de mar) i unes vuitanta que poden produir toxines suficientment potents per a causar problemes en altres organismes (Hallegraeff, 2003). En aquest grup s'inclouen microalgues bèniques, a més de les fitoplanctòniques pròpiament dites. També hi ha fitoplàncton nociu a les aigües dolces i salabroses (per exemple, organismes com l'haptofícia *Prymnesium parvum* causen mortalitat de peixos i certs cianobacteris produeixen microcistines o altres toxines), però en aquesta comunicació em referiré bàsicament a microalgues marines.

Potser la més antiga menció escrita d'una PAN (en aquest cas es parla d'un riu) és el relat de la Bíblia sobre una de les plagues d'Egipte: «i totes les aigües del riu es van convertir en sang. Els peixos del riu van morir, el riu es tornà pestilent i els egipcis no en podien beure» (Èxode, 7, 20-21). En l'anomenat llibre dels *Naufra-gios*, Àlvar Núñez Cabeza de Vaca, un dels pocs supervivents d'una expedició entre l'actual Florida i el Río Grande, explicava dels indis de la zona: «Toda esta Gente no conoce los Tiempos por el Sol ni por la Luna ni tienen cuenta del Mes y Año, y más entienden, y saben las diferencias de los tiempos cuando las Frutas vienen a madurar y en tiempo que muere el Pescado y el aparecer de las Estrellas, en que son muy diestros y ejercitados.» Margalef (1956) cita aquest text com una referència als efectes de les marees roges de *Karenia brevis*. Altres autors (Magaña *et al.*, 2003) creuen, però, que la mortalitat estacional de peixos es podria deure a estrès per la temperatura o la salinitat i consideren els informes de López Collogudo (1688) com la primera referència històrica als efectes de *K. brevis*. Una de les primeres narracions històriques sobre efectes tòxics en persones es deuen a George Vancouver. Aquest capità comandava una expedició a la costa de British Columbia, a bord dels vaixells *Chattam* i *Discovery*, quan l'any 1793 un dels seus mariners va morir després de menjar bivalves tòxics d'una zona ara coneguda com Poison Cove (Hallegraeff, 2003).

Un dels primes estudis sobre les purgues de mar a les costes de la península Ibèrica va ser dut a terme l'any 1918 per Sobrino (1918), que va identificar la dinoflagel·lada *Gonyaulax polyedra* com a causant d'una marea roja a la ria de Pontevedra. Anys després, Margalef i col·laboradors van descriure diversos aspectes de l'ecologia de les marees roges a la ria de Vigo (Margalef *et al.*, 1955;

Margalef, 1956). Margalef (1956) destacava que la purga de mar representava la culminació de la successió del fitoplàncton, en circumstàncies en què coincidien disponibilitat de nutrients i una llarga fase d'estabilització de la columna d'aigua que facilitava la sedimentació de les diatomees i la dominància de dinoflagel·lades, representades principalment per *Gonyaulax* spp. (*G. diacantha*, *G. spinifera* i *G. polyedra*). A les rïes gallegues no s'havien reportat efectes tòxics atribuïbles al fitoplàncton, però la saviesa popular (com també a altres llocs del món) ja tenia dites com «De San Xoán a San Simón non comer os mexillóns», que adverteix del perill de consumir musclos en els períodes més calorosos de l'any, en què es donen les condicions més favorables per a les PAN. D'altra banda, Margalef *et al.* (1955) havien constatat la presència de *Gonyaulax tamarensis* (nom amb el qual abans es coneixia un complex d'espècies de l'actual gènere *Alexandrium*) i remarcaven que calia posar-hi atenció, ja que Needler (1949) havia associat aquest tàxon a episodis d'intoxicació paralitzant per bivalves al Canadà.

La situació va canviar amb les intoxicacions de 1976. Uns nou dies després del primer cas d'intoxicació, es van prendre una sèrie de mostres d'aigua a la zona de Bueu (ria de Pontevedra), una de les afectades. Les mostres contenien una variada comunitat de fitoplàncton, però cridaven l'atenció les altes concentracions d'una dinoflagel·lada formadora de cadenes, posteriorment identificada (Estrada *et al.*, 1984) com a *Gymnodinium catenatum*, una espècie descrita per Graham (1943) a partir d'espècimens del golf de Califòrnia. També estava present el *Gonyaulax tamarensis*, encara que en baixa quantitat. A partir de 1977, l'Institut Espanyol d'Oceanografia va establir un programa de seguiment de les marees roges i Campos *et al.* (1982), basant-se en observacions recollides a altres llocs, van concloure que *G. catenatum* era molt probablement tòxic. Les intoxicacions de Galícia i altres episodis semblants en diversos llocs del món van esperonar la investigació sobre les proliferacions algals i van contribuir al desenvolupament d'importants grups de recerca a la península Ibèrica i altres indrets.

En aquest treball s'explicaran alguns conceptes generals sobre proliferacions algals i es revisaran en especial temes relacionats amb les aigües costaneres catalanes en els quals l'Institut de Ciències del Mar (ICM) del Consell Superior d'Investigacions científiques (CSIC) ha realitzat activitats de recerca. Finalment es faran algunes consideracions sobre el debat d'un possible augment global de les PAN degut a efectes antropogènics. Com veurem més avall, aquesta és una qüestió complicada; en alguns llocs hi ha indubtablement més PAN, però també hi ha hagut un espectacular increment de les activitats de control i monitoratge, cosa que fa que ara es registrin molts esdeveniments que abans passaven desapercebuts.



## TIPUS DE PROLIFERACIONS ALGALS NOCIVES

D'acord amb Hallegraeff (2003) i altres autors, des d'un punt de vista pràctic, es solen considerar tres tipus de nocivitat deguda a les proliferacions algals:

1) Grans acumulacions de biomassa. Les acumulacions de microalgues en grans concentracions poden canviar el color de l'aigua (marees roges), produir grans quantitats d'escuma o causar fenòmens d'anòxia quan les algues moren i la seva matèria orgànica es degrada. Si bé els canvis de color o la producció d'escuma no són directament nocius, poden afectar l'atractiu turístic d'una zona i donar lloc a pèrdues econòmiques molt importants. Sovint, els organismes causants són dinoflagel·lades com *Akashiwo sanguinea*, però poden ser també primnesiofícies com *Phaeocystis* o cianobacteris com *Trichodesmium*.

2) Toxicitat per als humans. Certes espècies produeixen toxines que es transmeten per la cadena tròfica, s'acumulen en bivalves o altres organismes marins i poden causar intoxicacions i de vegades la mort a les persones que consumeixen aquests organismes. Segons el tipus de toxina, es poden distingir diverses classes d'afectació. Entre altres:

— Intoxicació paralitzant per bivalves (PSP o *paralytic shellfish poisoning*, en anglès). Els símptomes inclouen parestèsies i paràlisis musculars i els organismes causants són dinoflagel·lades com *Pyrodinium bahamense*, *G. catenatum* i diverses espècies del gènere *Alexandrium*.

— Intoxicació diarreica per bivalves (DSP o *diarrhetic shellfish poisoning*). Els símptomes principals són diarrees i vòmits, que generalment es resolen en uns pocs dies. Produïda principalment per diverses espècies de *Dinophysis* (dinoflagel·lades), que poden causar problemes àdhuc a concentracions molt baixes.

— Intoxicació amnèsica per bivalves (ASP o *amnesic shellfish poisoning*). Causada per diatomees del gènere *Pseudo-nitzschia*, que es troben arreu del món.

— Intoxicació neurotòxica per bivalves (NSP o *neurotoxic shellfish poisoning*). Produïx mal de cap, diarrea, debilitat, dolors musculars i, en casos més greus, parestèsies, dificultats en la respiració i altres símptomes, encara que no és letal. Els esdeveniments més coneguts són els causats per *Karenia brevis* al golf de Mèxic, però recentment s'han descrit fenòmens semblants, deguts a altres espècies de *Karenia* (com *K. papilionacea* i *K. selliformis*), a Nova Zelanda. Les proliferacions de *K. brevis* són conegudes també per causar mortalitat massiva de peixos i perquè per acció de l'onatge es poden formar aerosols que causen símptomes de tipus asmàtic en els humans.

— Ciguatera. Aquesta intoxicació és típica de zones tropicals i es produeix per menjar peix que ha acumulat toxines de certes dinoflagel·lades bèniques (*Gambierdiscus toxicus* i probablement també altres com *Ostreopsis* spp. i *Coolia monotis*) a través de la cadena tròfica. Els símptomes van des de vòmits i diarrees fins a parestèsies i mort per fallença espiratòria.

3) Proliferacions d'espècies que no són tòxiques per als humans però són nocives per a peixos o invertebrats. Els mecanismes responsables són sovint poc coneguts. En alguns casos, els òrgans afectats són les brànquies, sigui per efectes físics, com els causats per les setes de certes espècies de diatomees, per taponament degut al mucus excretat per les algues o per danys causats per toxines hemolítiques o d'altres tipus. Entre les microalgues d'aquest grup es troben diatomees com *Chaetoceros concavicornis*, dinoflagel·lades com *Karenia mikimotoi* i *Karlodinium veneficum* i diverses rafidofícies com *Heterosigma akashiwo*, *Chattonella antiqua* i *C. marina*.

## BIOGEOGRAFIA

La diversitat i biogeografia del fitoplàncton és encara poc coneguda. Fins fa poc, la major part d'estudis s'han basat en la morfologia dels organismes, cosa que ha fet que s'adreassin sobretot a grups proveïts d'estructures resistents, com diatomees, cocolitòfors o certes dinoflagel·lades. La introducció de la microscòpia electrònica les darreres dècades del segle xx va representar una gran millora per a l'estudi taxonòmic d'aquests grups. Recentment, la implementació de tècniques moleculars ha encetat un període de ràpids canvis d'idees i conceptes en el camp de la taxonomia i biogeografia del fitoplàncton. Fins ara, la major part d'espècies de fitoplàncton eren considerades com a cosmopolites, però els treballs recents de filogènia molecular indiquen que sota una mateixa morfologia pot trobar-se una important diversitat genètica. En alguns casos (Amato *et al.*, 2007), les diferències moleculars trobades han portat a reexaminar les soques estudiades i a trobar subtils diferències morfològiques que indiquen que les variants genètiques poden representar entitats biològiques diferenciades.

Els estudis realitzats amb diversos grups de formadors de PAN han mostrat que la magnitud de les diferències filogenètiques poden reflectir el grau de proximitat geogràfica. Un exemple interessant és el de *Gymnodinium catenatum*. Després de ser descrit per Graham (1943) al golf de Califòrnia, va ser reportat el 1961 a l'Argentina (Balech, 1964), el 1967 al Japó (Hada, 1967) i el 1976 a les rïes gallegues. El 1985 va ser trobat a les costes de Portugal (Moita *et al.*, 2003) i el 1986, deu anys després del seu descobriment a les rïes, va ser detectat a Tasmània, on a partir de llavors va causar episodis recorrents de PSP (Hallegraeff *et al.*, 1989). El mateix any 1986, *G. catenatum* va causar PSP a Japó i Veneçuela (Bolch *et al.*, 1999). L'estudi de testimonis de sediment de zones costaneres de Portugal va mostrar que els cists de *G. catenatum* apareixien cap a la darrera dècada del segle xix al sud-oest de la península Ibèrica i cap als anys vint del segle xx al nord-oest. L'abundància de cists al sediment presentava un pic vers els anys setanta del segle passat, d'acord amb les dates de detecció de les primeres proliferacions de *G. catenatum* a Galícia i Portugal (Amorim i Dale, 2006; Ribeiro *et al.*, 2010). A Tas-

mània, l'examen de cists en sediments indicava que l'espècie no s'hi trobava abans de 1973 i semblava lògic deduir que *G. catenatum* havia estat introduït a través de l'aigua de llast dels vaixells que, procedents principalment del Japó, visitaven el port de Hobart (Hallegraeff i Bolch, 1992), on una de les mercaderies principals eren encenalls de fusta dels boscos de Tasmània. La demostració que l'aigua de llast podia transportar cists viables de dinoflagel·lades, a més d'altres organismes, va fer que l'Australian Quarantine and Inspection Service desenvolupés mesures de quarantena per a les aigües de llast de tots els vaixells que entraven a Austràlia procedents d'ultramar. Cap a mitjan anys noranta, l'aplicació de mètodes de genètica molecular havia permès estudiar les afinitats geogràfiques d'algunes espècies d'*Alexandrium* (Scholin *et al.*, 1995), però *G. catenatum* presentava poca variació genètica demostrable amb els mètodes habituals. Uns anys després, mitjançant la combinació de la reacció en cadena per la polimerasa (PCR, de l'anglès *polymerase chain reaction*) amb la recentment desenvolupada tècnica del DNA polimòrfic amplificat a l'atzar (RAPD, de l'anglès *randomly amplified polymorphic DNA*), Bolch *et al.* (1999) van estudiar les afinitats entre soques de *G. catenatum* procedents de Tasmània, de l'illa principal d'Austràlia (on *G. catenatum* havia aparegut uns anys després que a Tasmània), del Japó, d'Espanya i de Portugal. El resultat va ser que les soques de Tasmània s'agrupaven amb la major part de les de l'illa principal i quedaven ben separades de les dels altres països. Encara que no va quedar clar d'on procedia la població de Tasmània, era evident que no l'havien portat els vaixells del Japó, com es sospitava. En canvi sí que els vaixells de Tasmània probablement havien introduït *G. catenatum* a l'illa gran.

A la Mediterrània, *G. catenatum* va causar PSP en bivalves (*Venus verrucosa*) de Fuengirola (Bravo *et al.*, 1990) i es troba al mar d'Alboran (Delgado *et al.*, 1990), on Calbet *et al.* (2002) suggerien que la seva toxicitat podia haver alterat el comportament del mesozooplànton herbívor. *G. catenatum* també s'ha detectat en aigües costaneres del nord del Marroc i d'Algèria, però sembla restringit a les aigües influenciades pel corrent d'Algèria, al sud-oest de la Mediterrània (Illoul *et al.*, 2005); les mencions en altres llocs de la Mediterrània responen probablement a confusions amb altres dinoflagel·lades, com *Gyrodinium impudicum*, una espècie no tòxica, d'aspecte similar (Gómez, 2003). En el cas del Mediterrani, l'expansió de *G. catenatum* sembla també un fenomen recent, degut possiblement a una combinació de factors naturals, com transport per corrents marins des de l'Atlàntic i antropogènics, a través del moviment de vaixells.

## DINÀMICA DE LES PROLIFERACIONS ALGALS

Les proliferacions algals estacionals són generalment dominades per diatomees, que assolixen taxes de creixement altes quan tenen nutrients disponibles. A mesu-

ra que la columna d'aigua s'estratifica i els nutrients es consumeixen, tendeixen a dominar altres grups com coccolitòfors i dinoflagel·lades. Aquests canvis tenen lloc sobre un rerefons d'organismes del picoplàncton, sobretot cianobacteris com *Synechococcus* i *Prochlorococcus*, de mides típicament menors de 2 micròmetres, dels quals no ens ocuparem aquí. Margalef (1978) considerava l'energia externa com el principal factor selectiu pels organismes del fitoplàncton i va proposar un esquema que va rebre el nom de *mandala del fitoplàncton* per a ordenar els grups biològics o tipus funcionals que dominaven al llarg de la successió, en funció de la seva resposta a la turbulència i a la concentració de nutrients (fig. 1). Dins d'aquest esquema (Margalef *et al.*, 1979), les típiques marees roges causades per dinoflagel·lades representen la culminació d'una successió paral·lela a la successió típica, però en situacions en què la baixa turbulència va acompanyada d'una disponibilitat de nutrients relativament alta. Més tard, altres autors han proposat diversos models dins de la línia del mandala de Margalef (per exemple, Smayda i Reynolds, 2001).

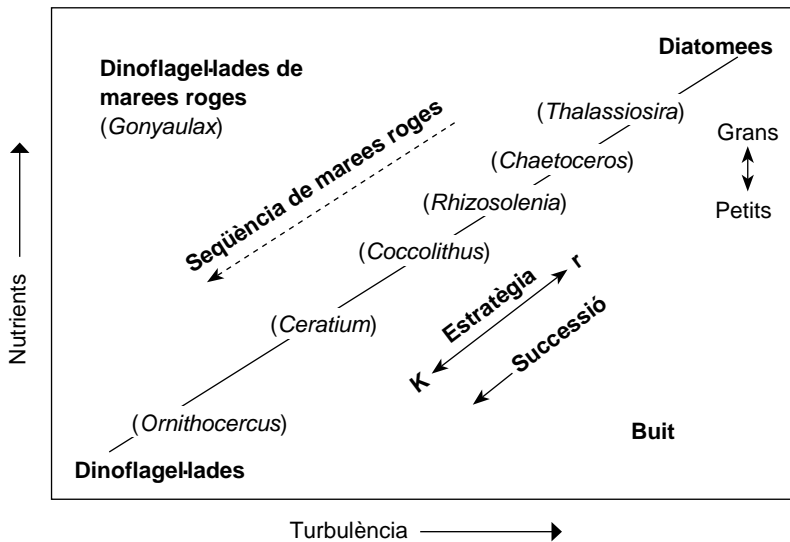


FIGURA 1. «Mandala» del fitoplàncton. Model conceptual de la posició de grups funcionals de fitoplàncton en funció de la turbulència de l'aigua i de la disponibilitat de nutrients. Refet a partir de Margalef (1978) i Margalef *et al.* (1979).

Les marees roges poden tenir aspectes molt diversos. De vegades formen estructures paral·leles que recorden la circulació de Langmuir. Altres tenen formes irregulars. Els sensors remots de color oceànic permeten veure la distribució de clorofila, que es comporta com un escalar que segueix els patrons de moviment

de l'aigua (Nieves *et al.*, 2007). Les mareas roges importants es poden detectar de la mateixa manera, però encara és problemàtic discriminar els organismes causants per mitjà de sensors remots, ja que les diferències qualitatives entre les signatures espectrals dels diversos grups són relativament petites.

L'espectacularitat de moltes mareas roges pot estar augmentada pel fet que les algues es concentren prop de la superfície de l'aigua. Moltes vegades, els organismes són migratoris i les taques apareixen només en determinats moments del dia (generalment durant les hores de llum).

A fi que es formi una marea roja, cal que els termes de pèrdua siguin més petits que els d'augment de la població. D'una manera general, les variacions de la concentració d'organismes és poden expressar mitjançant l'equació (GEOHAB, 2001)

$$\frac{dn}{dt} = \mu n - mn - \nabla \cdot (n\bar{v}) - \nabla \cdot (n\bar{u}), \quad (1)$$

on  $\frac{dn}{dt}$  és la taxa de canvi de  $n$ , el nombre de cèl·lules de l'espècie formadora de PAN per unitat de volum,  $\mu$  és la taxa de creixement per divisió cel·lular,  $m$  la taxa de pèrdua per mortalitat, infeccions per virus o altres patògens, consum per herbívors o altres factors,  $\nabla \cdot (n\bar{u})$  representa el transport de cèl·lules pels fluxos d'aigua (circulació, corrents de marea, turbulència, etc.) i  $\nabla \cdot (n\bar{v})$  representa el moviment dels organismes respecte de l'aigua (per exemple, per natació o sedimentació). Òbviament, cal tenir en compte que a la natura hi ha un nombre elevat d'espècies diferents, que interaccionen entre elles i amb les variables ambientals de manera no lineal i variable en un rang molt ampli d'escala espaciotemporal. Això fa difícil trobar una formulació prou simplificada que permeti la seva parametrització, però que al mateix temps reproduïxi els trets rellevants de la dinàmica de la població estudiada. Una revisió de diversos tipus de models numèrics utilitzats per a l'estudi de les PAN pot trobar-se a Franks (1997). Entre aquests models, un dels més antics i senzills, però al mateix temps molt il·lustratiu de les relacions implicades, és el de Kierstead i Slobodkin (1953), que considerava els efectes oposats del creixement algal i de la dispersió per difusió. Aquest model s'anomena sovint KISS en record de Kierstead i Slobodkin (1953) i de Skellam (1951), que va plantejar un model similar per explicar la dispersió de poblacions. Kierstead i Slobodkin imaginaven una massa d'aigua de longitud  $L$  (la mateixa aproximació serveix per a una taca circular) favorable al creixement algal, i calculaven el valor crític (mínim) de  $L$  perquè la taxa de creixement de les algues igualés la de pèrdues per difusió en els límits del segment o taca. L'expressió que van trobar és:

$$L_c = \pi \sqrt{D/\mu}, \quad (2)$$

on  $L_c$  és la longitud crítica de la taca,  $D$  és la difusivitat i  $\mu$  és la taxa neta de creixement de la població algal. Aquest tipus d'anàlisi es equivalent (Estrada, 1976) a la formulació d'una mida crítica de les pertorbacions, criteri utilitzat en teoria de sistemes dinàmics i aplicat en un nombrós grup de models de poblacions planctòniques.

Més específicament, Kierstead i Slobodkin van arribar a l'expressió següent per al radi d'una taca circular:

$$r_c = 2,4048 (D/\mu)^2. \quad (3)$$

Substituint en aquesta equació valors típics per a la difusivitat produïda pel vent i per a la taxa de creixement del fitoplàncton, és dedueix un rang de 60 m a 32 km per al radi crític de les taques de plàncton, amb valors més probables de l'ordre d'1 km (Reynolds, 2006). En teoria, almenys, és fàcil afegir a aquestes equacions l'efecte d'altres factors, com el consum per herbívors (Wroblewski *et al.*, 1975).

Una alta taxa intrínseca de divisió no és imprescindible per a formar una marea roja; moltes dinoflagel·lades i altres organismes causants de mareas roges tenen taxes de divisió més aviat baixes. L'aparició de la marea roja pot ser deguda llavors a la persistència de situacions favorables al creixement, amb pèrdues físiques (advecció, difusió) o biològiques (per exemple, consum per herbívors) baixes, o a mecanismes que donen lloc a acumulació activa o passiva dels organismes en una zona limitada. En moltes d'aquestes situacions és important la capacitat de natació dels organismes, sigui perquè els permet sobreviure en aigües estratificades o perquè la seva motilitat interacciona amb la de l'aigua i dona lloc a processos d'acumulació. Per això les dinoflagel·lades, que naden i són capaces de controlar la seva posició a la columna d'aigua són sovint responsables de mareas roges. Diversos tipus de moviment de l'aigua que poden afavorir l'acumulació d'organismes es mostren a la figura 2, modificada de Pincemin (1969).

S'ha discutit molt (vegeu més avall) si les toxines produïdes per determinades microalgues podrien afavorir llur proliferació a través d'efectes nocius sobre espècies competidores (allelopatia) o sobre possibles consumidors. En aquest context, s'ha de tenir en compte que el fet que una microalga produeixi toxines amb efectes nocius per a la salut o els interessos humans no indica que aquestes toxines tinguin uns efectes ecològics rellevants.

Cal remarcar que la frontera entre el concepte de *proliferacions algals de tipus estacional* com a fenomen habitual i les anomenades *mareas roges* com a esdeveniment extraordinari no és gens precisa, ja que les mareas roges són habituals en certs tipus d'ecosistemes marins on pràcticament no hi ha influències antropogèniques. Per exemple, la situació C de la figura 2 és típica dels fronts d'aflo-

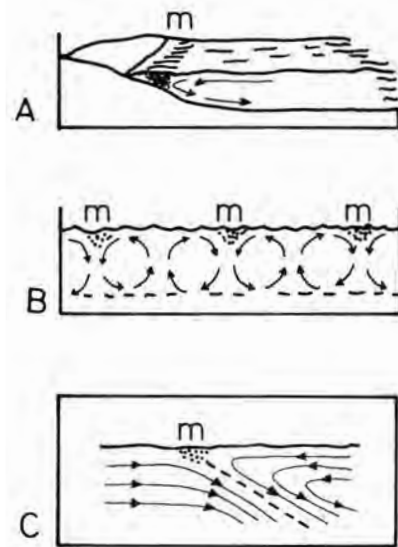


FIGURA 2. Esquemes d'acumulació d'organismes (indicats per *m*) flotants o mòbils en diferents situacions hidrogràfiques. A) Prop de la costa. B) En cèl·lules de convecció sobre una termoclina (indicada per la línia discontinua). C) En un front convergent entre dues masses d'aigua diferents. Modificat (Estrada, 1986) a partir de Pincemin (1969) i Wyatt (1975).

ment. Per això les acumulacions d'espècies mòbils, dinoflagel·lades i d'altres grups són freqüents en certes zones d'aflorament (Estrada i Blasco, 1979; Estrada, 1989).

#### EFACTES DE LA TURBULÈNCIA

L'energia externa aportada pels moviments de l'aigua és un factor determinant de l'ecologia del fitoplàncton. En el mar i en medis aquàtics en general, els moviments turbulents de l'aigua, induïts principalment pels intercanvis de calor, els vents i les mareas, tenen lloc en un ampli rang d'escala espaciotemporal. A l'extrem més gran, la cascada de variabilitat comença amb processos com la formació de remolins a partir d'inestabilitats del flux en els grans girs oceànics. L'energia cinètica introduïda es transmet cap a escales progressivament més petites fins que entra en el domini de la viscositat i és dissipada en forma de calor. L'escala espacial a la qual la viscositat es fa suficientment important per a esborrar els gradients de velocitat s'anomena escala de Kolmogorov. D'acord amb aquest autor, es suposa que aquesta escala depèn només de  $\epsilon$  (la taxa de dissipació d'ener-

gia per unitat de massa) i de  $\nu$  (la viscositat cinemàtica). En el mar va generalment d'uns mil·límetres a uns centímetres.

Els mecanismes d'interacció entre el plàncton i els moviments turbulents del medi són molt variats (vegeu revisions a Estrada i Berdalet, 1998; Berdalet i Estrada, 2005). A escales grans relatives a la mida dels organismes, l'efecte dominant és el de transport, tant de les masses d'aigua, amb les seves característiques fisico-químiques, com de les cèl·lules. Aquest és el tipus d'interacció que es reflecteix principalment en el mandala de Margalef (fig. 1). A escales més petites, la turbulència pot afectar l'ecofisiologia del fitoplàncton a través de processos com la interacció amb el transport de molècules cap a dins o cap a fora de les cèl·lules, la modificació de taxes de contacte entre organismes (per exemple, entre predadors i preses), la producció de danys cel·lulars o l'alteració de patrons de moviment. Aquestes interaccions tenen lloc malgrat que la major part dels organismes fitoplànctònics són més petits que la longitud de Kolmogorov. Per sota d'aquesta escala, les fluctuacions del camp de velocitat són suprimides per la viscositat, però romanen variacions quasilineals del cisallament (gradient de velocitat), amb magnituds típiques que depenen de  $\epsilon$ .

Entre els diversos grups de fitoplàncton, les dinoflagel·lades, causants habituals de PAN, sembla que presenten una sensibilitat particularment elevada en relació amb els efectes de la turbulència de petita escala. Diverses observacions en aquest sentit, registrades en condicions naturals (Pollinger i Zemel, 1981) o en experiments de laboratori (White, 1976; Estrada *et al.*, 1987 i 1988) van esperonar una activa línia de recerca a l'ICM i altres institucions. Entre altres efectes, l'exposició de cultius de dinoflagel·lades a certs nivells de turbulència pot donar lloc a alteracions de la morfologia i àdhuc mort cel·lular, canvis en els patrons de natació, disminució de la taxa de creixement, i augment del volum cel·lular i del contingut de RNA i DNA (Thomas i Gibson, 1990; Berdalet, 1992; Zirbel *et al.*, 2000; Juhl i Latz, 2002; Bolli *et al.*, 2007). La comparació dels diversos estudis és difícil a causa de la utilització de diferents intensitats de turbulència i dissenys experimentals. En general, els nivells de turbulència utilitzats al laboratori són superiors als típics en condicions naturals (Peters i Redondo, 1997) i sembla que el llindar a partir del qual tindrien lloc efectes negatius de la turbulència sobre les cèl·lules només es sobrepassaria en situacions puntuals en aigües costaneres, com a la zona de trencament d'onades o en situacions de forts corrents de marea en llocs poc profunds. En canvi, sembla que els efectes de la turbulència sobre els patrons de natació i migració de les cèl·lules poden tenir lloc en un ampli rang de condicions naturals, cosa que fa que aquests tipus d'interaccions tinguin potencialment un paper molt rellevant a la natura (Estrada *et al.*, 1987; Karp-Boss *et al.*, 2000; Sullivan i Swift, 2003).

Encara que els mecanismes concrets d'interacció entre turbulència de petita escala i dinoflagel·lades no es coneixen, sembla clar que tenen lloc efectes relle-



vants sobre el cicle de divisió cel·lular. Per exemple, en *Alexandrium minutum* s'ha vist que la mitosi s'atura a la fase G2 (Llaveria *et al.*, 2009). Treballs recents suggereixen que, en contra d'una de les hipòtesis que s'havien avançat, la turbulència no afecta els microtúbuls del fus mitòtic de dinoflagel·lades com *Akashiwo sanguinea*, *Karenia brevis* i *Prorocentrum micans* (Llaveria, 2009). També s'ha posat de manifest que l'activació de receptors sensibles a la cafeïna que mostra *Cryptohcodinium cohnii* en resposta a la turbulència (Yeung *et al.*, 2006) no es dona a *K. brevis*, cosa que indica que pot haver-hi diverses vies de transducció mecànica de forces associades a la turbulència (Llaveria, 2009).

Les alteracions del cicle cel·lular podrien explicar els efectes de la turbulència sobre processos associats com la producció de dimetilsulfoniopropionat (un compost de sofre que es pot convertir en dimetilsulfur) i de toxines, o la formació de cists asexuals (Bolli *et al.*, 2007; Llaveria *et al.*, 2009). També s'ha observat que la turbulència del medi pot reduir les taxes d'infecció del paràsit *Parvilucifera sinerae* sobre dinoflagel·lades susceptibles d'una comunitat natural (Llaveria *et al.*, 2010).

#### CICLES DE VIDA. EL PAPER DELS CISTS

La major part de les algues fitoplanctòniques presenten cicles de vida amb alternança de formes haploides i diploides, i de fases de creixement i quiescents (cists). Molts d'aquests cicles inclouen fusions sexuals de gàmetes que poden pertànyer a un o més grups de creuament. El cas de les dinoflagel·lades és molt il·lustratiu, encara que fins ara només s'ha estudiat el cicle de vida de poques espècies. Bàsicament, la fusió sexual de dos gàmetes origina un planozigot diploide que es transforma en cist (encistament) i sedimenta cap al fons. Passat un període variable de latència, els cists poden germinar i donar lloc a cèl·lules vegetatives que es reproduïxen asexualment en la columna d'aigua. Entre la fase de planozigot i la germinació de les cèl·lules vegetatives, que són haploides, té lloc la meïosi. Les dinoflagel·lades poden ser homotàl·liques (un cultiu clonal produeix gàmetes capaços de fusionar-se) o heterotàl·liques (és a dir, amb cèl·lules de diferent sexe). A més dels cists de resistència derivats del planozigot, hi poden haver cists d'altres tipus, com els anomenats cists pel·liculars, sexuals o asexuals.

Les diatomees presenten també una alternança entre una fase vegetativa, en aquest cas diploide, que pot durar mesos o anys i una fase més curta que inclou la gametogènesi, la fusió de dos gàmetes seguida de la formació d'una auxòspora, i el desenvolupament d'aquesta auxòspora fins a donar noves cèl·lules vegetatives. En general, les diatomees pennades (dins les quals s'inclou *Pseudo-nitzschia*, causant potencial d'ASP) són heterotàl·liques, però s'ha trobat una gran diversitat de comportament sexual en els clons estudiats (Davidovich i Bates, 2001).

Les característiques del cycle de vida d'una espècie tenen un paper fonamental en el seu potencial de formació de PAN (es pot trobar una revisió a Garcés *et al.*, 2002). En particular, gran part de l'atenció s'ha centrat en els cists de les dinoflagel·lades, als quals s'han atribuït una diversitat de funcions com les de servir com a inòcul d'una proliferació (Anderson *et al.*, 1983) o d'assegurar la supervivència i dispersió de l'espècie (Wall, 1971; Wyatt i Jenkinson, 1997). Altres temes discutits són el paper de l'encistament en la finalització d'una proliferació o la potencial importància dels cists com a formes de refugi envers els predadors. Malgrat tot, hi ha pocs estudis que explorin l'efecte de diferents estratègies de cycle de vida que impliquin la formació de cists, sobre el desenvolupament de les PAN. Aquest va ser precisament un dels objectius del projecte europeu SEED («Life cycle transformations among HAB species, and the environmental and physiological factors that regulate them»), que va ser coordinat per Esther Garcés, de l'Institut de Ciències del Mar. Com a part d'aquest projecte, es va imple-

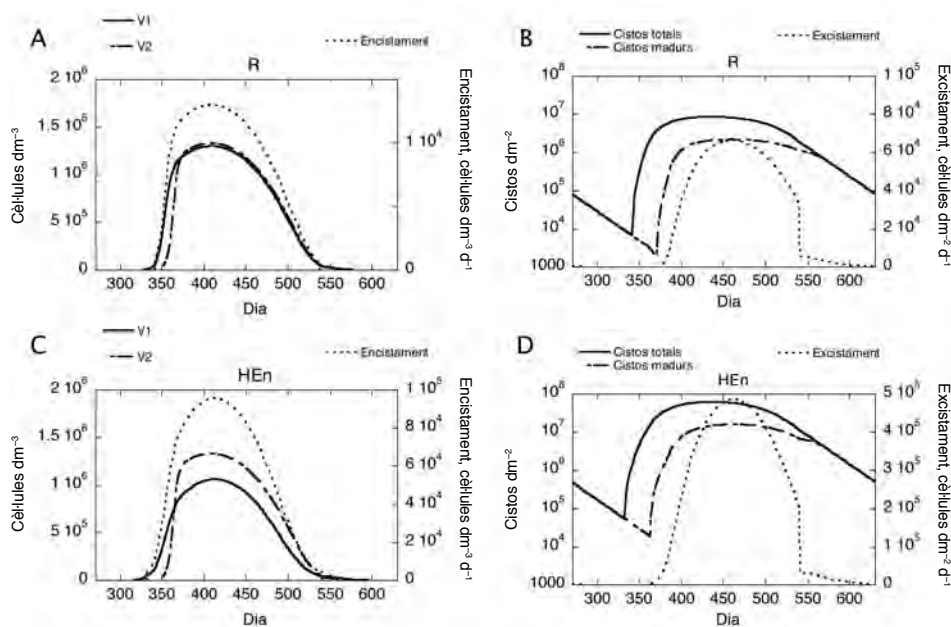


FIGURA 3. Resultats d'un model de simulació del cycle de vida d'*Alexandrium minutum* V1 per a un escenari de referència (R, amb taxa d'encistament =  $0,01 \text{ d}^{-1}$ ) i per a un escenari d'alta taxa d'encistament (HEn), amb els mateixos paràmetres excepte la taxa d'encistament =  $0,09 \text{ d}^{-1}$ ). V2 representa una població no formadora de cists, però similar a V1 en totes les altres característiques. A, C) Concentració de cèl·lules vegetatives (cèl·lules  $\text{dm}^{-3}$ ) i fluxos d'encistament (cèl·lules  $\text{dm}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ); B, D) Concentració de cists totals i madurs en el sediment (cists  $\text{dm}^{-2}$ ), i fluxos d'excistament (cèl·lules  $\text{dm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

mentar un model dinàmic basat conceptualment en el cicle de vida d'*Alexandrium minutum* en un port mediterrani (Estrada *et al.*, 2010). Amb aquest model es van simular una sèrie d'escenaris per esbrinar els possibles efectes de variacions en les taxes d'excistament i encistament i en la longitud del període de latència sobre la intensitat i duració de les PAN d'*A. minutum*. Les simulacions (vegeu un exemple a la figura 3) van posar en relleu la necessitat de conèixer no només les taxes de transició entre fases del cicle de vida, com les d'excistament i encistament, sinó també les taxes de pèrdua de cists, per factors abiòtics o biòtics a la columna d'aigua i al sediment. Es va veure també que els fluxos d'excistament poden contribuir de manera rellevant a incrementar les poblacions de cèl·lules vegetatives durant fases inicials d'una proliferació o quan la taxa neta de creixement de les cèl·lules vegetatives és negativa o baixa, però tenen poca importància si les cèl·lules vegetatives mantenen un creixement exponencial. De tota manera, malgrat que els cists no contribueixin gaire a la magnitud final d'una proliferació, poden representar un mecanisme de seguretat si les condicions ambientals són desfavorables per a l'espècie.

#### ALLELOPATIA I PREDACIÓ

Determinades espècies o soques de fitoplàncton, entre aquestes algunes típiques formadores de PAN, produeixen substàncies que poden afectar negativament el creixement d'altres microalgues o l'activitat d'organismes predadors. L'efecte negatiu sobre microalgues potencialment competidores s'anomena allelopatia (encara que inicialment aquest terme es referia també a interaccions positives) i s'estudia típicament amb experiments de laboratori en què s'afegeixen cèl·lules o extractes de l'espècie tòxica a cultius d'una altra espècie o a comunitats naturals (Gentien i Arzul, 1990; Uchida *et al.*, 1999; Fistarol *et al.*, 2004). Exemples ben coneguts d'espècies allelopàtiques són els de l'haptofícia *Chrysochromulina polylepis*, responsable d'una marea roja a Kattegat, l'any 1988, que va provocar una important mortaldat de salmons engabiats (Maestrini i Granéli, 1991), i el de *Prymnesium parvum* (Fistarol *et al.*, 2003), una altra haptofícia, que també causa mortalitats de peixos en aigües salabroses. L'efecte allelopàtic està sovint relacionat amb la producció de compostos ictiotòxics o hemolítics, diferents de les toxines responsables de PSP o DSP.

L'espectacularitat de les demostracions experimentals d'efectes allelopàtics ha fet que moltes vegades se'ls atribueixi un paper clau en la formació de mareas roges per les espècies responsables, però es coneix poc la rellevància ecològica de l'allelopatia en condicions naturals. A fi d'esbrinar la importància d'aquest tipus d'interaccions, Solé *et al.* (2005) van modelar i quantificar, a partir de dades experimentals publicades, l'efecte allelopàtic de *C. polylepis* sobre *Heterocapsa tri-*

*quetra* (Schmidt i Hansen, 2001) i van arribar a la conclusió que, almenys en el cas de *C. polylepis*, l'allelapatia esdevenia important només a concentracions molt altes d'aquesta espècie, de manera que era poc probable que aquest efecte fos un factor important en les fases inicials d'una proliferació. Jonsson *et al.* (2009) van arribar a conclusions similars a partir de models i d'una metaanàlisi de dades experimentals.

Els possibles efectes de toxines (o altres defenses de tipus morfològic o fisiològic) algals sobre predadors del micro- o mesozooplànton van des de la disuasió fins a efectes nocius sobre la fisiologia o fecunditat del zooplànton (Huntley *et al.*, 1986; Buskey *et al.*, 1997). Sovint, la possessió de defenses contra la predació fa que el zooplànton seleccioni altres espècies per a alimentar-se. En contrast amb el cas de l'allelapatia, diversos estudis basats en models (Solé *et al.*, 2006a i 2006b) confirmen el fet que la redirecció de la predació cap a una espècie no defensada pot ser un factor rellevant en el desenvolupament d'una proliferació de l'espècie defensada. Solé *et al.* (2006b) utilitzen un senzill model amb una espècie de zooplànton herbívor i dues espècies de fitoplànton, una defensada (que anomenarem *espècie tòxica*) i una no, però amb una taxa intrínseca de creixement més alta que la de la primera, i consideren un paràmetre  $\varphi$ , que quantifica la disponibilitat relativa de l'espècie tòxica per als herbívors (de manera, que la disponibilitat relativa de l'espècie no tòxica és  $1 - \varphi$ ). En condicions de baixa abundància de les poblacions de fitoplànton, com es tindrien en fases inicials d'una proliferació, i suposant que la taxa de creixement del zooplànton és baixa comparada amb la de les algues, es pot definir un valor crític del paràmetre de disponibilitat,  $\varphi_c$ , de manera que l'espècie que prolifera és la tòxica per a  $\varphi > \varphi_c$  i la no tòxica per a  $\varphi < \varphi_c$ .

## INTERACCIONS AMB BACTERIS

Silva (1962) va indicar la presència de bacteris intracel·lulars en cultius de dinoflagel·lades tòxiques i va suggerir que estaven implicats en la toxicitat de les microalgues (Silva, 1981). Autors posteriors han documentat també l'existència d'associacions entre bacteris i microalgues (Franca *et al.*, 1996), però no ha estat fins fa relativament poc, amb la utilització de tècniques de biologia molecular, que s'han pogut fer progressos importants en relació amb la rellevància ecològica d'aquestes associacions. Així, s'ha vist que els grups de bacteris que s'associen més sovint a microalgues són els *Alfa Proteobacteria* i, entre aquests, els de la branca (clade) de *Roseobacter* (Kodama *et al.*, 2006). A la costa catalana, Sala *et al.* (2005) van identificar, mitjançant DGGE (*denatured gel gradient electrophoresis*), un grup de *Roseobacter* que apareixia associat a les proliferacions d'*Alexandrium minutum* i *A. catenella*, dues dinoflagel·lades productores de PSP. Les funcions atribuïdes als

bacteris en aquestes associacions són diverses. De manera general, els bacteris poden contribuir a la remineralització de nutrients, però també s'ha suggerit que podrien excretar vitamines o altres substàncies, com sideròfors, que afavoririen el creixement de les algues. Això podria explicar que determinades espècies, com *Gymnodinium catenatum*, necessitin obligatòriament determinats tipus de bacteris per a desenvolupar-se (Kodama *et al.*, 2006). També s'han assenyalat els bacteris com a possibles reguladors de la producció de toxines (Silva, 1982; Gallacher *et al.*, 1997), però treballs recents (Wichels *et al.*, 2004) dubten que puguin produir toxina de manera autònoma. Per exemple, Bates *et al.* (2004) troben que la presència de bacteris estimula la producció d'àcid domoic per *Pseudo-nitzschia multiseries* i demostren que els bacteris sols no produeixen toxina, però no poden excloure la possibilitat que els bacteris epífits de *Pseudo-nitzschia* produeixin precursors de la toxina o àdhuc que en produeixin ells mateixos.

## LES PAN A LES COSTES CATALANES

A la Mediterrània, les marees roges eren considerades com un fenomen infreqüent fins ben entrat el segle xx, encara que aquesta raresa té probablement molt a veure amb la falta d'investigadors. A les costes catalanes, la primera purga de mar que va ser descrita en una publicació científica (López i Arté, 1971) va ser deguda a *Noctiluca scintillans*, una dinoflagel·lada heterotròfica molt bioluminiscent que pot arribar a tenir fins a 1-2 mm de diàmetre, i que dona a les aigües un aspecte que recorda el suc de tomàquet. Segons López i Arté (1971), l'aparició d'aquesta purga de mar va anar associada a una entrada d'aigua atlàntica, seguida d'un augment de la insolació i de la temperatura de l'aigua, que van contribuir a augmentar l'estabilitat de les capes superficials. Les altes concentracions de *N. scintillans* s'estenien des de la costa francesa del golf del Lleó fins al delta de l'Ebre, encara que entre Mataró i Barcelona l'abundància d'organismes no va ser prou alta per a donar color a les aigües. En anys següents es van donar altres purgues de mar degudes a aquest organisme, però no van ser estudiades científicament. En general, les proliferacions de *N. scintillans* no tenen conseqüències nocives, però s'han descrit situacions en què hi ha hagut danys a altres organismes marins a causa de les grans quantitats d'amoni excretades per aquesta dinoflagel·lada.

L'any 1987 es va establir a la costa catalana un programa de monitoratge de fitoplàncton tòxic, finançat per la Generalitat, com a part del qual s'analitzaven mostres de fitoplàncton de diversos punts de la costa i especialment del delta de l'Ebre, on calia controlar la qualitat de l'aigua per a les explotacions de bivalves. Poc temps més tard, el mes de maig de 1989, es va detectar al port de Sant Carles de la Ràpita una marea roja d'*Alexandrium minutum*, dinoflagel·lada que va proliferar també, encara que en concentracions més baixes, dins de la badia dels

Alfacs. Les proves de PSP en musclos exposats a *A. minutum* van donar positives i es va aturar l'extracció de bivalves durant unes setmanes. *A. minutum* va ser descrit per Halim (1960) a partir d'una marea roja al port d'Alexandria i té una distribució en principi cosmopolita, cosa que suggereix que probablement formava part des de feia temps de la flora fitoplanctònica de les aigües costaneres catalanes però havia passat desapercbut. L'any 1993, *Gyrodinium impudicum*, una espècie sovint confosa amb *G. catenatum*, com s'ha indicat més amunt, va protagonitzar una monumental marea bruna a les costes catalanes.

Des de l'establiment del programa de monitoratge del fitoplàncton tòxic, que actualment forma part del programa de seguiment i control de les masses d'aigua que gestiona l'Agència Catalana de l'Aigua (ACA, Generalitat de Catalunya), d'acord amb la Directiva de Medi Ambient, el coneixement del fitoplàncton potencialment nociu a les aigües catalanes s'ha anat ampliant progressivament (Vila *et al.*, 2001a). Un cas interessant és el d'*Alexandrium catenella*, un altre productor de PSP. Aquesta espècie forma part de l'anomenat complex d'*A. tamarense*, que inclou un grup de morfoespècies difícils de classificar i que necessiten una revisió taxonòmica (Lilly *et al.*, 2007). Per simplificar, en el text s'escriurà *Alexandrium catenella*, encara que possiblement seria més precisa una expressió com *Alexandrium* del morfotipus *catenella* o similar. *A. catenella* havia estat observat en aigües del mar català, però era rar (Margalef i Estrada, 1987) i poc abundant. El 1996 va ser detectat al port de Barcelona i els anys següents va causar importants proliferacions als ports de Barcelona i d'altres llocs de la costa catalana (Vila *et al.*, 2001b). *A. catenella* ha estat trobat també a l'estany de Thau (Lilly *et al.*, 2002), i és tema de debat si es tracta d'una introducció recent (Penna *et al.*, 2008; Masseret *et al.*, 2009). Curiosament, les grans proliferacions d'*A. catenella* al port de Barcelona es van interrompre pels voltants de 2001 (Vila *et al.*, 2005), després d'obres de millora que van fer disminuir l'entrada de nutrients al port. Una altra espècie d'*Alexandrium*, *A. taylori*, produeix taques brunes en aigües d'algunes platges i, malgrat que no és tòxica, representa un perjudici estètic i és nociu des de punts de vista socioeconòmics (Garcés *et al.*, 1999).

Actualment, la llista d'espècies d'*Alexandrium* detectades a la Mediterrània és nombrosa, però cal notar que una gran part d'aquestes són morfològicament molt semblants (en particular les de l'anomenat complex d'*A. tamarense*) i és difícil discriminar-les. A més, sovint el morfotipus d'una soca no es correspon amb altres propietats com la producció de toxines. Recentment, Penna *et al.* (2008) van analitzar seqüències de nucleòtids del gen 5.8 S i de regions de l'espaiador transcrit intern (*internal transcribed spacer*) de l'operó del rRNA de 60 soques d'*Alexandrium* spp. isolades a la Mediterrània i altres llocs del món. Dels quatre llinatges del complex d'*A. tamarense*, tres, els anomenats Mediterrani, Europeu Occidental i Asiàtic Temperat, es troben a la Mediterrània. El quart llinatge és el

Nord-atlàntic i segons Penna *et al.* (2008) representa probablement el grup ancestral. Totes les soques d'*A. minutum* de la Mediterrània van mostrar un alt grau de similitud, d'acord amb resultats obtinguts en altres regions marines. El mateix es va trobar amb *A. taylori*.

A part dels considerats més amunt, altres gèneres potencialment nocius, freqüents en aigües catalanes, són *Dinophysis* (dinoflagel·lada), *Pseudo-nitzschia* (diatomea) i *Karlodinium*. Algunes espècies de *Dinophysis*, com *D. caudata* i *D. sacculus*, produeixen PSP (Vila *et al.*, 2001a) i ocasionen tancaments en les explotacions de bivalves del delta de l'Ebre. *Pseudo-nitzschia*, un gènere característic de les proliferacions de diatomees en zones marines de tot el món, comprèn algunes espècies que en certes condicions poden produir àcid domoic, una neurotoxina causant d'AMP (Quijano-Scheggia *et al.*, 2010). *Karlodinium* és un gènere de taxonomia difícil, que només des de fa poc temps ha començat a aclarir-se. Al delta de l'Ebre se'n troben almenys dues espècies, *K. veneficum* i *K. armiger* (Garcés *et al.*, 2006), productores de toxines que no afecten els humans, però sí peixos i altres organismes.

En els darrers anys, alguns episodis d'irritació de la pell i de les vies respiratòries en algunes àrees de la Mediterrània, entre les quals es troben diverses localitats de la costa catalana, han estat temptativament associats a la presència de concentracions relativament altes de dinoflagel·lades epífites (sobre macroalgues) del gènere *Ostreopsis* (Vila *et al.*, 2008). De tota manera, com indiquen aquests autors, hi ha poca relació entre la densitat de població d'*Ostreopsis* i la presència o intensitat dels símptomes i és urgent la realització de nous estudis.

## PREDICCIÓ DE LES PAN

Com hem vist més amunt, es pot simular l'aparició de PAN amb models numèrics. Aquest tipus de models són eines importants per a explorar els mecanismes potencialment causants de PAN i per a construir una base comuna de coneixements, però són difícils d'aplicar quan la comprensió dels fenòmens implicats és insuficient o quan les dades disponibles són incompletes o de poca qualitat. Des d'un punt de vista de gestió de possibles efectes indesitjables de les PAN, una pregunta bàsica és com se'n pot predir l'ocurrència. Aquest és un problema difícil, ja que encara que es poguessin formular acuradament tots els processos implicats, una predicció a mitjà termini (uns pocs dies, per exemple) estaria subjecta no tan sols a les incertituds de la predicció del temps (important en relació amb la part hidrodinàmica dels models) sinó també a possibles interaccions caòtiques entre els diferents components de la biota de l'ecosistema considerat. Aquest problema fonamental es pot encarar parcialment de diverses maneres. Una és disminuir el nivell de precisió buscat. Si bé és pràcticament impossible

predir si una certa espècie serà abundant o no en un determinat moment, és sovint factible d'associar diferents situacions ambientals (sobretot quan es tracta de variacions estacionals) en un ecosistema amb la presència de determinats grups (*assemblages*, en anglès) d'espècies de fitoplàncton. Per exemple, l'anàlisi de components principals d'una sèrie temporal de dades de fitoplàncton preses entre 1990 i 2003 a la badia dels Alfacs indica que els valors negatius del segon component principal (PC2) que es repetien cada any a finals d'hivern - principis de primavera estaven relacionats amb la proliferació d'un grup de dinoflagel·lades que comprenia espècies nocives com *Dinophysis sacculus* i *Alexandrium minutum* (Llebot *et al.*, 2011). És a dir, no és fàcil preveure si un any determinat *A. minutum* farà una proliferació extraordinària, però es pot afirmar amb certa fiabilitat que si la fa serà a final d'hivern - principi de primavera. En aquest cas és interessant remarcar també que *Dinophysis caudata*, productor de DSP com *D. sacculus*, estava associat amb valors positius del PC2 i apareixia a la tardor, en lloc de finals d'hivern - principis de primavera.

Una altra possibilitat, quan el coneixement dels fenòmens que es volen estudiar és incomplet, és la utilització de l'anomenada lògica borrosa (*fuzzy logic*). En aquesta aproximació, s'intenta resumir un procés complex a base de «regles de coneixement» que combinen informació qualitativa i quantitativa i permeten treballar amb un cert grau d'incertesa (Blauw *et al.*, 2006).

Un exemple d'aplicació d'un model de lògica borrosa a les proliferacions d'*A. minutum* en ports de la costa catalana es pot trobar a Estrada *et al.* (2008). El primer pas en la implementació d'un model d'aquest tipus és el desenvolupament d'un esquema conceptual que representi les relacions entre les variables d'entrada, les variables intermèdies i la variable de sortida. Estrada *et al.* (2008) van basar el seu model conceptual en la constatació que una gran part de les PAN que tenen lloc a la costa catalana són fenòmens d'escala petita associats (Vila i Masó, 2005) a un augment del temps de residència de l'aigua degut a factors naturals (com en el cas de badies semitanques o de volums d'aigua limitats per un front oceanogràfic) o artificials (ports i altres infraestructures litorals). Una de les hipòtesis de partida va ser que, donades unes certes condicions inicials, les proliferacions d'*A. minutum* (com també les d'altres espècies) es veurien afavorides després de pluges seguides per un llarg període de bon temps, a causa de l'estabilització de la columna d'aigua i l'aportació de nutrients associats a l'aigua dolça. Dins d'aquest marc general, Estrada *et al.* (2008) van implementar un model de lògica borrosa per assajar aquesta hipòtesi i per predir la intensitat de les proliferacions d'*A. minutum*. Com que un dels objectius del model era proporcionar eines per a la gestió de les proliferacions, les variables d'entrada utilitzades van ser dades rutinàries procedents del Programa de Vigilància de Fitoplàncton Nociu i Tòxic a la Costa Catalana, patrocinat per l'ACA, i dels serveis meteorològics.



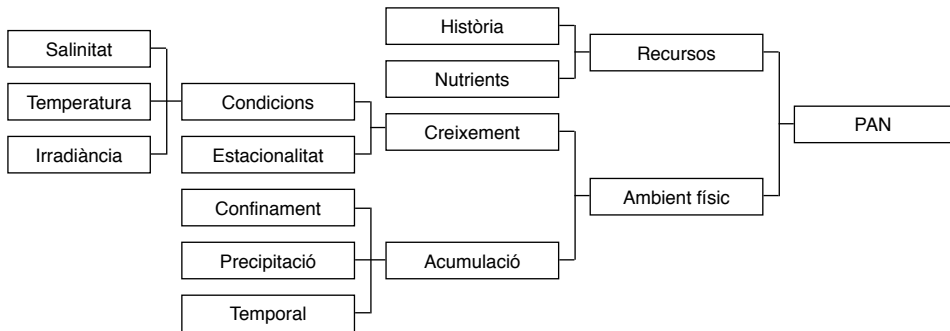


FIGURA 4. Model conceptual per al desenvolupament de proliferacions d'*Alexandrium minutum* a la costa catalana. A l'esquerra, «Salinitat», «Temperatura» i «Irradiància» representen els rangs d'aquestes variables per als quals és possible el creixement d'*A. minutum* («Condicions»). «Estacionalitat» indica l'època de l'any i juntament amb «Condicions» determinen la idoneïtat de la situació geogràfica i de l'època de l'any per al «Creixement» d'*A. minutum*. A la part baixa de l'esquema, «Confinament» indica el temps de residència de l'aigua, «Precipitació» parametritza els efectes de la pluja i la descàrrega fluvial i «Temporal» representa l'efecte del vent; aquestes tres variables controlen la possibilitat d'acumulació de cèl·lules, que augmenta amb el confinament i disminueix amb la dispersió causada per riuades o vents forts. «Nutrients» indica la disponibilitat de nutrients i combina amb «Història», que reflecteix el coneixement històric sobre la distribució d'*A. minutum* a la zona considerada, per a proporcionar una estimació dels «Recursos» disponibles pel desenvolupament de biomassa. «Creixement» i «Acumulació» determinen el grau d'adequació de l'ambient físic i es combinen amb els «Recursos» disponibles per a produir una predicció de la variable de sortida «PAN», que representa la magnitud de la proliferació d'*A. minutum* (vegeu Estrada *et al.*, 2008, per a més detalls).

El model conceptual d'Estrada *et al.* (2008) es presenta a la figura 4 (una versió més completa es troba a l'informe final del projecte europeu HABES, Harmful Algal Blooms Expert System, finançat pel 5è Programa Marc). El pas següent en la implementació d'un model de lògica borrosa és l'establiment de relacions quantitatives entre les variables i la definició de les anomenades funcions de pertinença (fig. 5). Les relacions entre les variables s'expressen en la forma de regles «Si... llavors...» (quadre 1) mentre que les funcions de pertinença varien entre 0 i 1 i expressen el grau («baix» «mitjà» o «alt» a l'exemple de la figura 5) en què una variable pertany a una classe determinada. En el model d'*A. minutum*, la classificació d'algunes variables per a les quals no es disposava de dades quantitatives es va fer en unitats relatives basades en una apreciació semiquantitativa o qualitativa de la informació existent. La parametrització de les altres variables es va fonamentar en una anàlisi de les observacions disponibles. Encara que no es van trobar relacions òbvies entre l'abundància d'*A. minutum* i les variables hidrogràfiques (temperatura i salinitat) o meteorològiques (com precipitació i direcció i velocitat

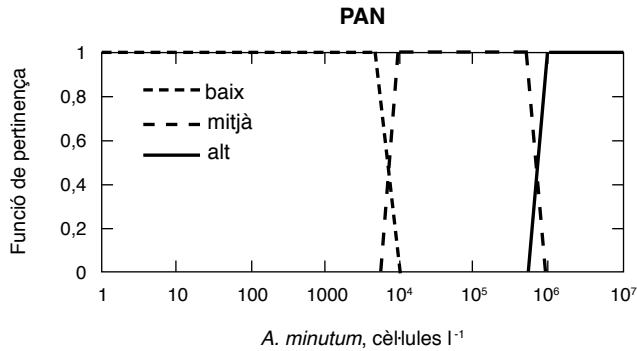


FIGURA 5. Funció de pertinència per a la intensitat de la proliferació d'*Alexandrium minutum* («PAN»)

del vent), es van poder constatar alguns patrons. Per exemple, en contra de la nostra hipòtesi inicial que les pluges havien d'afavorir les proliferacions, es va veure que, a partir d'un cert llindar d'intensitat, la precipitació tenia un efecte negatiu, probablement degut o bé a un efecte de rentatge de les descàrregues d'aigua dolça a la costa, o bé a un augment de la dispersió causat pel vent associat a les tempestes. D'acord amb aquestes observacions, es van establir relacions com les presentades al quadre 1.

El model es va calibrar amb dades del port Olímpic de Barcelona, preses entre 1996 i 2002, i es va validar amb dades del port d'Arenys de Mar (2000-2002), on s'han registrat les més altes abundàncies d'*A. minutum* de la costa catalana. Com es pot veure al quadre 2, el model predeïa amb èxit totes les proliferacions amb abundàncies d'*A. minutum* superiors a  $10^6$  cèl·lules  $l^{-1}$  (la categoria PAN «alta»). La major part d'errors tenien lloc entre les categories PAN «mitjana» i PAN «baixa» i tendien a exagerar els valors observats, un tipus d'error més desitjable que

Paràmetres d'entrada			Paràmetre de sortida
Confinament	Precipitació	Temporal	Acumulació
Baix	Baix	Alt	Baix
Alt	Baix	Alt	Alt
Mitjà	Baix	Alt	Mitjà

QUADRE 1. Exemple parcial de regles de coneixement entre les variables d'entrada «Confinament», «Precipitació» i «Temporal» i la variable de sortida «Acumulació». La taula completa inclou totes les combinacions entre les diferents magnituds de les variables d'entrada.

Olimpic (1996-2002)

PAN		Observat		
		Baix	Mitjà	Alt
Modelat	Baix	151	1	0
	Mitjà	36	2	0
	Alt	13	4	1
% correcte		76	29	100

Arenys (2000-2002)

PAN		Observat		
		Baix	Mitjà	Alt
Modelat	Baix	61	6	0
	Mitjà	24	7	0
	Alt	6	1	5
% correcte		76	50	100

QUADRE 2. Comparació entre les abundàncies modelades i observades d'*Alexandrium minutum*. Les dades del port Olímpic (a dalt) es van fer servir per a calibrar el model, que va ser validat amb un conjunt independent de dades del port d'Arenys de Mar (a baix). Les columnes «Baix», «Mitjà» i «Alt» indiquen la magnitud de la proliferació («PAN») d'*A. minutum* (vegeu la figura 4).

L'oposat de subestimar la intensitat de les proliferacions. L'alt percentatge d'errors en la categoria PAN «baixa» és poc interessant, ja que aquesta és amb molta diferència la situació més freqüent. La validació del model per a les altes abundàncies d'*A. minutum* s'ha de prendre amb precaució, atès l'escàs nombre d'episodis detectats. De tota manera, els resultats indiquen la importància de llargs períodes de bon temps i mostren com l'aproximació de lògica borrosa pot ajudar a identificar combinacions de factors que afavoreixen el desenvolupament de proliferacions.

#### TENDÈNCIES I VARIABILITAT

Durant les darreres dècades han augmentat de manera notable tant el nombre de PAN registrades mundialment com el d'espècies de fitoplàncton considerades tòxiques. Aquest increment, però, comprèn components tan diversos com

canvis ambientals, naturals i antropogènics, que hagin causat l'augment real de les PAN en determinats llocs i l'expansió del rang de certes espècies, la més gran utilització de recursos i àrees costaneres, i el fet que arreu del món hi ha una més gran percepció del problema, de manera que en els darrers anys s'han dedicat més esforços al seu estudi i monitoratge. Moltes vegades, els canvis detectats poden atribuir-se a causes naturals, però la manca de sèries de dades de llargada suficient fa difícil saber si es pot parlar de tendències a llarg termini o si es tracta de fluctuacions. Per exemple, Maclean (1989) va relacionar les proliferacions de *Pyrodinium bahamense* del Pacífic occidental amb el fenomen d'El Niño - Oscil·lació del Sud (ENSO) i Belgrano *et al.* (1999) van descriure una associació entre l'abundància d'espècies tòxiques en un fiord de Suècia i l'oscil·lació nord-atlànica. Molts treballs han assenyalat una associació entre l'augment del nombre o intensitat de les proliferacions algals (nocives o no) i l'eutrofització o increment de les descàrregues de nutrients, principalment nitrogen i fòsfor, a les aigües costaneres. És clar que el desenvolupament de biomassa algal necessita nutrients i que aportacions massives de nutrients solen donar lloc a grans acumulacions de biomassa, però no hi ha una relació lineal entre les dues variables. Entrades de nutrients quantitativament similars poden donar lloc a abundàncies de fitoplàncton molt diferents, d'acord amb característiques ambientals i de les xarxes tròfiques de cada lloc (Cloern, 2001; Nixon, 2009). Segons Zingone i Wyatt (2004), una anàlisi aprofundida fa dubtar de l'existència d'una relació directa entre PAN i eutrofització àdhuc en casos tan esmentats com el del mar interior de Seto, al Japó (Okaichi, 1989).

En aigües catalanes i mediterrànies en general, l'increment de la població humana prop de la costa ha anat acompanyat de més producció d'aigües residuals riques en nutrients, però a la vegada han augmentat les regulacions ambientals i la capacitat de tractament d'aquestes aigües, de manera que, segons Garcés *et al.* (2000), en els darrers trenta anys l'entrada de nutrients a la zona costanera catalana no hauria augmentat significativament, tret potser d'algunes àrees confinades. En canvi, durant les darreres dècades, la intensificació del tràfic de vaixells i dels trasllats de bivalves entre instal·lacions d'aqüicultura podrien haver contribuït a l'expansió recent del rang de distribució d'algunes espècies. Un altre factor antropogènic de gran importància és l'augment d'àrees confinades lligat a l'establiment de ports esportius i altres infraestructures. Aquestes àrees tenen alts temps de residència de l'aigua i proporcionen ambients favorables per a l'acumulació de cists en els sediments. A la costa catalana, l'increment en el nombre de ports —actualment, hi ha uns quaranta ports per 400 km de costa— seria el principal factor responsable de l'augment de PAN, sobretot pel que fa a *Alexandrium* spp. (Garcés *et al.*, 2000). Pel que fa al canvi climàtic, de moment no es disposa a Catalunya de sèries prou llargues de dades per a esbrinar-ne possibles efectes.

Una anàlisi de catorze anys de dades de fitoplàncton dels Alfacs i el Fangar no va detectar tendències temporals apreciables ni en la concentració de clorofil·la ni en l'abundància de diatomees i dinoflagel·lades (Llebot *et al.*, 2011).

## OBSERVACIONS FINALS

L'interès suscitat per les PAN ha fomentat la recerca sobre els diversos aspectes que hi incideixen i ha deixat de manifest que es tracta d'un fenomen complex, amb components fisiològics, biogeogràfics i ecològics, però també socioeconòmics.

Cal remarcar que la «nocivitat» no és una propietat intrínseca d'una espècie algal determinada sinó una qualificació subjectiva que depèn de la interacció entre aquesta espècie i les activitats humanes. Des del punt de vista fisiològic o ecològic, no té sentit fer diferències entre proliferacions nocives o no. De fet, com comenten Zingone i Wyatt (2004), en un context de creixent interacció entre la societat humana i l'ambient costaner, qualsevol espècie algal té la possibilitat d'esdevenir nociva en un moment o altre. D'aquí que tota la recerca sobre PAN, en gran part estimulada pels efectes econòmics d'aquests fenòmens, hagi contribuït a avançar molts aspectes del coneixement del fitoplàncton marí i a plantejar un bon nombre de noves preguntes. D'altra banda, la investigació de les PAN ha conduït a un renovat interès per la taxonomia i per l'estudi de fisiologia i ecologia dels organismes responsables. Aquest èmfasi en el coneixement de les propietats de les diferents espècies i de com interaccionen amb variables ambientals biòtiques i abiòtiques és clau per a comprendre processos com els cicles biogeoquímics i la successió planctònica i per a esbrinar com pot respondre l'ecosistema marí a alteracions antropogèniques com el canvi climàtic o les alteracions en els cicles dels nutrients.

## BIBLIOGRAFIA

- AMATO, A.; KOOISTRA, W. H.; GHIRON, J. H.; MANN, D. G.; PRÖSCHOLD, T.; MONTRESOR, M. (2007). «Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms». *Protist*, vol. 158, p. 193-207.
- AMORIM, A.; DALE, B. (2006). «Historical cyst record as evidence for the recent introduction of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in the north-eastern Atlantic». *African Journal of Marine Science*, vol. 28 (2), p. 193-197.
- ANDERSON, D. M.; CHISHOLM, S. W.; WATRAS, J. C. (1983). «Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*». *Marine Biology*, vol. 76, p. 179-189.
- BALECH, E. (1964). «El plancton de Mar del Plata durante el período 1961-1962». *Bol. Inst. Biol. Mar. Univ. Nac. B. Aires [Mar del Plata]*, vol. 4, p. 1-49.
- BATES, S. S.; GAUDET, J.; KACZMARSKA, I.; EHRMAN, J. M. (2004). «Interaction between bacteria and the domoic acid-producing diatom *Pseudo-nitzschia multiseriis* (Has-

- le) Hasle; can bacteria produce domoic acid autonomously?» *Harmful Algae*, vol. 3, p. 11-20.
- BELGRANO, A.; LINDAHL, O.; HERNROTH, B. (1999). «North Atlantic Oscillation primary productivity and toxic phytoplankton in the Gullmar Fjord, Sweden (1985-1996)». *Proc. R. Soc. Lond. B*, vol. 266, p. 425-430.
- BERDALET, E. (1992). «Effects of turbulence on the marine dinoflagellate *Gymnodinium nelsonii*». *J. Phycol.*, vol. 28, p. 267-272.
- BERDALET, E.; ESTRADA, M. (2005). «Effects of small-scale turbulence on the physiological functioning of marine microalgae». A: RAO, S. (ed.). *Algal cultures, analogues of blooms and applications*. Vol. 2. Enfield, EUA: Science Publishers, p. 459-500.
- BLAUW, A. N.; ANDERSON, P.; ESTRADA, M.; JOHANSEN, M.; LAANEMETS, J.; PEPPERZAK, L.; PURDIE, D.; RAINE, R.; VAHTERA, E. (2006). «The use of fuzzy logic for data analysis and modelling of European harmful algal blooms: results of the HABES project». *African Journal of Marine Science*, vol. 28 (2), p. 365-369.
- BOLCH, C. J. S.; BLACKBURN, S. I.; HALLEGRAEFF, G. M.; VAILLANCOURT, R. E. (1999). «Genetic variation among strains of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae)». *J. Phycol.*, vol. 35, p. 356-367.
- BOLLI, L.; LLAVERIA, G.; GARCÉS, E.; GUADAYOL, O.; LENNING, K. van; PETERS, F.; Berdalet, E. (2007). «Modulation of ecdysal cyst and toxin dynamics of two Alexandrium (Dinophyceae) 3 species under small-scale turbulence». *Biogeosciences Discuss.*, vol. 4, p. 893-908.
- BRAVO, I.; REGUERA, B.; MARTÍNEZ, A.; FRAGA, S. (1990). «First report of *Gymnodinium catenatum* Graham on the Spanish Mediterranean coast». A: GRANÉLI, E.; SUNDRÖM, B.; EDLER, L.; ANDERSON, D. M. (ed.). *Toxic Marine Phytoplankton*. Nova York: Elsevier, p. 449-452.
- BUSKEY, E.; MONTAGNA, P.; AMOS, A.; WHITLEDGE, T. (1997). «Disruption of grazer populations as a contributing factor to the initiation of the Texas brown tide algal bloom». *Limnol. Oceanogr.*, vol. 42, p. 1215-1222.
- CALBET, A.; BROGLIO, E.; SAIZ, E.; ALCARAZ, M. (2002). «Low grazing impact of mesozooplankton on the microbial communities of the Alborán Sea: a possible case of inhibitory effects by the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*». *Aquat. Microb. Ecol.*, vol. 26, p. 235-246.
- CAMPOS, M. J.; FRAGA, S.; MARIÑO, J.; SÁNCHEZ, F. J. (1982). «Red tide monitoring programme en NW Spain. Report of 1977-1981». ICES C. M. 1982/L:2.
- CLOERN, J. E. (2001). «Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 210, p. 223-253.
- DAVIDOVICH, N. A.; BATES, S. S. (2001). «*Pseudo-nitzschia* life cycle and the sexual diversity of clones in diatom populations». A: GARCÉS, E.; ZINGONE, A.; MONTRESOR, M.; REGUERA, B.; DALE, B. (ed.). *LIFEHAB Life histories of microalgal species causing harmful blooms*. Informe d'un taller de la Direcció General de Ciència, Recerca i Desenvolupament de la Comissió Europea, Calvià, 24-27 d'octubre, p. 27-30.
- DELGADO, M.; ESTRADA, M.; CAMP, J.; FERNÁNDEZ, J. V.; SANTMARTÍ, M.; LLETÍ, C. (1990). «Development of a toxic *Alexandrium minutum* Halim (Dinophyceae) bloom in the harbour of Sant Carles de la Ràpita (Ebro Delta, northwestern Mediterranean)». *Sci. Mar.*, vol. 54, p. 1-7.
- ESTRADA, M. (1976). «Modelos empleados en la interpretación de la heterogeneidad del fitoplancton». *Oecología Aquatica*, vol. 2, p. 3-13.

- ESTRADA, M. (1986). «Mareas rojas». *Informes Técnicos del Instituto de Investigaciones Pesqueras*, vol. 132, p. 1-16.
- (1989). «Proliferaciones de dinoflagelados en microcosmos y en ecosistemas naturales». *Cuadernos da Area de Ciencias Mariñas* [Seminario de Estudos Galegos], vol. 4, p. 45-53.
- ESTRADA, M.; ALCARAZ, M.; MARRASÉ, C. (1987). «Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 38, p. 267-281.
- ESTRADA, M.; ARIN, L.; BLASCO, D.; BLAUW, A.; CAMP, J.; GARCÉS, E.; SAMPEDRO, N.; VILA, M. (2008). «A fuzzy logic model for *Alexandrium* proliferations in harbours of the Catalan coast». A: MOESTRUP, Ø. [et al.] (ed.). *Proceedings of the 12th International Conference on Harmful Algae*. ISSHA and IOC of UNESCO, p. 111-113.
- ESTRADA, M.; BERDALET, E. (1998). «Effects of turbulence on phytoplankton». A: ANDERSON, D. M.; CEMBELLA, A. D.; HALLEGRAEFF, G. M. (ed.). *Physiological ecology of harmful algal blooms*. Berlín: Springer Verlag, p. 601-618. (NATO-ASI Series; G41) [ISBN: 3-540-64117-3]
- ESTRADA, M.; BLASCO, D. (1979). «Two phases of the phytoplankton community in the Baja California upwelling». *Limnol. Oceanogr.*, vol. 24, p. 1065-1080.
- ESTRADA, M.; MARRASÉ, C.; ALCARAZ, M. (1988). «Phytoplankton response to intermittent stirring and nutrient addition in marine microcosms». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 48, p. 225-234.
- ESTRADA, M.; SÁNCHEZ, F. J.; FRAGA, S. (1984). «*Gymnodinium catenatum* GRAHAM en las rías gallegas». *Inv. Pesq.*, vol. 48, p. 311-340.
- ESTRADA, M.; SOLÉ, J.; ANGLÈS, S.; GARCÉS, E. (2010). «The role of resting cysts in *Alexandrium minutum* population dynamics». *Deep Sea Res. Part II- Top. Stud. Oceanogr.*, vol. 57, p. 308-321.
- FISTAROL, G. O.; LEGRAND, C.; GRANÉLI, E. (2003). «Allelopathic effect of *Prymnesium parvum* on a natural plankton community». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 255, p. 115-125.
- FISTAROL, G.; LEGRAND, C.; SELANDER, E.; HUMMERT, C.; STOLTE, W.; GRANÉLI, E. (2004). «Allelopathy in *Alexandrium* spp.: effect on a natural plankton community and on algal monocultures». *Aquat. Microb. Ecol.*, vol. 35, p. 45-56.
- FRANCA, S.; PINTO, L.; ALVITO, P.; SOUSA, I.; VASCONCELOS, V.; DOUCETTE, G. J. (1996). «Studies on prokaryotes associated with PSP producing dinoflagellates». A: YASUMOTO, T.; OSHIMA, Y.; FUKUYO, Y. (ed.). *Harmful and Toxic Algal Blooms*. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, p. 347-350.
- FRANKS, P. J. S. (1997). «Models of harmful algal blooms». *Limnol. Oceanogr.*, vol. 42, p. 1273-1282.
- GALLACHER, S.; FLYNN, K. J.; FRANCO, J. M.; BRUEGGEMANN, E. E.; HINES, H. B. (1997). «Evidence for production of paralytic shellfish toxins by bacteria associated with *Alexandrium* spp. (Dinophyta) in culture». *Appl. Environ. Microbiol.*, vol. 63, p. 239-245.
- GARCÉS, E.; FERNÁNDEZ, M.; PENNA, A.; LENNING, K. A. G. van; CAMP, J.; ZAPATA, M. (2006). «Characterization of NW Mediterranean *Karlodinium* spp. (Dinophyceae) strains using morphological, molecular, chemical, and physiological methodologies». *J. Phycol.*, vol. 42, p. 1096-1112.

- GARCÉS, E.; MASÓ, M.; CAMP, J. (1999). «A recurrent and localized dinoflagellate bloom in a Mediterranean beach». *J. Plankton Res.*, vol. 21, p. 2373-2391.
- GARCÉS, E.; MASÓ, M.; VILA, M.; CAMP, J. (2000). «Harmful algae events in the Mediterranean: are they increasing?». *Harmful Algae News*, vol. 20, p. 1+10-11.
- GARCÉS, E.; ZINGONE, A.; MONTRESOR, M.; REGUERA, B.; DALE, B. (ed.). (2002). *LIFE-HAB: Life History of Microalgal Species Causing Harmful Blooms* [en línia]. Bruxelles: Comissió Europea. <<http://www.icm.csic.es/bio/projects/lifehab/>>
- GENTIEN, P.; ARZUL, G. (1990). «Exotoxin production by *Gyrodinium* cf. *aureolum* (Dinophyceae)». *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, vol. 70, p. 571-581.
- GEOHAB (2001). *Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan*. Ed. a cura de P. Glibert i G. Pitcher. Baltimore; París: SCOR: IOC, p. 1-87.
- GÓMEZ, F. (2003). «The toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*: an invader in the Mediterranean Sea». *Acta Bot. Croat.*, vol. 62, p. 65-72.
- GRAHAM, H. W. (1943). «*Gymnodinium catenatum*, a new dinoflagellate from the Gulf of California». *Trans. Am. microsc. Soc.*, vol. 62, p. 259-261.
- HADA, Y. (1967). «Protozoan plankton of the Inland Sea, Setonaikai I. The Mastigophora». *Bull. Suzugamine Women's Coll. Nat. Sci.*, vol. 13, p. 1-26.
- HALIM, Y. (1960). «*Alexandrium minutum*, nov. g. nov. sp. Dinoflagellé provocant des "Eaux Rouges"». *Vie et Milieu*, vol. 11, p. 102-105.
- HALLEGRAEFF, G. M. (2003). «Harmful algae: a global overview». A: HALLEGRAEFF, G. M.; ANDERSON, D. M.; CEMBELLA, A. D. (ed.). *Manual on Marine Harmful Microalgae*. París: UNESCO Publishing, p. 25-49.
- HALLEGRAEFF, G. M.; BOLCH, C. J. (1992). «Transport of dinoflagellate cysts in ship's ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture». *J. Plankton Res.*, vol. 14, p. 1067-84.
- HALLEGRAEFF, G. M.; STANLEY, S. O.; BOLCH, C. J.; BLACKBURN, S. I. (1989). «*Gymnodinium catenatum* blooms and shellfish toxicity in Southern Tasmania, Australia». A: OKAICHI, T.; ANDERSON, D. M.; NEMOTO, T. (ed.). *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Nova York: Elsevier, p. 77-80.
- HUNTLEY, M.; SYKES, P.; ROHAN, S.; MARIN, V. (1986). «Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepod *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 28, p. 105-120.
- ILLOUL, H.; MASO, M.; FIGUEROA, R. I.; LENNING, K. V. (2005). «Detection of toxic *Gymnodinium catenatum* (Graham, 1943) in Algerian waters (SW Mediterranean Sea)». *Harmful Algae News*, vol. 29, p. 10-12.
- JONSSON, P. R.; PAVIA, H.; TOTH, G. (2009). «Formation of harmful algal blooms cannot be explained by allelopathic interactions». *PNAS*, vol. 106, p.11177-11182.
- JUHL, A. R.; LATZ, M. I. (2002). «Mechanisms of fluid shear-induced inhibition of population growth in a red-tide dinoflagellate». *J. Phycol.*, vol. 38, p. 683-694.
- KARP-BOSS, L.; BOSS, E.; JUMARS, P. A. (2000). «Effects of shear on swimming by dinoflagellate individuals and chains». *Limnol. Oceanogr.*, vol. 45, p. 1594-1602.
- KIERSTEAD, H.; SLOBODKIN, L. B. (1953). «The size of water masses containing plankton blooms». *J. Mar. Res.*, vol. 12, p. 141-147.
- KODAMA, M.; DOUCETTE, G. J.; GREEN, D. H. (2006). «Relationships Between Bacteria and Harmful Algae». A: GRANÉLI, E.; TURNER, J. T. (ed.). *Ecology of Harmful Algae*. Berlín: Springer, p. 243-255.



- LILLY, E. L.; HALANYCH, K. H.; ANDERSON, D. M. (2007). «Species boundaries and biogeography of the *Alexandrium tamarense* complex (Dinophyceae)». *J. Phycol.*, vol. 43, p. 1329-1338.
- LILLY, E. L.; KULIS, D. M.; GENTIEN, P.; ANDERSON, D. M. (2002). «Paralytic shellfish poisoning toxins in France linked to a human-introduced strain of *Alexandrium catenella* from the western Pacific: evidence from DNA and toxin analysis». *J. Plankton Res.*, vol. 24, p. 443-452.
- LLAVERIA, G. (2009). «Effects of small-scale turbulence on dinoflagellate ecophysiology». Tesi doctoral. Barcelona: Universitat Politècnica de Catalunya. Institut de Ciències del Mar (CSIC), p. 187.
- LLAVERIA, G.; FIGUEROA, R. I.; GARCÉS, E.; BERDALET, E. (2009). «Cell cycle and cell mortality of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) under small-scale turbulence». *J. Phycol.*, vol. 45, p. 1106-1115.
- LLAVERIA, G.; ROSS, O. N.; GARCÉS, E.; FIGUEROA, R. I.; SAMPEDRO, N.; BERDALET, E. (2010). «Small-scale turbulence can reduce parasite infectivity to dinoflagellates». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 412, p. 45-56.
- LLEBOT, C.; SOLÉ, J.; DELGADO, M.; FERNÁNDEZ-TEJEDOR, M.; CAMP, J.; ESTRADA, M. (2011). «Hydrographical forcing and phytoplankton variability in two semi-enclosed estuarine bays». *J. Mar. Sys.*, vol. 86, p. 69-86.
- LÓPEZ, J.; ARTÉ, P. (1971). «Aguas rojas en las costas catalanas». *Inv. Pesq.*, vol. 35, p. 699-708.
- LÓPEZ COLLOGUDO, D. (1688). *Historia de Yucatán*. Campeche, Mèxic: Publicaciones del H. Ayuntamiento de Campeche. [Citat a Magaña *et al.*, 2003]
- MACLEAN, J. L. (1989). «Indo-Pacific red tides, 1985-1988». *Mar. Poll. Bull.*, vol. 20, p. 304-310.
- MAESTRINI, S.; GRANÉLI, E. (1991). «Environmental conditions and ecophysiological mechanisms which led to the 1988 *Chrysocromulina polylepis* bloom: an hypothesis». *Oceanol. Acta*, vol. 14, p. 397-413.
- MAGAÑA, H. A.; CONTRERAS, C.; VILLAREAL, T. A. (2003). «A historical assessment of *Karenia brevis* in the western Gulf of Mexico». *Harmful Algae*, vol. 2, p. 163-171
- MARGALEF, R. (1956). «Estructura y dinámica de la "purga de mar" en la Ría de Vigo». *Inv. Pesq.*, vol. 5, p. 113-134.
- (1978). «Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment». *Oceanologica Acta*, vol. 1, p. 493-509.
- MARGALEF, R.; DURÁN, M.; SAIZ, F. (1955). «El fitoplancton de la ría de Vigo de enero de 1953 a marzo de 1954». *Inv. Pesq.*, vol. 2, p. 85-129.
- MARGALEF, R.; ESTRADA, M. (1987). «Synoptic distribution of summer microplankton (Algae and Protozoa) across the principal front in the Western Mediterranean». *Inv. Pesq.*, vol. 51, p. 121-140.
- MARGALEF, R.; ESTRADA, M.; BLASCO, D. (1979). «Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence». A: TAYLOR, D. L.; SELIGER, H. H. (ed.). *Toxic dinoflagellate blooms*. Nova York: Elsevier North Holland, p. 89-94.
- MASSERET, E.; GRZEBYK, D.; NAGAI, S.; GENOVESI, B.; LASSERRE, B.; LAABIR, M.; COLLOS, Y.; VAQUER, A.; BERREBI, P. (2009). «Unexpected genetic diversity among and within populations of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* as revealed by nuclear microsatellite markers». *Appl. Environ. Microbiol.*, vol. 75, p. 2037-2045.

- MOITA, M. T.; OLIVEIRA, P. B.; MENDES, J. C.; PALMA, A. S. (2003). «Distribution of chlorophyll *a* and *Gymnodinium catenatum* associated with coastal upwelling plumes off central Portugal». *Acta Oecologica*, vol. 24, p. S125-S132.
- NEEDLER, A. B. (1949). «Paralytic shellfish poisoning and *Goniaulax tamarensis*». *J. Fish. Res. Bd. Canada*, vol. 7, p. 490-504.
- NIEVES, V.; LLEBOT, C.; TURIEL, A.; SOLÉ, J.; GARCÍA-LADONA, E.; ESTRADA, M.; BLASCO, D. (2007). «Common turbulent signature in sea surface temperature and chlorophyll maps». *Geophys. Res. Lett.*, vol. 34, L23602, doi: 10.1029/2007GL030823.
- NIXON, S. W. (2009). «Eutrophication and the macroscope». *Hydrobiologia*, vol. 629 (1), p. 5-19.
- OKAICHI, T. (1989). «Red tide problems in the Seto Inland sea, Japan». A: OKAICHI, T.; ANDERSON, D. M.; NEMOTO, T. (ed.). *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Nova York: Elsevier Science, p. 137-142.
- PENNA, A.; FRAGA, S.; MASÓ, M.; GIACOBBE, M. G.; BRAVO, I.; VILA, M.; GARCÉS, E.; BERTOZZINI, E.; ANDREONI, F.; LUGLIÉ, A.; VERNESI, C. (2008). «Phylogenetic relationships among the Mediterranean *Alexandrium* (Dinophyceae) species based on sequences of 5.8S gene and internal transcribed spacers of the rRNA operon». *European Journal of Phycology*, vol. 43, p. 163-178.
- PETERS, F.; REDONDO, J. M. (1997). «Turbulence generation and measurement: application to studies on plankton». A: MARRASÉ, C.; SAIZ, E.; REDONDO, J. M. (ed.). *Lectures on plankton and turbulence*. *Sci. Mar.*, vol. 61 (supl. 1), p. 205-228.
- PINCEMIN, J. M. (1969). «Le problème de l'eau rouge». *Revue Internationale d'Océanographie Médicale*, vol. 13-14, p.181-202.
- POLLINGHER, U.; ZEMEL, E. (1981). «*In situ* and experimental evidence of the influence of turbulence on cell division processes of *Peridinium cinctum* forma *westii* (Lemm.) Lefèvre». *Br. Phycol. J.*, vol. 16, p. 281-287.
- QUIJANO-SCHEGGIA, S.; GARCÉS, E.; ANDREE, K.; IGLESIA, P. de la; DIOGÈNE, J.; FORTUÑO, J. M.; CAMP, J. (2010). «*Pseudo-nitzschia* species in the Catalan Coast: characterization and contribution to the current knowledge of the distribution of this genus in the Mediterranean Sea». *Sci. Mar.*, vol. 74 (2), p. 395-410.
- REYNOLDS, C. S. (2006). *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 535.
- RIBEIRO, S.; AMORIM, A.; ABRANTES, F.; ELLEGAARD, M. (2010). «Resolving the historical record of *Gymnodinium catenatum* and other microreticulate cysts in the NE Atlantic (NW Iberia)». Resums, 14<sup>th</sup> International Conference on Harmful Algae, 1-5 de novembre de 2010, Hersonissos (Creta), Grècia.
- SALA, M. M.; BALAGUÉ, V.; PEDRÓS-ALIÓ, C.; MASSANA, R.; FELIPE, J.; ARIN, L.; ILOUL, H.; ESTRADA, M. (2005). «Phylogenetic and functional diversity of bacterioplankton during *Alexandrium* spp. blooms». *FEMS Microbiol. Ecol.*, vol. 54, p. 257-267.
- SCHMIDT, L.; HANSEN, P. (2001). «Allelopathy in the prymnesiophyte *Chrysocromulina polylepis*: effect of cell concentration, growth phase and pH». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 216, p. 67-81.
- SCHOLIN, C. A.; HALLEGRAEFF, G. M.; ANDERSON, D. M. (1995). «Molecular evolution of the *Alexandrium tamarensis* "species complex" (Dinophyceae): dispersal in the North American and West Pacific regions». *Phycologia*, vol. 34, p. 472-485.
- SILVA, E. S. (1962). «Some observation on marine dinoflagellate cultures. III. *Gonyaulax*

- spinifera* (Clap. and Lach.) Dies., *Gonyaulax tamarensis* Leb., and *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemm». *Notas e Estudos do Instituto de Biologia Marinha*, vol. 26, p. 1-21.
- SILVA, E. S. (1981). «Experimental work on the dinoflagellate toxin production». *Arquivos do Instituto Nacional de Saúde*, vol. 6, p. 381-387.
- (1982). «Relationship between dinoflagellates and intracellular bacteria». A: HOPE, H. A.; LEVRING, T. (ed.). *Marine Algae in Pharmaceutical Science*. Vol. 2. Berlín: Walter de Gruyter, p. 269-288.
- SKELLAM, J. G. (1951). «Random dispersal in theoretical populations». *Biometrika*, vol. 38, p. 196-218.
- SMAYDA, T. J.; REYNOLDS, T. S. (2001). «Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms». *J. Plankton Res.*, vol. 23, p. 447-461.
- SOBRINO, R. (1918). «La purga de mar o hematotalasia». *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, vol. 10, p. 407-458.
- SOLÉ, J.; ESTRADA, M.; GARCÍA-LADONA, E. (2006a). «Biological control of harmful algal blooms: A modelling study». *J. Mar. Sys.*, vol. 61, p. 165-179.
- SOLÉ, J.; GARCÍA-LADONA, E.; ESTRADA, M. (2006b). «The role of selective predation in harmful algal blooms». *J. Mar. Sys.*, vol. 62, p. 46-54.
- SOLÉ, J.; GARCÍA-LADONA, E.; RUARDIJ, P.; ESTRADA, M. (2005). «Modelling Allelopathy Among Marine Algae». *Ecol. Model.*, vol. 183, p. 373-384.
- SOURNIA, A.; CHRÉTIENNOT-DINET, M.-J.; RICARD, M. (1991). «Marine phytoplankton: how many species in the world ocean?». *J. Plankton Res.*, vol. 13, p. 1093-1099.
- SULLIVAN, J. M.; SWIFT, E. (2003). «Effects of small-scale turbulence on the net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates». *J. Phycol.*, vol. 39, p. 83-94.
- THOMAS, W. H.; GIBSON, C. H. (1990). «Quantified small-scale turbulence inhibits a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* Stein». *Deep-Sea Res.*, vol. 37, p. 1583-1593.
- UCHIDA, T.; TODA, S.; MATSUYAMA, Y.; YAMAGUCHI, M.; KOTANI, Y.; HONJO, T. (1999). «Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa cirularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture». *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 241, p. 285-299.
- 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.*, vol. 23, p. 497-514.
- VILA, M.; GARCÉS, E.; MASÓ, M.; CAMP, J. (2001b). «Is the distribution of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* expanding along the NW Mediterranean coast?». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 222, p. 73-83.
- VILA, M.; MASÓ, M. (2005). «Phytoplankton functional groups and harmful algae species in anthropogenically impacted waters of the NW Mediterranean Sea». *Sci. Mar.*, vol. 69, p. 31-45.
- VILA, M.; MASÓ, M.; GARCÉS, E.; SAMPEDRO, N.; ROMO, J.; CAMP, J. (2005). «Barcelona Harbour: phytoplankton composition changes (1995-2003) associated with environmental restoration». Resums, ASLO Summer Meeting, juny 2005, Santiago de Compostela, Espanya.
- VILA, M.; MASÓ, M.; SAMPEDRO, N.; ILLOUL, H.; ARIN, L.; GARCÉS, E.; GIACOBBE, M. G.; ÁLVAREZ, 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?». A: MOESTRUP, Ø. [et al.] (ed.). *Proceedings of the 12th International Conference on Harmful Algae*. ISSHA and IOC of UNESCO, p. 334-336.
- WALL, D. (1971). «Biological problems concerning fossilizable dinoflagellates». *Geoscience and Man*, vol. 3, 1-15.
- WHITE, A. W. (1976). «Growth inhibition caused by turbulence in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax excavata*». *J. Fish. Res. Bd. Can.*, vol. 33, p. 2598-2602.
- WICHELS, A.; HUMMERT, C.; ELBRÄCHTER, M.; LUCKAS, B.; SCHUTT, C.; GERDTS, G. (2004). «Bacterial diversity in toxic *Alexandrium tamarense* blooms off the Orkney Isles and the Firth of Forth». *Helgoland Mar. Res.*, vol. 58, p. 93-103.
- WROBLEWSKI, J. S.; O'BRIEN, J. J.; PLATT, T. (1975). «On the physical and biological scales of phytoplankton patchiness in the ocean». *Mémoires Société Royale de Sciences de Liège*, vol. 7, p. 43-57.
- WYATT, T. (1975). «The limitations of physical models for red tides». A: LO CICERO, V. R. (ed.). *Proceedings First International Conference on Toxic Dinoflagellate Blooms*. Wakefield: Massachusetts Science and Technology, p. 81-93.
- WYATT, T.; JENKINSON, I. R. (1997). «Notes on *Alexandrium minutum* population dynamics». *J. Plankton Res.*, vol. 19, p. 551-575.
- YEUNG, P. K. K.; LAM, C. M. C.; MA, Z. Y.; WONG, Y. H.; WONG, J. T. Y. (2006). «Involvement of calcium mobilization from caffeine-sensitive stores in mechanically induced cell cycle arrest 15 in the dinoflagellate *Cryptothecodinium cohnii*». *Cell calcium*, vol. 39, p. 259-274.
- ZINGONE, A.; WYATT, T. (2004). «Harmful Algal Blooms: Keys to the Understanding of Phytoplankton Ecology». A: ROBINSON, A. R.; JAMES MCCARTHY, J.; ROTHSCHILD, B. J. (ed.). *The Sea*. Vol. 13. Nova York: John Wiley & Sons Inc., p. 867-926.
- ZIRBEL, M. J.; VERON, F.; LATZ, M. I. (2000). «The reversible effect of flow on the morphology of *Ceratocorys horrida* (Peridinales, Dinophyta)». *J. Phycol.*, vol. 36, p. 46-58.





**Centanys**  
**19112011**  
Secció de Ciències

