

Colors d'aigua, colors d'algues

Elisa Berdalet

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC)

Correspondència: Elisa Berdalet. Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC). Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49. 08003 Barcelona. Adreça electrònica: berdalet@icm.csic.es.

DOI: 10.2436/20.1501.02.187

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 05/06/2019

Acceptat: 25/01/2020

Resum

Els organismes fotosintètics capten l'energia de la llum gràcies a una gran diversitat de pigments els quals, alhora, són reflex de la història evolutiva a partir d'endosimbiosis i mutacions successives. Els pigments són també una eina de classificació taxonòmica. En aquest document es presenten breument els grups principals d'organismes fotosintètics microscòpics, microalgues i cianobacteris que trobem en els hàbitats aquàtics, indicant en particular els pigments que els caracteritzen.

Aquests organismes constitueixen la base de les xarxes tròfiques microbianes i són fonamentals per a la vida al planeta. Tanmateix, en alguns casos concrets, les proliferacions de certs organismes comporten efectes negatius a les persones i el medi ambient. Es tracta de les proliferacions algals nocives o *harmful algal blooms* (HAB), les quals sovint es fan visibles perquè l'aigua pren el color dels pigments fotosintètics, el color de l'alga.

Paraules clau: pigments fotosintètics, proliferacions algals nocives.

Colours of water, colours of algae

Summary

A great diversity of pigments allow photosynthetic organisms to capture light energy to conduct photosynthesis. Pigments are a fingerprint of the evolutionary history of these organisms through successive endosymbioses and mutations, as well as a taxonomic classification tool. In this paper, the main groups of microscopic photosynthetic organisms found in aquatic habitats – microalgae and cyanobacteria – are briefly presented, with a specific mention of their pigment composition.

These organisms form the basis of microbial food webs and they are fundamental for life on our planet. In some specific cases, however, the proliferation of certain organisms has negative effects on humans and the environment. These events are referred to as "harmful algal blooms" (HABs), which are often visible because the water takes on the colour of the photosynthetic pigments – the colour of the algae.

Keywords: photosynthetic pigments, harmful algal blooms, HABs.

1. Introducció

Vivim a la vora de la Mediterrània, i tenim com a icona les cales d'un blau intens de la Costa Brava. El color blau de l'aigua, sigui de mars, rius o llacs, ve determinat pel fet que el blau és el color que és menys absorbit per les molècules d'aigua. Però l'aigua és l'hàbitat d'una gran diversitat d'organismes fotosintètics dotats de diferents pigments que poden donar també el seu color a l'aigua. Els pigments permeten captar l'energia solar i realitzar la fotosíntesi, que consisteix en la fixació del carboni inorgànic (CO₂) i la síntesi de matèria orgànica (glucosa). En gran part gràcies a aquests organismes s'estructuren les xarxes tròfiques en els ecosistemes i l'espècie humana habita avui el planeta Terra.

Els organismes fotosintètics poden ser pluricel·lulars i macroscòpics (macroalgues i macròfits) o unicel·lulars i microscòpics (microalgues i certs bacteris). El pigment fotosintètic per excel·lència és la clorofilla, comuna a tots ells, tant terrestres com aquàtics, i confereix el color verd a les cèl·lules. Tanmateix, tots coneixem la gran varietat de colors de les flors i fruits dels vegetals terrestres i fins i tot de la fusta, coloracions que venen determinades per pigments diversos. En el món aquàtic una gran diversitat de pigments acompanyants de la

clorofilla permet a les cèl·lules de captar l'energia solar que els arriba a través de l'aigua i a diferents fondàries, i realitzar així la fotosíntesi. Els avenços tecnològics han revelat la diversitat de pigments fotosintètics de les algues, microalgues i cianobacteris aquàtics, els quals constitueixen un caràcter taxonòmic i són un marcadore més de l'evolució d'aquests organismes en el planeta.

Al medi aquàtic, la gran majoria d'organismes fotosintètics són microscòpics i els anomenem genèricament *microalgues*, si bé també hi ha bacteris que realitzen la fotosíntesi. Aquest treball se centra en les microalgues en aquest sentit ampli, incloent-hi els cianobacteris. Les microalgues, degut a la seva petita mida, són arrossegades pels corrents marins tot i que poden nedar mitjançant flagells o regular la seva flotació per mitjà de vacuòls. Si el seu cicle de vida s'esdevé principalment surant a la massa d'aigua, les anomenem *fitoplàncton*. En canvi, si les trobem preferentment adherides a un substrat del fons marí (roques, sorra, macroalgues, coralls...) les anomenem *fitobentos*. Quan les microalgues es troben en petites quantitats, l'aigua manté el seu color blau o fins i tot transparent si la posem en un got. Tanmateix, quan les microalgues d'una mateixa espècie

(o de grups taxonòmics que contenen pigments d'un color similar) proliferen en grans quantitats, l'aigua podrà arribar a prendre la coloració de les algues: és per això que, en certes ocasions, *el color de l'aigua esdevé el color de les algues*.

2. Diversitat de microalgues

Les microalgues van anar evolucionant a partir d'un primer cianobacteri (procariota) ancestral amb capacitat de realitzar la fotosíntesi amb producció d'oxigen (Delwiche, 1999) el qual va ser ingerit per un protista (amb nucli definit) no fotosintètic, fagòtrof que no el va digerir sinó que el va incorporar en el seu interior i el va mantenir de manera simbiòtica. D'aquesta manera, per *endosimbiosi* va sorgir el primer eucariota fotosintètic i el cianobacteri va esdevenir el primer *plàstid* o *cloroplast*. Dit d'una altra manera, els cloroplasts serien orgànuls endosimbionts. Al llarg de milions d'anys d'evolució, el genoma del plàstid s'aniria reduint (per transferència, pèrdua o substitució de gens) de manera que les proteïnes del plàstid serien codificades pel genoma nuclear de l'hoste. Successius processos d'endosimbiosis i mutacions van anar originant els diferents llinatges de microalgues fotosintètiques, vegetals superiors i terrestres.

Paral·lelament a aquestes simbiosis es produeix l'evolució dels diferents pigments els quals, en l'actualitat, constitueixen un ampli ventall de compostos que possibiliten l'absorció de totes les longituds d'ona de la llum que arriba als hàbitats aquàtics i a diferents fondàries (Jeffrey i Wright, 2006). Avui, aquesta evolució és tangible en el cas de la dinoflagel·lada heteròtrofa *Dinophysis* la qual, pel procés de *cleptoplastídia* incorpora els cloroplasts de la seva presa, un ciliat el qual, alhora, els hauria retingut de la seva presa, una microalga (per exemple *Mesodinium rubrum* i *Teaulax*, respectivament, segons Park *et al.*, 2006). Aquest sistema explicaria la diversitat de les estratègies d'alimentació de les dinoflagel·lades (secció 2.5).

En la història més recent del nostre planeta, les microalgues marines representen aproximadament un terç de la vegetació total aquàtica, constitueixen la base de les xarxes tròfiques que suporten directament o indirectament els animals marins, algunes d'elles participen activament en processos climàtics aportant nuclis de condensació de núvols (vegeu la secció 2.8) i, globalment, han anat absorbint gairebé una tercera part del carboni antropogènic de l'atmosfera (Sabine i Feely, 2007). Per aquests motius, la fisiologia i l'ecologia de les microalgues han estat objecte d'estudis intensos i s'han esmerçat grans esforços en la seva caracterització taxonòmica, en el seu mostreig específic i també en la seva detecció a gran escala mitjançant tècniques diverses incloent-hi els satèl·lits, els quals es basen justament en la detecció dels pigments fotosintètics i, en concret, de la clorofil·la *a* comuna a totes les microalgues.

Les microalgues i els cianobacteris es troben en un espectre de mida que aniria d'1 a 200 µm, aproximadament. La mida és una característica taxonòmica i també està vinculada a la funció que poden realitzar les microalgues dins les xarxes tròfiques microbianes. Concretament parlem de micropàncton, nanopàncton o picopàncton referint-nos a les fraccions que van de 200 a 20 µm, de 20 a 2 µm i inferiors a 2 µm, respectivament, i entre les quals s'estableixen relacions tròfiques amb d'altres organismes planctònics. Notem que, tot i que la terminologia inclou el sufix -pàncton, els mateixos termes poden usar-se si parlem de comunitats bentòniques. La funció en la xarxa tròfica dependrà de la capacitat de fixar carboni, és a dir, de ser fotosintètic o no, i de la possibilitat d'ingerir o ser ingerit per d'altres organismes.

A continuació es presenten breument les característiques essencials d'onze dels vint-i-cinc grups taxonòmics principals de microalgues, els quals s'han establert a partir de combinacions de dades de morfologia, genètica, pigments, i en alguns casos, toxines. Els grups que es presenten aquí han estat seleccionats per la seva abundància, la seva implicació en processos rellevants en el planeta i, en alguns casos, en fenòmens amb efectes negatius per a les persones o els ecosistemes (vegeu la secció 4). Les microalgues són majoritàriament eucariotes (amb el DNA dins d'un nucli diferenciat), excepte els cianobacteris, que són procariotes. Aquests no tenen membranes ni òrgans diferenciat i el DNA no està inclòs dins d'una membrana nuclear. En la classificació dels grups de microalgues hi tenen un paper molt important els pigments, els quals tenen un caràcter taxonòmic. La classificació que es proposa en aquest document no pretén ser ortodoxa. S'ha basat en la presentada per Jeffrey *et al.* (2011). De fet, com aquests autors indiquen, els avenços actuals en genòmica, observació microscòpica i cultius en el laboratori estan comportant reconstruccions filogenètiques i, per tant, canvis substancials en la taxonomia clàssica. La terminologia taxonòmica emprada a continuació segueix la base de dades d'accés obert AlgaeBase (<http://www.algaebase.org>). Es poden trobar imatges de les espècies de microalgues a AlgaeBase i a guies d'identificació com ara Thomas (1997).

2.1. Procloròfits

Color: Verd pàllid.

Espècies representatives: *Prochlorococcus* (vegeu la figura 1).

Distribució: Es troben en mars temperats i tropicals, en capes superficials de la columna d'aigua, on reben radiació infraroja, la qual és captada per la clorofil·la *d*.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són un grup monofilètic dins els cianobacteris. No tenen flagells. Van ser descoberts en la darrera dècada del segle xx (Chisholm *et al.*, 1988; Goericke i Repeta, 1992).

Pigments: Combinacions molt concretes de pigments s'associen als quatre grups de procloròfits:

- *Prochloron* (cèl·lules de 10-25 µm de diàmetre, que viuen com a simbiotes d'invertebrats marins) i *Prochlorothrix* (fan filaments -trícemes-, de 0,5-1 µm d'ample per 3-10 µm de llarg, i es troben només en aigua dolça). Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a*, Chl *b*, Mg-DVP (èster monometílic de la magnesi-2,4-divinilfeoforipfirina a_3).
- Carotenoides: zeaxantina, β-β-carotè, criptoxantina.
- Ficobiliproteïnes: absents.
- *Prochlorococcus*: Cèl·lules coccoides o el·lipsoïdes de 0,6-0,8 µm de diàmetre i fins a 1,6 µm de llarg. Són comunes a les comunitats de picopàncton marines tropicals i subtropicals, i de fet, podria ser l'organisme fotosintètic més abundant als mars. Tenen la paret cel·lular recoberta per una protecció gruixuda. Contenen:
 - Clorofil·les: DV-Chl *a*, DV-Chl *b*, Mg-DVP.
 - Carotenoides: zeaxantina, β-ε-carotè.
 - Ficobiliproteïnes: traces de ficoeritrina.
- *Acaryochloris*: Cèl·lules coccoides o el·lipsoïdes de 1-1,5 µm de diàmetre i fins a 1,5-3,0 µm de llarg. Viuen lliures en hàbitats endolítics i epifítics, simbiòtics en ascídies. Les parets cel·lulars es troben envoltades per mucíl·lages. Contenen:
 - Clorofil·les: Chl *d*, traces de Chl *a* i Mg-DVP.
 - Carotenoides: zeaxantina, β-ε-carotè.
 - Ficobiliproteïnes: traces de ficocianina i al·loficocianina.

2.2. Cianobacteris o, antigament, algues blaves

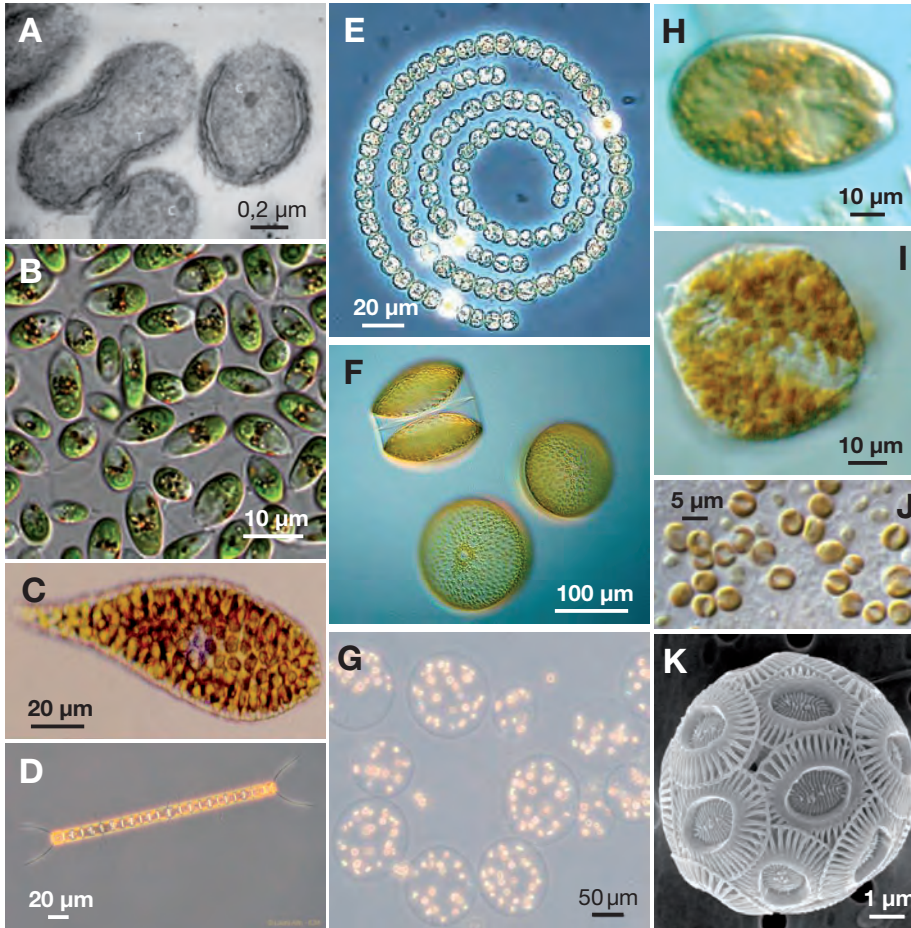
Color: Blau-verd, gris-verd o vermellós, segons les ficobiliproteïnes presents.

Espècies representatives: *Synechococcus*, *Trichodesmium*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Dolichospermum* (abans *Anabaena*, vegeu la figura 1), *Microcystis* (vegeu la figura 2).

Distribució: Es troben a la majoria d'hàbitats aquàtics temperats i tropicals, marins i d'aigua dolça. Formen part del picopàncton, sobretot en ambients tropicals i subtropicals.

Algunes espècies d'aigua dolça produeixen toxines (saxitoxines, microcistines, nodularina) que causen intoxicacions en humans i fauna domèstica i salvatge per ingestió de l'aigua o simple contacte cutani, com s'explica a la secció 4.

Anatomia, morfologia, organització general: Aquest grup inclou organismes procariotes, i per això en diem *cianobacteris*, si bé en el passat havien estat anomenats també *algues*



† Figura 1. Imatges microscòpiques d'espècies representatives dels grups descrits. Totes les fotografies estan reproduïdes amb permís dels autors o han estat obtingudes de webs obertes.

- A. Procloròfita, *Prochlorococcus*, micrografia amb microscòpia electrònica de transmissió. Fotografia: Rippka et al., 2000.
- B. *Dunaliella tertiolecta*. Font: Phycokey, cfb.unh.edu.
- C. Rafidòfita, *Chattonella* sp. Font: Phycokey, cfn.unh.edu.
- D. Diatomea cèntrica, *Chaetoceros affinis*. Gentilesa de la doctora Laura Arin, ICM-CSIC.
- E. Filament de *Dolichospermum* (= *Anabaena*), cianobacteri d'aigua dolça. Gentilesa de la doctora Michele Burford, Universitat Griffith (Austràlia).
- F. Diatomea cilíndrica, *Coscinodiscus* sp., no tòxica. Font: nordicmicroalgae.org.
- G. Colònies de *Phaeocystis* sp. Fotografia d'Arin et al., 2014.
- H. Dictiochofícia, *Pseudochattonella verruculosa*. Fotografia de la Col·lecció de Cultius del Centre Nacional d'Algues Marines i Microbiota al Laboratori Bigelow, EUA.
- I. Dinoflagel·lada tòxica, *Alexandrium tamarense*, productora de PSP. Fotografia: doctor Jorge Mardones, Centro de Estudios de Algas Nocivas, Puerto Montt (Xile).
- J. Pelagòfita, *Pelagococcus* sp. Fotografia de la Col·lecció de Cultius del Centre Nacional d'Algues Marines i Microbiota al Laboratori Bigelow, EUA.
- K. Cocciloforal, *Emiliana huxleyi*. Fotografia: doctora L. Cros, ICM-CSIC.

blaves. Poden ser unicel·lulars coccoïdals (1-2 μm), formar filaments de fins a 2 mm de llargària o formar colònies.

Com a procariotes, no tenen cloroplasts estructurats, de manera que els tilacoïdes es troben lliures al citoplasma, i s'hi adhereixen els ficobilisomes, que contenen d'altres pigments, les ficobiliproteïnes.

La paret cel·lular està constituïda per una capa rígida del peptidoglicà mureïna envoltada

per una doble membrana i una capa protectora mucilaginoso. Algunes espècies (*Trichodesmium*) tenen vacúols per a controlar la flotació, d'altres poden fixar el nitrogen atmosfèric en cèl·lules especialitzades (heterocists) on no hi pot entrar l'oxigen. No tenen flagells.

Pigments: Hi ha dos grups de cianobacteris segons els seus pigments:

- Grup 1: Inclou els gèneres *Trichodesmium*, *Oscillatoria*, *Nostoc*, tots ells fi-

lamentosos i presents en hàbitats marins o d'aigua dolça. Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a*, traces de Mg-D-VP.
- Carotenoides: zeaxantina, β-β-carotè, mixoxantofilla.
- D'altres carotenoides: equinenona, cantaxantina.
- Grup 2: inclou majoritàriament el gènere *Synechococcus*, unicel·lulars marins; són un component molt important del picoplàncton. Contenen:
 - Clorofil·les: Chl *a*, traces de Mg-D-VP.
 - Carotenoides: zeaxantina, β-β-carotè.
 - Ficobiliproteïnes: ficoeritrina, ficocianina, al·loficocianina.

2.3. Rodòfits

Color: Vermell intens degut, principalment, a la presència de ficoeritrina; però alguns poden tenir un color blau-verd per contenir també ficocianines.

Espècies representatives: *Gracillaria*, *Rhodella*, *Cyanidium*, *Porphyridium*.

Distribució: Es troben al mar, als estuaris, als rius i al sòl. Les algues roges constitueixen un grup ancestral d'eucariotes que van donar origen a d'altres algues unicel·lulars o pluricel·lulars amb pigmentació vermella. Actualment, la majoria són pluricel·lulars macroscòpiques (per exemple, el gènere *Gracillaria*), especialment diversificades al sud d'Austràlia i només uns pocs gèneres són unicel·lulars, com ara *Porphyridium*, *Rhodella* o *Cyanidium*.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Els rodòfits unicel·lulars són arrodonits, coccoïdals, de 5-15 μm de diàmetre i no tenen flagells.

Poden formar colònies integrats dins una matriu de polisacàrids. De fet, algunes microalgues tenen interès biotecnològic. Són cultivades en massa per a l'obtenció de mucopolisacàrids (xilà, agar, carragenat) i substàncies d'aplicació farmacèutica.

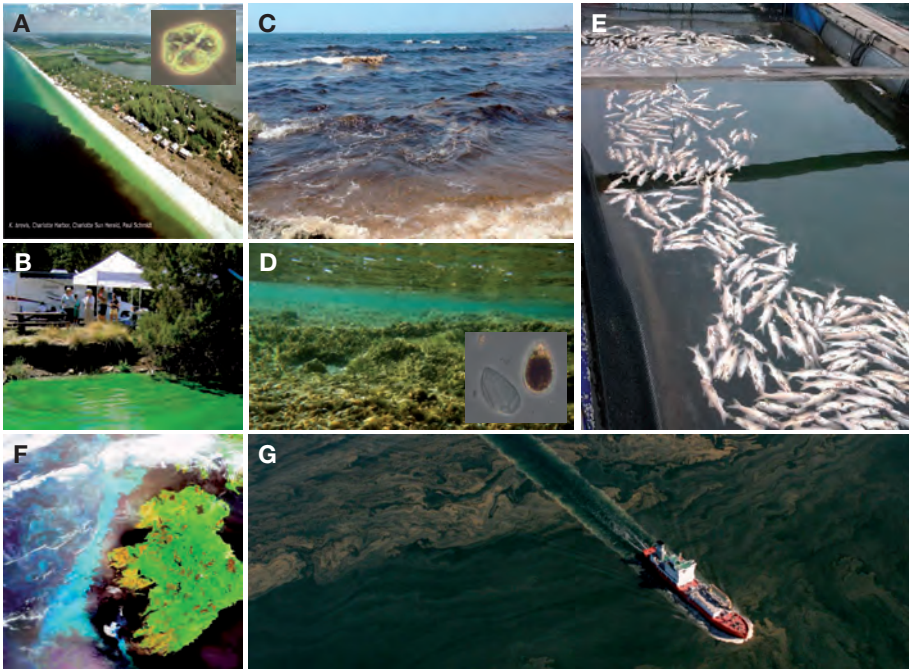
Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a*.
- Carotenoides: zeaxantina, β-β-carotè.
- Ficobiliproteïnes: ficoeritrina principalment, i en menor quantitat ficocianina i al·loficocianina.

2.4. Diatomees (bacil·lariòfits)

Color: Daurat, ataronjat, marronós.

Espècies representatives: Són, probablement, un dels grups de microalgues més ben



↑ Figura 2. Exemples de HAB. Totes les fotografies estan reproduïdes amb permís dels autors.

A. *Karenia brevis* produeix prolifерacions massives i recurrents a la costa de Florida i el golf de Mèxic, on causa mortaldats de mamífers marins, irritacions respiratòries i intoxicacions alimentàries. Fotografia: Charlotte Harbor, Charlotte Sun Herald, Paul Schmidt.

B. Prolifерació del cianobacteri *Microcystis aeruginosa* a Califòrnia (EUA), causant d'irritacions respiratòries i cutànies, i microcistines, toxines que contaminen l'aigua de beure. Fotografia: doctora Lorraine C. Backer, CDC, Atlanta (EUA).

C i D. Prolifерacions de la dinoflagel·lada bentònica *Ostreopsis cf. ovata* a la costa mediterrània, implicades en mortaldats de macrofauna bentònica i irritacions respiratòries en humans. Agregats a la superfície (C) i recobrint les macroalgues del fons (D). Fotografies: doctora E. Berdalet i doctora M. Vila, ICM-CSIC.

E. Mortaldat de peixos causada per la dinoflagel·lada ictiotoxica *Karolodinium australe*. Fotografia: doctor Po Teen Lim, Universitat de Malàisia (Malàisia).

F. Imatge de satèl·lit d'una prolifерació no tòxica de la coccolitoforal *Emilia*. Fotografia: doctor Robin Raine, Institut Marí, Galway (Irlanda).

G. Prolifерació de cianobacteris en el mar Bàltic, el 27 de juliol de 2008, que afecten sobretot la disponibilitat d'oxigen quan la prolifерació decau. Fotografia de la Guàrdia Costanera de Suècia.

caracteritzats, gràcies a la seva paret cel·lular, *frústul*, de sílice, la qual cosa n'ha facilitat la classificació taxonòmica. Actualment hi ha més de deu mil tàxons ben definits segons la morfologia externa, si bé l'anàlisi dels genomes n'està permetent una revisió més exhaustiva. Per això és difícil donar alguns exemples, n'hi ha molts! Alguns dels més coneguts són *Chaetoceros*, *Thalassiosira*, *Diploneis*, *Bacteriastrum*, *Coscinodiscus*, *Pseudo-nitzschia* (vegeu la figura 1), components del microplàncton. Cal destacar la descoberta en els darrers anys de diatomees picoplànctòniques, com el *Minidiscus* i d'altres grups filogenèticament molt propers a les diatomees (quant a pigments i d'altres característiques) com les *Bolidofícies* (aïllades al Pacífic tropical i el Mediterrani, i presents a l'Àrtic) i les *Parmals*.

Distribució: Habiten aigües dolces i marines, i són presents en tots els oceans incloent-hi el

gel marí. Són el grup responsable de les prolifерacions primaverals en aigües temperades després de la mescla hivernal, amb disponibilitat de nutrients en superfície i nivells adequats de llum. Algunes diatomees tropicals contenen cianobacteris simbiotes que fixen el nitrogen en aigües oligòtrofes. D'altres diatomees són endosimbiotes de dinoflagel·lades i foraminífers. Només hi ha un gènere tòxic, *Pseudo-nitzschia*, relacionat amb la síndrome amnèsica (vegeu la secció 4, taula 1). En alguns casos, s'han relacionat prolifерacions molt denses de diatomees amb mortalitat de peixos degut al dany causat a les brànquies per la sílice de les valves.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Majoritàriament són unicel·lulars si bé poden formar cadenes d'individus. Cobreen un ampli rang de mides, des de 2 fins a 200 µm per cel·lula. El frústul de sílice consis-

teix en dues parts, *teques*, una més petita que l'altra, i que encaixen a mode de caps. La morfologia de les cèl·lules pot ser radial o bilateral, la qual cosa determina dos grans grups, diatomees *cèntriques* o *pennades*, respectivament, amb ornamentacions molt específiques. El frústul es forma per la deposició de sílice a partir d'unes vesícules situades a l'interior de la cèl·lula. La duplicació cel·lular implica que cada cèl·lula filla hereta una de les teques i en sintetitza una de nova, sempre la de menor dimensió. Això comporta arribar a una mida límit a partir de la qual les cèl·lules es comporten com a gàmetes que es fusionen i formen un zigot per tal de recuperar la mida màxima de l'espècie. No presenten flagells excepte alguns gàmetes mascles.

Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a*, diferents derivats de la Chl *c* (*c*₁, *c*₂ i *c*₃), Mg-DVP.
- Carotenoides: els més comuns són fucoxantina, diadinoxantina, diatoxantina, β-β-carotè i 19'-butanoiloxifucoxantina; en menor quantitat, depenent de condicions d'alta irradiància poden sintetitzar pigments específics com la violaxantina, la anteraxantina o la zeaxantina.

2.5. Dinoflagel·lades (dinofícies) Constitueixen un grup molt divers i complex de flagel·lades unicel·lulars amb fins a cent trenta gèneres i mil dues-centes espècies vivents, i moltes espècies fòssils conegudes. La meitat de les espècies serien autòtrofes tot i que cada vegada se'n descobreixen més amb capacitat nutricional heteròtrofa (ingereixen preses i no fan fotosíntesi) o mixòtrofa (utilitzen la nutrició fotosintètica o heteròtrofa segons la disponibilitat de nutrients i llum). També n'hi ha que contenen endosimbiotes, i d'altres que són endosimbiotes de coralls, bivalves, radiolaris, acantaris, foraminífers.

Color: Marró-vermellós (degut a la peridina), poden prendre també el color de la microalga endosimbiote que tinguin al seu interior (haptòfit, diatomea, criptòfit, prasinòfit).

Espècies representatives: Com en el cas de les diatomees, es fa difícil d'assenyalar-ne de «representatives». *Peridinium*, *Protogonyaulax*, *Ceratium*, *Oxyrrhis*, *Gambierdiscus*, *Alexandrium*, *Prorocentrum*, *Karenia* (vegeu les figures 1 i 2).

Distribució: Àmpliament distribuïdes en aigua dolça i en mars tropicals, subtropicals, temperats i polars. Es caracteritzen per produir prolifерacions especialment a zones cos-

taneres, on causen impactes negatius en les persones i el medi ambient (vegeu la secció 4). El seu cicle de vida és complex i inclou cèl·lules vegetatives i cists de resistència que n'afavoreixen la dispersió i la supervivència en moments poc favorables, la qual cosa contribueix a la recurrència de les proliferacions. La gran majoria són planctòniques, i n'hi ha de bentòniques, fins i tot que viuen entre els grans de sorra en zones costaneres.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són unicel·lulars, de 5 a 2.000 μm . La cèl·lula està recorreguda per un solc transversal que la divideix en una zona superior (epiteca) i una d'inferior (hipoteca). Els dos flagells surten d'un porus en el solc. Un d'ells es troba ondulat, com un cinturó al llarg del solc, i proporciona el moviment de rotació sobre sí mateix. L'altre flagell seria el tractor. Es caracteritzen per tenir un contingut molt elevat de DNA, amb poliploidies. La mitosi és peculiar, i és anomenada *dinomitosi*. No tenen histones típiques, els cromosomes no es relaxen durant la interfase, la membrana nuclear no es dissol, i un sistema complex de microtúbuls que travessen el nucli separa les cromàtides filles amb l'ajuda dels centrosomes. Algunes cèl·lules produeixen tricocists, que excreten substàncies mucoses per adherir-se a d'altres cèl·lules de dinoflagel·lades o a preses per ingerir-les, o per adherir-se al substrat en el cas de les espècies bentòniques. D'altres sintetitzen biotoxines que poden afectar els humans, mamífers i aus marines, o el mateix ecosistema. Són el principal grup amb espècies productores de toxines i proliferacions algals nocives (vegeu la secció 4).

Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a* i *c*₂, Mg-DVP.
- Carotenoides: peridininina, diadinoxantina, diatoxantina, dinoxantina, peridionol, pirroxantina, β -carotè.
- Pigments dels simbionts que tinguin en el seu interior.

2.6. Dictiocofícies

Color: Daurat.

Espècies representatives: *Pseudochattonella farcimen* (vegeu la figura 1), *Florenziella parvula*.

Distribució: Són presents en aigües dolces i marines, preferentment en latituds temperades i polars, a temperatures inferiors als 15 °C. El gènere *Pseudochattonella* ha estat implicat en morts de peixos, sobretot en zones d'aqüicultura.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són organismes unicel·lulars i estan

coberts per estructures silíciques tubulars a mode de xarxa.

Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a*, diferents derivats de la Chl *c* (*c*₁, *c*₂ i *c*₃).
- Carotenoides: els més comuns són fucoxantina, diadinoxantina, diatoxantina, β - β -carotè i 19'-butanoiloxifucoxantina, i d'altres pigments no identificats però molt específics.

2.7. Pelagofícies

Color: Verd pàl·lid (*Pelagococcus subviridis*) o marró daurat (*Pelagomonas*, *Aureococcus*).

Espècies representatives: *Pelagococcus subviridis* (vegeu la figura 1), *Pelagomonas*, *Aureococcus*, *Aureoumbra*.

Distribució: Són abundants en el pico- i nanoplàncton oceànic i alguns gèneres s'han vist implicats en proliferacions nocives (marees marrons, *brown tides*) en estuaris.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són coccoides unicel·lulars, amb flagells, petites (1,5-5 μm de diàmetre) i algunes fan colònies filamentoses o palmel·loides. Algunes espècies tenen les cèl·lules recobertes per una paret relativament gruixuda.

Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a* i *c*₂ sempre presents; Chl *c*₁ i *c*₃, variables.
- Carotenoides: els més comuns són fucoxantina, diadinoxantina, diatoxantina, β - β -carotè i 19'-butanoiloxifucoxantina, i d'altres pigments ϵ - ϵ -carotè i giroxantina de manera variable.

2.8. Rafidofícies Aquest grup, relacionat amb els de les crisofícies, eustigmatofícies, feofícies i xantofícies, és objecte junt amb ells de reorganitzacions taxonòmiques importants en els darrers anys, sobretot degut a la caracterització de la seva ultraestructura cel·lular i del genoma.

Color: Daurat, marró-daurat en les espècies marines; verd brillant en les d'aigua dolça.

Espècies representatives: *Chattonella antiqua*, *Fibrocapsa japonica*, *Olisthodiscus luteus*, *Heterosigma akashiwo* (vegeu la figura 1).

Distribució: Predominen en aigües dolces particularment àcides, però també en regions costaneres marines on s'han relacionat amb proliferacions nocives causants de mortaldats massives de peixos (vegeu la secció 4).

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són unicel·lulars, coccoides o ovoides, sense paret cel·lular (cèl·lules «nues») sovint aplanades dorsoventralment, relativament

grans (30-100 μm) i amb dos flagells. Destaca la producció de mucocists, orgànuls productors de mucopolisacàrids que es disparen contra les cèl·lules del peixos (normalment les galles, on s'hi adhereixen) als que provoquen la mort per mecanismes encara no ben determinats (dany mecànic, acumulació de mucopolisacàrid que comporta obstrucció de la respiració, producció d'ictiotoxines). Algunes espècies produeixen cists de resistència que romanen als sediments durant mesos abans de tornar a germinar.

Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a*, *c*₁ i *c*₂ (tot i que la *c*₂ pot ser absent).
- Carotenoides: els més comuns són fucoxantina, violaxantina, zeaxantina, β - β -carotè, 19'-butanoiloxifucoxantina (en una espècie que viu a la sorra).

2.9. Haptòfits Els haptòfits constitueixen un grup de microalgues unicel·lulars, preferentment marines; la majoria són flagel·lats fotosintètics, amb clorofil·les *a* i *c*. Una característica particular és la presència d'un haptoneuma filamentós situat entre ambdós flagells, el qual pot ser molt llarg i cargolat o bé format per microtúbuls curts i flexibles. Des de finals del segle xx, aquest grup està sent objecte d'una important reconsideració taxonòmica, sobre la base de la utilització del DNA ribosòmic 18S. Això ha comportat la divisió dels haptòfits en dos grups: les pavlofícies i les primnesiofícies (o coccolitoforals). Ambdós grups serien algues de color marró daurat (*golden brown*). Les pavlofícies (per exemple, *Pavlova*, *Diacronema*) serien probablement un grup més primitiu que es troba en ambients aquàtics molt diversos, i tenen pigments molt similars als de les primnesiofícies. Per la seva importància en processos diversos a escala planetària, es presenten amb més detall les primnesiofícies (o coccolitoforals).

Color: Marró daurat.

Espècies representatives: *Isochrysis galbana*, *Emiliania huxleyi*, *Phaeocystis* (vegeu les figures 1 i 2).

Distribució: Constitueixen un grup molt important del nanoplàncton, abundant en oceans tropicals i subtropicals, i fins i tot estan presents a latituds polars (*Phaeocystis*). Algunes espècies produeixen proliferacions extenses com ara *Emiliania huxleyi* i *Phaeocystis*. Ambdós produeixen bioaerosols que contenen sofre (particularment el dimetilsulfòxid o sulfòxid de dimetil, DMS), els quals contribueixen notablement a la formació de nuclis de con-

densació atmosfèrica i, per tant, en el control del clima del planeta. A més, *Phaeocystis* produeix gran quantitat de mucopolisacàrid que excreta i pot acumular-se en forma d'escumes en superfície, i esdevenir un cas de proliferació nociva.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Normalment són coccoïdals, de 5-10 µm de diàmetre. Els coccolitoforals estan recoberts per unes plaquetes calcàries, els coccolïts, d'estructura ornamental podríem dir-ne «moderista» (vegeu la figura 1), els quals constitueixen un caràcter taxonòmic. El grup sintetitza crisolaminarina com a substància de reserva energètica. En el cas de *Phaeocystis*, el seu complex cicle de vida inclou la formació de colònies macroscòpiques que suren a la superfície.

Pigments: Contenen una gran diversitat de pigments:

- Clorofil·les: Chl *a*, Mg-DVP, Chl *c*₁, *c*₂ i *c*₃ en proporcions variables
- Carotenoides: tots contenen fucoxantina, diadinoxantina, diatoxantina i β-β-carotè; altres pigments segons les espècies són 19'-butanoiloxifucoxantina, 19'-hexanoiloxifucoxantina.

2.10. Criptòfits Són un grup ben definit per la presència del pigment acompanyant carotenoide, l'al·loxantina. Són nanoflagel·lats majoritàriament fotosintètics.

Color: Vermell o blau-verd, segons domini la ficoeritrina o la ficocianina.

Espècies representatives: *Cryptomonas*, *Rhodomonas*, *Chroomonas*, *Teleaulax* (aquests últims poden ser simbiotes de ciliats com ara de la *Myrionecta rubra*, i donar una coloració vermella a l'aigua quan prolifera el ciliat, el qual no té pigmentació).

Distribució: Són ubics a tots els medis aquàtics, a la neu i el sòl.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són ovoides unicel·lulars sovint aplanats, de 6-20 µm, poden tenir la cèl·lula coberta per escates rígides proteiques.

Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a* i *c*₂, Mg-DVP.
- Carotenoides: al·loxantina, crocoxantina, monadoxantina, β-ε-carotè.
- Ficobiliproteïnes.

2.11. Cloròfits o algues verdes Els cloròfits són un grup morfològicament molt divers d'eucariotes fotosintètics que tenen els cloroplasts embolcallats per una doble membrana, tilacoides apilats, Chl *a* i *b*, i alguns carotenoides únics. Al llarg de l'evolució van ser

substituïts per les rodòfits en el medi marí i van passar a dominar l'hàbitat terrestre. Inclouen diversos grups dins les clorofícies: prasinòfits, cloròfits, trebouxofícies, ulvofícies, streptòfits. Aquí es presenten els cloròfits.

Color: Verd oliva o d'herba clàssic.

Espècies representatives: *Dunaliella tertiolecta* (verda, vegeu la figura 1), *Chlorella*, *Micromonas*; en el cas de *Dunaliella salina*, els carotenoides li confereixen un color vermell.

Distribució: Preferentment es troben en aigües dolces.

Anatomia, morfologia i organització cel·lular: Són tots unicel·lulars. Poden tenir o no una paret de cel·lulosa externa. Tenen 2, 4 o 8 flagells.

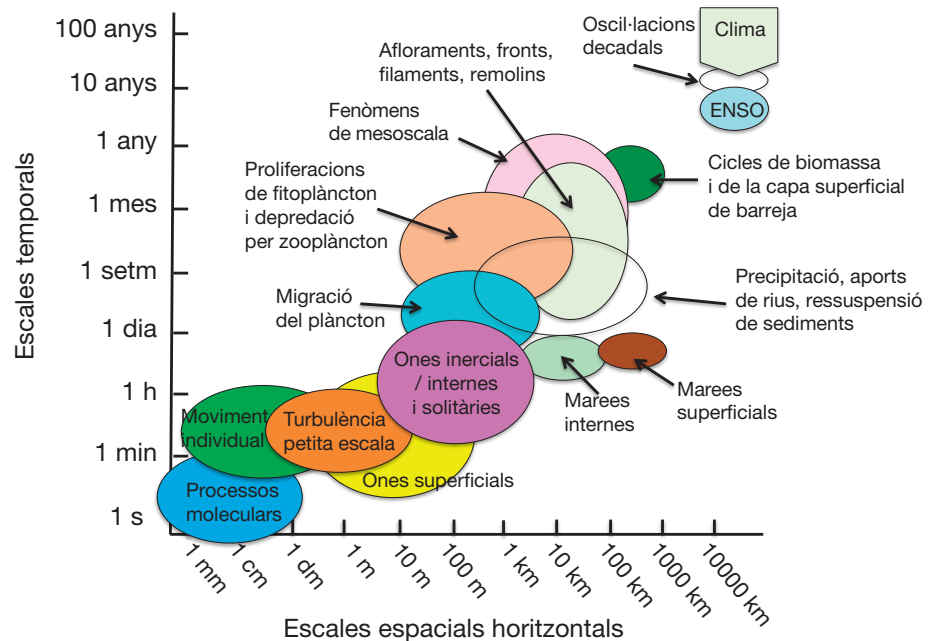
Pigments: Contenen:

- Clorofil·les: Chl *a* i *b*, Mg-DVP.
- Carotenoides: luteïna, violaxantina, neoxantina, anteraxantina, β-β-carotè, β-ε-carotè, i d'altres de caràcter més específic.

3. Una pinzellada a l'ecologia de les microalgues

Com s'ha esmentat en la introducció d'aquest document, els organismes fotosintètics fixen el carboni, produeixen oxigen i constitueixen les bases de les xarxes alimentàries dels eco-

sistemes aquàtics. En els ecosistemes aquàtics, la dinàmica del fitoplàncton ve determinada per molts factors biològics, físics, químics i fins i tot geològics que interaccionen a diverses escales espaciotemporals. Aquesta idea és difícil d'explicar breument, però va ser conceptualitzada en els esquemes de Dickey (2001) (vegeu la figura 3), adaptada alhora de l'esquema d'Stommel (1963) sobre les diferents escales dels processos físics que s'esdevenen a diferents escales en el mar i que cal mostrejar per tant amb sistemes apropiats per a copsar aquestes diferents escales. Entre els factors físics, la turbulència és clau per a explicar la dinàmica dels ecosistemes aquàtics. Així mateix ho va incorporar Margalef (1978) en la seva mandala, el model conceptual que descriu la successió del fitoplàncton en els sistemes costaners i a latituds temperades principalment: la turbulència o energia externa determina la disponibilitat de llum i nutrients per a les cèl·lules fotosintètiques, la seva posició en la columna d'aigua, el confinament o la dispersió dels organismes que es reproduïxen, interaccionen entre ells i amb els seus depredadors o paràsits, l'inici, el manteniment i la finalització de les proliferacions de fitoplàncton i per tant, de l'ecosistema en general.



↑ Figura 3. En els ecosistemes aquàtics, la dinàmica del fitoplàncton ve determinada per molts factors biològics, físics, químics i fins i tot geològics que interaccionen en diverses escales espaciotemporals. Adaptada de Dickey, 2001.

4. Proliferacions algals nocives (o *harmful algal blooms*)

Un cas concret de la dinàmica del fitoplànton i les microalgues en general són les proliferacions d'algues nocives (PAN, en català o castellà) o *harmful algal blooms* (HAB, en anglès) (Kudela *et al.*, 2015). En determinades circumstàncies, l'abundància d'algunes espècies de microalgues assoleix nivells que poden perjudicar humans i altres organismes. El terme HAB és antropocèntric més que estrictament científic. Els fenòmens de HAB tenen una base natural, tot i que la pressió antròpica els afavoreix (eutrofització, ús excessiu de la costa que altera els patrons de circulació de l'aigua del mar i afavoreix el confinament dels organismes, la pèrdua de la biodiversitat, etc.). Els impactes negatius de les HAB poden ser deguts a la producció de substàncies tòxiques (biotoxines) que afecten els humans. Algunes biotoxines circulen per la xarxa tròfica i contaminen aliments (marisc, peixos), d'altres produeixen irritacions cutànies per contacte directe amb l'aigua, i d'altres s'aerosolitzen pel vent i les onades i produeixen irritacions respiratòries. A més del cost econòmic de l'assistència mèdica a les persones afectades, cal invertir en un monitoratge per a detectar a temps la presència dels organismes tòxics i les seves toxines per evitar que aliments contaminats arribin a la taula dels consumidors. A més, cal fer-ne un estudi intens i multidisciplinar, que inclogui el cost econòmic dels efectes directes i indirectes que comporta la prohibició d'extraure i comercialitzar mariscs o peixos contaminats amb les toxines. També hi ha HAB d'espècies ictiotòxiques (*Chattonella antiqua*, *Fibrocapsa japonica*, *Pseudochattonella farcimen*) que ocasionen mortaldats de peixos en zones d'aqüicultura o pesqueries naturals. D'altres HAB afecten la fauna marina (encara que no tingui un valor econòmic), com és el cas de les proliferacions d'*Ostreopsis* (vegeu la figura 2) que, ja sigui per producció de toxines o per limitació de la disponibilitat d'oxigen, causen danys a la fauna bentònica amb mobilitat limitada (crancs, eriçons). L'*Ostreopsis* i d'altres espècies com *Phaeocystis* excreten mucopolisacàrids que, en forma d'escumes, s'acumulen en grans quantitats en superfície i alteren la qualitat de l'aigua en zones turístiques. L'arribada massiva de sargassos (macroalgues del gènere *Sargassum*) a les platges del Carib i la costa oest d'Àfrica és també un cas de HAB. La descomposició del sargàs produeix problemes de salubritat amb

impactes negatius en el turisme d'aquelles zones.

El fenomen de les HAB es produeix en tots els ambients aquàtics (aigua dolça, salobre i marina) i a totes les latituds. En general, aquestes proliferacions comporten canvis en el color de l'aigua, que pren el color de l'alga que hi prolifera, sigui verda, blava, groga, marró o vermella. Tradicionalment s'ha utilitzat el terme *marees roges*, associat més pròpiament referit a les proliferacions de dinoflagel·lades, grup particularment implicat en aquest fenomen.

Les HAB són esdeveniments discrets associats a una proliferació de microalgues, cianobacteris o macroalgues que els humans perceben com a perjudicials per a la seva salut o per als serveis ecosistèmics.

La proliferació implica un augment d'abundància en relació amb un nivell de fons normal que pot ser baix o alt, depenent de l'organisme.

La figura 2 il·lustra exemples diversos de proliferacions. En general, les HAB són proliferacions tòxiques amb una elevada quantitat de cèl·lules. En són exemples les proliferacions de *Karenia brevis*, al golf de Mèxic i Florida (vegeu la figura 2), on de manera recurrent assoleixen grans densitats i persisteixen durant alguns mesos. Aquestes proliferacions són conegudes popularment com *marees roges de Florida* (*Florida red tides*). Conegudes des de temps ancestrals, els colonitzadors europeus ja van ser informats per les tribus indígenes que el moviment alterat dels peixos podia indicar que havien ingerit el compost neurotòxic que ara sabem que produeix la *K. brevis*. A més aquestes proliferacions causen irritacions respiratòries i altres símptomes neurològics per inhalació. Aquests impactes en la salut han estat motiu d'estudi multidisciplinar, multiagència i amb gran inversió econòmica per tal de prevenir els impactes sobre la salut humana i el medi ambient (vegeu, per exemple, Fleming *et al.*, 2011). Per a més detalls podeu consultar <https://oceanservice.noaa.gov/news/redtide-florida/>.

També són exemples de proliferacions tòxiques amb elevada biomassa (vegeu la figura 2) les proliferacions de cianobacteris en aigües dolces que contaminen l'aigua de beure

(Burford *et al.*, 2019) i/o limiten la qualitat de l'ecosistema aquàtic, les d'*Ostreopsis* que afecten sobretot el bentos, les d'espècies ictiotòxiques que produeixen mortaldats de peixos o les que produeixen escumes que suren en superfície.

Un cas particular de HAB són les produïdes per espècies presents en baixes concentracions a l'aigua però que són altament tòxiques. El paradigma d'aquestes proliferacions són les de la dinoflagel·lada *Dinophysis*, la qual produeix la toxina diarreaica (vegeu la taula 1). En no assolir alts nivells de biomassa, les proliferacions de *Dinophysis* no comporten canvis en el color de l'aigua, però la seva elevada toxicitat fa que a partir de cent cèl·lules per litre es declari l'alerta en les zones de producció de bivalves. A més, *Dinophysis* es concentra en uns pocs centímetres en la columna d'aigua formant «capes fines» que podrien determinar una considerable bioacumulació de toxines en els musclos. Una altra dinoflagel·lada altament tòxica però que està present en baixes concentracions en el medi és la bentònica *Gambierdiscus*. La seva toxina es bioacumula en peixos i provoca la síndrome de la ciguatera, malaltia endèmica en zones tropicals (vegeu la taula 1).

En la secció 2 s'han presentat alguns dels principals grups de microalgues que existeixen en la actualitat. En conjunt, estariem parlant de diversos milers d'espècies de microalgues descrites, de les quals només unes tres-centes estan involucrades en esdeveniments nocius. Se'n pot trobar informació concreta al web de la Comissió Oceanogràfica Intergovernamental de la UNESCO, <http://www.marinespecies.org/hab/index.php>, que té un programa específic sobre HAB. Més de cent d'aquestes espècies, sense tenir gaire aspectes fisiològics, filogenètics o estructurals en comú, produeixen toxines naturals potents i persistents que poden ser perjudicials o fins i tot letals per als humans i els animals (Sournia, 1995; Moestrup *et al.*, 2009). Aquestes toxines són compostos químicament molt diversos, sintetitzats per espècies tòxiques, i que s'han associat amb diferents síndromes en humans (vegeu la taula 1). Es coneixen menys les que afecten negativament a certs peixos, aus marines, rèptils i mamífers marins.

Com s'ha mencionat, en ser fenòmens naturals és difícil evitar amb seguretat que es produeixin. Tanmateix, l'adequada cura i utilització sostenible del medi ambient és fonamental per a reduir la tendència a l'augment de les HAB observada en els darrers anys (en part relacionada amb l'escalfament global del

† Taula 1. Principals síndromes tòxics en humans. Adaptat de Berdalet *et al.*, 2016, on es donen més detalls i referències específiques per a cada síndrome

Síndrome	Biotoxina	Organisme tòxic	Síntomes	Via d'exposició	Àrea geogràfica afectada / risc a Catalunya (*)
Enverinament amnèsic	Àcid domoic i isòmers	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp., <i>Nitzschia</i>	Vòmits, diarrea, mal de cap, tremolors, confusió, desorientació, pèrdua temporal de memòria	Consum de marisc i peix	Mundial *
Enverinament per azaspiràcid	Azaspiràcid i derivats	<i>Amphidoma languida</i> , <i>Azadinium spinosum</i> , <i>Azadinium poporum</i>	Nàusees, vòmits, diarrea, rampes abdominals; efectes més greus en ratolins	Consum de marisc	Europa, Amèrica del Nord
Ciguatera	Ciguatoxina i maitotoxina	<i>Gambierdiscus</i> spp., <i>Fukuyoa</i> spp.	Nàusees, vòmits, diarrea, entumiment de boca i extremitats; símptomes neurològics persistents	Consum de peix i marisc procedent d'esculls de corall	Endèmica en el tròpic, expandint-se a latituds temperades. Casos recents a les Canàries i Madeira
Enverinament diarreic	Àcid okadaic i derivats (dinofisiotoxines)	<i>Dinophysis</i> spp., <i>Prorocentrum lima</i>	Nàusees, vòmits, diarrea greu, rampes abdominals, dificultat respiratòria	Consum de marisc	Mundial *
Enverinament neurotòxic i irritacions respiratòries	Brevetoxines	<i>Karenia brevis</i>	Intoxicació per marisc: nàusees, distèrnia, debilitat muscular i vertigen. Exposició a aerosols: irritació respiratòria i ocular	Consum de marisc; inhalació d'aerosols marins durant les fases actives de la proliferació	Golf de Mèxic, Japó, Xina, Corea, Nova Zelanda
Palitoxicosi (per intoxicació alimentària) i d'altres símptomes irritatius	Palitoxina isobàrica, ostreocina, ovatoxina	<i>Ostreopsis</i> spp.	Intoxicació alimentària: vòmits, diarrea, rampes abdominals, letargia, pessigolleig dels llavis. Exposició a aerosols: irritació respiratòria i cutània lleu. Irritacions cutànies	Consum de marisc; inhalació d'aerosols marins; contacte directe amb l'aigua de mar	Intoxicacions alimentàries als tròpics; irritacions respiratòries i cutànies a les platges del Mediterrani i el Brasil *
Enverinament paralitzant	Saxitoxina i derivats	<i>Alexandrium</i> spp., <i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i> i d'altres espècies, <i>Gymnodinium catenatum</i> , algunes macroalgues calcàries i vermelles	Nàusees, vòmits, diarrea, entumiment i formigueig als llavis, boca, cara i coll. En casos greus, paràlisi dels músculs del tòrax i de l'abdomen i mort	Consum de mariscs, crustacis, peixos	Mundial *
Intoxicacions relacionades amb l'aigua de beure	Microcistines, cianotoxines, saxitoxines, anatoxines	<i>Dolichospermum</i> , <i>Microcystis</i> , <i>Planktothrix</i>	Gastroenteritis, afectacions hepàtiques i renals greus, neurotoxicitat	Aigua de beure contaminada, en alguns casos han contaminat solucions d'hemodiàlisi	Mundial *

planeta) i dels seus impactes. Els esforços per a detectar-les amb antelació i el millor coneixement de la dinàmica de les HAB són eines imprescindibles de prevenció.

A Catalunya existeix un sistema de monitoratge de les espècies productores de HAB en aigües dolces, platges i zones d'aqüicultura (peixos, bivalves; en particular el delta de l'Ebre) finançat per la Generalitat des de 1987. Entre els tàxons productors de HAB n'hi ha de tòxics o potencialment tòxics com ara *Pseudo-nitzschia*, *Alexandrium catenella*, *A. minutum*, *Ostreopsis* cf. *ovata*, *Gyrodinium impudic*

cum, *Dinophysis*, *Karlodinium* spp., i de no tòxics com *Alexandrium taylori* i *Phaeocystis* spp. Una visió sintètica de les HAB a Catalunya pot trobar-se a Estrada (2011).

L'establiment de xarxes de monitoratge i observatoris sentinella apareix com a prioritari a escala internacional (GlobalHAB: <http://www.globalhab.info>; GOOS: <http://www.goosocan.org>; Anderson *et al.* 2019). Aquesta observació està en part fonamentada en la detecció mitjançant sistemes òptics i satèl·lits: és a dir, *observem el color de les aigües, que ens parlen del color de les algues, del color de la vida.*

Agraïments

Agraeixo la invitació dels editors a participar en aquest volum monogràfic de la Societat Catalana de Biologia. El meu agraïment també als revisors, els suggeriments dels quals han contribuït a una millor versió final, a la doctora Lluïsa Cros i la doctora Laura Arin per llur acurada lectura del text final, i en especial al doctor Francesc Peters per la realització d'una composició atractiva i estètica de les imatges presentades.

Bibliografia

- ANDERSON, C. R. [et al.] (2019). «Scaling up from regional case studies to a global harmful algal bloom observing system». *Front. Mar. Sci.*, 6: 250. DOI: 10.3389/fmars.2019.00250.
- ARIN, A. [et al.] (2014). «Foam events due to a *Phaeocystis* bloom along the Catalan Coast (NW Mediterranean)». *Harmful Algae News*, 48: 14-15.
- BERDALET, E. [et al.] (2016). «Marine harmful algal blooms, human health and wellbeing: Challenges and opportunities in the 21st century». *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 96: 61-91.
- BURFORD, M. A. [et al.] (2019). *Solutions for managing cyanobacterial blooms: A scientific summary for policy makers*. IOC/INF-1382. Paris: IOC/UNESCO.
- CHISHOLM, S. W. [et al.] (1988). «A novel free-living prochlorophyte occurs at high cell concentrations in the oceanic euphotic zone». *Nature*, 334: 340-343. DOI: 10.1038/334340a0.
- DELWICHE, C. F. (1999). «Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life». *Am. Nat.*, 154: S164-S177.
- DICKEY, T. D. (2001). «The role of new technology in advancing ocean biogeochemical research». *Oceanography*, 14: 108-120.
- ESTRADA, M. (2011). *Ecologia de les mareas roges*. Discurs de recepció com a membre numerària de la Secció de Ciències Biològiques. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans. També disponible en línia a: <<https://publicacions.iec.cat/repository/pdf/00000225/00000100.pdf>>.
- FLEMING, L. [et al.] (2011). «Review of Florida red tide and human health effects». *Harmful Algae*, 10: 224-233.
- GOERICKE, R.; REPETA, D. J. (1992). «The pigments of *Prochlorococcus marinus*: The presence of divinyl chlorophyll *a* and *b* in a marine prokaryote». *Limnol. Oceanogr.*, 37: 425-433.
- JEFFREY, S. W. [et al.] (2011). «Microalgal classes and their signature pigments». A: ROY, S. [et al.] (ed.). *Phytoplankton pigments: Characterization, chemotaxonomy and applications in oceanography*. Cambridge: Cambridge University Press: SCOR, 3-77.
- JEFFREY, S. W.; WRIGHT, S. W. (2006). «Photosynthetic pigments in marine microalgae: Insights from cultures and the sea». A: SUBBA RAO, D. V. (ed.). *Algal cultures, analogues of blooms and applications*. Enfield: Science Publishers.
- KUDELA, R. M. [et al.] (2015). *Harmful algal blooms. A scientific summary for policy makers*. IOC/INF-1320. Paris: IOC/UNESCO.
- MARGALEF, R. (1978). «Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment». *Oceanologica Acta*, 1: 493-509.
- MOESTRUP, Ø. [et al.] (2009). *IOC-UNESCO Taxonomic reference list of harmful micro algae* [en línia]. <<http://www.marinespecies.org/hab>> [Consulta: 15 novembre 2020].
- PARK, M. G. [et al.] (2006). «First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*». *Aquat. Microb. Ecol.*, 45: 101-106.
- RIPPKA, R. [et al.] (2000). «*Prochlorococcus marinus* Chisholm et al. 1992 subsp. *pastoris* subsp. nov. strain PCC 9511, the first axenic chlorophyll *a*₁/*b*₂-containing cyanobacterium (*Oxyphotobacteria*)». *Intern. J. System. Evolut. Microbiol.*, 50: 1833-1847.
- SABINE, C. L.; FEELY, R. A. (2007). «The oceanic sink for carbon dioxide». A: REAY, D. [et al.] (ed.). *Greenhouse gas sinks*. Oxfordshire: CABI.
- SOURNIA, A. (1995). «Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: An inquiry into biodiversity». A: LASSUS P. [et al.] (ed.). *Harmful marine algal blooms: Proceedings of the 6th International Conference on Toxic Marine Phytoplankton, October 1993, Nantes, France*. Paris: Lavoisier, 103-112.
- STOMMEL, H. (1963). «Varieties of oceanographic experience». *Science*, 139: 572-576.
- THOMAS, C. R. (ed.) (1997). *Identifying marine phytoplankton*. Cambridge: Academic Press.