ATLAS DU PHYTOPLANCTON MARIN

publié sous la direction de A. Sournia

VOLUME I :

INTRODUCTION, CYANOPHYCÉES, DICTYOCHOPHYCÉES, DINOPHYCÉES ET RAPHIDOPHYCÉES

par

ALAIN SOURNIA

Muséum National d'Histoire Naturelle

et Centre National de la Recherche Scientifique

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
15, quai Anatole France - 75700 PARIS
1986

Classe des Raphidophyceae Chadefaud ex Silva, 1980

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Les Raphidophycées sont plus connues sous le nom commun de chloromonadines et sous divers noms botaniques ou zoologiques dérivés du radical « Chloromonad- », mais ces synonymes doivent être écartés du fait de l'existence d'un genre *Chloromonas* qui appartient aux Chlorophycées (voir Vol. III à propos de *Chlamydomonas*). L'étymologie « raphid- » fait allusion à la présence d'abondants trichocystes.

La présente classe est bien délimitée cytologiquement, mais peu fournie : quelques genres en eau douce, un ou deux genres marins seulement. Ce sont des algues unicellulaires, ovoïdes ou piriformes, légèrement aplaties ou non, mobiles. Deux flagelles sont insérés au voisinage de l'apex, l'un portant des mastigonèmes et dirigé vers l'avant, l'autre lisse et dirigé vers l'arrière. Des stades coccoïdes immobiles sont connus. Aucune paroi ni différenciation squelettique ne bordant la membrane cellulaire, ces organismes sont fragiles et déformables. Les chloroplastes, quand ils sont présents, sont nombreux et cantonnés dans une zone périphérique de la cellule, chacun d'eux pourvu ou non d'un pyrénoïde ; les pigments photosynthétiques, le cas échéant, sont les chlorophylles *a*, c_1 et c_2 et divers caroténoïdes (mais pas de fucoxanthine). Le noyau est central, volumineux, peu visible sur le vivant. Tous les genres possèdent des corpuscules éjectiles — soit trichocystes, soit mucocystes ; les genres continentaux montrent des vacuoles pulsatiles et, éventuellement, des pseudopodes. Les produits de réserve sont essentiellement ou exclusivement lipidiques. Tous ces organites se répartissent en deux zones cytoplasmiques distinctes : l'une centrale, contenant noyau, corps de Golgi, mitochondries, etc..., l'autre périphérique contenant chloroplastes, corps éjectiles et globules lipidiques. Il n'y a pas de tache oculaire. Enfin, la reproduction sexuée n'est connue que par une observation incomplète.

Les Raphidophycées forment un ordre unique. Les genres incolores constituent une famille, les genres chlorphylliens une autre qui, seule, est représentée dans le plancton marin. A ce sujet, une synthèse de Loeblich & Fine (1977) est intitulée « Marine chloromonads : more widely distributed in neritic environments than previously thought ». Certes, ces algues, dont on ignorait la présence en mer il y a un demi-siècle, ont fait l'objet depuis de nombreuses mentions ou études dans les eaux côtières. Cependant, les positions taxinomiques défendues par ces deux auteurs sont contestées ; de l'avis général, le genre *Olisthodiscus* ne doit pas être inclus dans cette classe (il sera traité dans le volume III de cet Atlas, parmi les Chrysophycées).

GUIDE BIBLIOGRAPHIQUE

Généralités :

Heywood (1980) ; Bourrelly (1983).

Plancton marin :

Voir *Chattonella*.

Ordre des RAPHIDOMONADALES Chadefaud, 1960

[O] Voir caractères de la classe.

Famille des Vacuolariaceae Luther, 1899

[F] Raphidophycées chlorophylliennes et dépourvues de pseudopodes. Au demeurant, tous les caractères de la classe. Habitat essentiellement continental, mais 1-2 genres marins.

CHATTONELLA Biecheler, 1936 Fig. 367-369

[genre dédié à E. Chatton] Féminin.
Type : *C. subsalsa* Biecheler, 1936.
Syn. : *Hemieutreptia* Hada.
Hornellia Subrahmanyan.
Entomosigma Schiller, partim.
Heterosigma Hada, partim.
Réf. : Hollande & Enjumet, 1957. Mignot, 1976. Ono & Takano, 1980. Takayama, 1980. Hara & Chihara, 1982. Subrahmanyan, 1954 (« *Hornellia* »). Hada, 1967 (« *Entomosigma* »), 1974 (« *Hemieutreptia* »).

[G] Cellules solitaires, de taille diverse (longueur : 12-140 µm), globulaires ou ovoïdes, ou bien arrondies à l'avant et effilées à l'arrière, éventuellement un peu aplaties latéralement ou dorso-ventralement, fragiles et déformables. Deux flagelles, originaires d'un vestibule situé un peu au-dessous de l'apex (par convention : ventralement) ; l'un des flagelles portant des mastigonèmes et dirigé vers l'avant, l'autre lisse, vers l'arrière et peu actif. Chloroplastes nombreux, périphériques, discoïdes, colorés en vert ou en jaune-brun, chacun pourvu d'un pyrénoïde. Mucocystes et nombreux petits globules lipidiques à la périphérie. Genre exclusivement marin et néritique, souvent responsable d'« eaux rouges ».

La forme générale de la cellule et, notamment, la présence d'un effilement postérieur (« queue ») sont variables chez une même espèce selon les conditions de culture (Furuki *et al.*, 1981) et il en serait de même dans le milieu naturel selon les saisons (Ono & Takano, 1980) ; en outre, des stades immobiles peuvent s'observer. Variable également, la couleur des plastes, qui dépend de la proportion des caroténoïdes. Le terme de « sillon » souvent utilisé pour désigner le vestibule flagellaire semble impropre car cette structure n'a rien de commun avec les sillons des dinoflagellés ; en revanche, l'appareil flagellaire n'est pas sans évoquer, morphologiquement comme fonctionnellement, celui des péridiniens. Au sujet des « eaux rouges », des effets nocifs sont signalés sans qu'aucune toxicité proprement dite n'ait été mise en évidence.

Chattonella est aujourd'hui au centre d'un imbroglio taxinomique. On peut faire le point de la manière suivante :

— La synonymie avec *Hornellia* a souvent été débattue (par exemple : Margalef, 1968). De l'avis général, il s'agit bien du même genre, mais Biecheler (1936) et Subrahmanyan (1954) ont peut-être traité de deux espèces différentes, comme le pensent Hara & Chihara (1982).

— *Hemieutreptia*, introduit par Hada (1974) comme un nouvel euglénien, est un autre synonyme.

— Deux genres de dinoflagellés, l'un mal connu (*Entomosigma* ; voir p. 37) et l'autre très douteux (*Heterosigma* ; voir p. 98) se sont chacun vu attribuer une espèce qui a toutes les caractéristiques d'une *Chattonella* (voir respectivement : Hada, 1967 et Hada, 1968, 1972).

— Des confusions ont certainement été commises entre *Chattonella* et *Olisthodiscus*. Les deux genres ont été mis en synonymie par Loeblich & Fine (1977) mais nous préférons suivre Gibbs *et al.* (1980) et traiter le second avec les Chrysophycées.

— *Fibrocapsa*, également traité comme un synonyme par Loeblich & Fine, est examiné séparément (voir ci-dessous).

[SP] Pour qui retient les options taxinomiques exposées ci-dessus, il existe actuellement cinq combinaisons spécifiques. Un seul critère distinctif est immédiat : la taille des cellules, avec une nette démarcation vers 50-55 µm ; les autres critères se réfèrent à l'ultrastructure des chloroplastes, des mitochondries, etc. (cf. Hara & Chihara, 1982).

FIBROCAPSA Toriumi & Takano, 1973 Fig. 370-373

[*fibra* : filament ; *capsa* : boîte] Féminin.
Type : *F. japonica* Toriumi & Takano, 1973.

G Diffère de *Chattonella* par les caractères suivants.

Forme globulaire ou ovoïde ; longueur 20-30 µm. Insertion des flagelles presque apicale. Une petite vacuole antérieure (non pulsatile). Surface cellulaire bosselée ou rayée par endroits.

Ce genre n'est encore connu que par sa description originelle. Plusieurs caractères restent à préciser, en premier lieu les bosselures ou raies superficielles pouvant être associées aux « trichocystes ». Puisque les organes désignés sous ce dernier nom libèrent des filaments muqueux, ce sont plutôt des mucocystes.

SP Une seule espèce.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

Seules les illustrations hors-texte (présentées comme des « planches » dans la publication) sont mentionnées.

Anon. 1979-84. *Synopsis of red-tide organisms.* Working Party on Taxonomy in the Akashiwo Kenkyukai (à partir de 1982 : Akashiwo Mondai Kenkyukai), Fisheries Agency, Japan. Sheets 1-30 (1979), 31-60 (1980), 61-90 (1981), 91-120 (1982), 121-150 (1983), 151-180 (1984).

ABÉ, T. H. 1927. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 3. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay, I. Peridiniales. *Sci. Rep. Tohoku imp. Univ.* Ser. 4 (Biol.), 2 : 383-438.

— 1936a. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 29. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay, II. Genus *Peridinium* : subgenus *Archaeperidinium. Ibid.* 10 (4) : 639-686.

— 1936b. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 30. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay, III. Subgenus *Protoperidinium* : genus *Peridinium. Ibid.* 11 (1) : 19-48.

— 1936c. *Diplopsalis* and its allied species. *Zool. Mag. Tokyo* 48 (8-10) : 747-752.

— 1940. Studies on the protozoan fauna of Shimoda Bay. Genus *Peridinium* : group *globula. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku,* B 82 (5) : 27-38.

— 1941. Studies on the protozoan fauna of Shimoda Bay. I. The *Diplopsalis* group. *Rec. oceanogr. Wks Jap.* 12 (2) : 121-144.

— 1966. The armoured dinoflagellata : I. Podolampidae. *Publs Seto mar. biol. Lab.* 14 (2) : 129-154.

— 1967a. The armoured dinoflagellata : II. Prorocentridae and Dinophysidae (A). *Ibid.* 14 (5) : 369-389.

— 1967b. The armoured dinoflagellata : II. Prorocentridae and Dinophysidae (B). *Dinophysis* and its allied species. *Ibid.* 15 (1) : 37-78.

— 1967c. The armoured dinoflagellata : II. Prorocentridae and Dinophysidae (C). *Ornithocercus, Histioneis, Amphisolenia* and others. *Ibid.* 15 (2) : 79-116.

— 1981. *Studies on the family Peridiniidae. An unfinished monograph of the armoured dinoflagellata.* Academia Scient. Book, Tokyo (Spec. Publs Seto mar. biol. Lab. 6), viii-412 p.

ADACHI, R. 1972. « A taxonomical study of the red tide organisms ». (En Japonais). *J. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie* 9 (1) : 9-145 incl. pl. 1-15.

— & FUKUYO, Y. 1979. The thecal structure of a marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera-endemic area. *Bull. jap. Soc. scient. Fish.* 45 (1) : 67-71.

— & IRIE, H. (Eds). 1980-81. *Red tide manual. I. The methods of samples collect. Management and observations* (1980), 175 p. *II. Taxonomy of Dinophyceae* (1981), 172 p. Hikari Shuppan Publ., Matsusaka.

ANDERSON, D. M. & WALL, D. 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *J. Phycol.* 14 (2) : 224-234.

ANDERSON, O. R. 1976. A possible origin of some olive-green cells in aphotic marine environments. *Limnol. Oceanogr.* 20 « 1975 » (6) : 1000-1004.

ANDREIS, C. & ANDREOLI, C. 1975. SEM survey on mediterranean species of *Podolampas. G. Bot. ital.* 109 (6) : 387-397.

— CIAPI, M. D. & RODONDI, G. 1982. The thecal surface of some Dinophyceae : a comparative SEM approach. *Bot. mar.* 25 (5) : 225-236.

APSTEIN, C. 1909. Die Pyrocysten der Plankton-Expedition. *Erbegn. Plankton-Exped. Humboldt Stift.* 4 (Mc) : 1-27, pl. 1-2.

BALECH, E. 1949a. Estudio de « *Ceratocorys horrida* » Stein var. « *extensa* » Pavillard. *Physis, B. Aires* 20 (57) : 165-173.

— 1949b. Etude de quelques espèces de *Peridinium* souvent confondues. *Hydrobiologia* 1 (4) : 390-409.

— 1951. Deuxième contribution à la connaissance des *Peridinium. Ibid.* 3 (4) : 305-330.

— 1954. Sur la tabulation de *Podolampas* et *Oxytoxum. Rapp. Commun. 8e Congr. int. Bot.,* Sect. 17 : 114-116.

— 1956. Etude des dinoflagellés du sable de Roscoff. *Rev. algol.,* n. Sér. 2 (1-2) : 29-52.

— 1959. Two new genera of dinoflagellates from California. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 116 (2) : 195-203.
— 1961. *Glenodinium cristatum* sp. nov. (Dinoflagellata). *Neotropica* 7 (2-3) : 47-51.
— 1962. Tintinnoinea y dinoflagellata del Pacífico según material de las expediciones Norpac y Downwind del Instituto Scripps de Oceanografía. *Revta Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia », Zool.* 7 (1) : 1-253, pl. 1-26.
— 1963a. La familia Podolampacea (Dinoflagellata). *Bolm Inst. Biol. mar., Mar del Plata,* 2 : 3-27, pl. 1-3.
— 1963b. Dos dinoflagelados de una laguna salobre de la Argentina. *Notas Mus. La Plata, Zool.* 20 (199) : 111-123.
— 1964a. Tercera contribución al conocimiento del género « *Peridinium* ». *Revta Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia »* 1 (6) : 179-195, pl. 1-3.
— 1964b. El género « *Cladopyxis* » (Dinoflagellata). *Comun. Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia »* 1 (4) : 27-39.
— 1964c. El plancton del Mar del Plata durante el periodo 1961-1962 (Buenos Aires, Argentina). *Bolm Inst. Biol. mar., Mar del Plata* 4 : 1-49, pl. 1-5.
— 1967a. Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de México y Caribe. *Revta Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia », Hidrobiol.* 2 (3) : 77-126, pl. 1-9.
— 1967b. « *Palaeophalacroma* » Schiller otro miembro de la familia Cladopyxidae (Dinoflagellata). *Neotropica* 13 (42) : 105-112.
— 1971a. Microplancton del Atlantico ecuatorial oeste (Equalant I). *Publ. Serv. hidrogr. naval B. Aires* 654 : 1-103, pl. 1-12.
— 1971b. Microplancton de la campaña oceanográfica Productividad III. *Revta Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia », Hidrobiol.* 3 (1) : 1-202, pl. 1-39.
— 1973a. Cuarta contribución al conocimiento del género « *Protoperidinium* ». *Ibid.* 3 (5) : 347-368, p. 1-6.
— 1973b. Segunda contribución al conocimiento del microplancton del mar de Bellingshausen. *Contr. Inst. antárt. argent.* 107 : 1-63 incl. pl. 1-10.
— 1974. El género « *Protoperidinium* » Bergh, 1881 (« *Peridinium* » Ehrenberg, 1831, partim). *Revta Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia », Hidrobiol.* 4 (1) : 1-79.
— 1976a. Notas sobre el género *Dinophysis* (Dinoflagellata). *Physis, B. Aires,* A 35 (91) : 183-193.
— 1976b. Clave ilustrada de dinoflagelados antárticos. *Publ. Inst. antárt. argent.* 11 : 1-99.
— 1977a. *Cachonina niei* Loeblich (Dinoflagellata) y sus variaciones. *Physis, B. Aires,* A 36 (92) : 59-64.
— 1977b. Estructura de *Amphisolenia bidentata* Schröder (Dinoflagellata). *Ibid.* 37 (93) : 25-32.
— 1977c. *Introducción al fitoplancton marino.* Eudeba Manuales, Ed. Univ., B. Aires, x-211 p.
— 1977d. Sur quelques *Protoperidinium* (Dinoflagellata) du golfe du Lion. *Vie Milieu,* B 26 « 1976 » (1) : 27-46.
— 1977e. Cuatro especies de « *Gonyaulax* » *sensu lato,* y consideraciones sobre el género (Dinoflagellata). *Revta Mus. argent. Cienc. natur. « B. Rivadavia », Hidrobiol.* 5 (6) : 115-136, pl. 1-3.
— 1979a. Dinoflagelados. Campaña oceanográfica argentina Islas Orcadas 06/75. *Publ. Serv. hidrogr. naval B. Aires,* H 665 : 1-76, pl. 1-10.
— 1979b. El género *Pyrophacus* Stein (Dinoflagellata). *Physis, B. Aires,* A. 38 « 1978 » (94) : 27-38.
— 1979c. Tres dinoflagelados nuevos o interesantes de aguas brasileñas. *Bolm Inst. oceanogr. S. Paulo* 28 (2) : 55-64 incl. pl. 1-3.
— 1980a. El género *Goniodoma* Stein (Dinoflagellata). *Lilloa* 35 « 1979 » (2) : 97-109 incl. pl. 1-2.
— 1980b. On thecal morphology of dinoflagellates with special emphasis on cingular and sulcal plates. *An. Centro Cienc. Mar. Limnol. Univ. nac. autón. México* 7 (1) : 57-67.
— & ROJAS DE MENDIOLA, B. 1977. Un nuevo *Gonyaulax* productor de hemotalasia en Perú (Protozoa, Dinoflagellata). *Neotropica* 23 (69) : 49-54.
— & SOARES, L. O. 1966. Dos dinoflagelados de la Bahia de Guanabara y proximidades (Brasil). *Neotropica* 12 (39) : 103-109.
BARROWS, A. L. 1918. The significance of skeletal variations in the genus *Peridinium. Univ. Calif. Publs Zool.* 18 (15) : 397-479 incl. pl. 17-20.
BAUMEISTER, W. 1943. Die Dinoflagellaten der Kreise Pfarrkirchen und Eggenfellen (Gau Bayreuth). 2. Das Stimpfgebiet im Walde südlich Altersham. *Arch. Protistenk.* 96 (3) : 344-364.
— 1968 (?). Zum System der Dinophyceen-Ordnung Dinococcales. 2. Die Familie Stylodiniaceae. « Arbeitsstätte zur Erforschung den Lebens in Kleingewässern. Mitt. 7, abgeschlossen 26 Februar 1968 », 12 p., 3 pl.
BEAM, C. A. & HIMES, M. 1974. Evidence for sexual fusion and recombination in the dinoflagellate *Crytheco-dinium (Gyrodinium) cohnii. Nature,* Lond. 250 (5465) : 435-436.

BERGH, R. S. 1881. Der Organismus der Cilio-flagellaten. Eine phylogenetische Studie. *Morphol. Jahrb.* « 1882 » (2) : 177-288, pl. 12-16.

BESADA, E. G., LOEBLICH, L. A. & LOEBLICH, A. R. III. 1882. Observations on tropical, benthic dino-flagellates from ciguatera-endemic areas : *Coolia, Gambierdiscus,* and *Ostreopsis. Bull. mar. Sci.* 32 (3) : 723-735.

BIECHELER, B. 1934. Sur un Dinoflagellé à capsule périnucléaire, *Plectodinium* n. gen. *nucleovolvatum* n. sp. et sur les relations des Péridiniens avec les Radiolaires. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 198 (4) : 404-406.

— 1935. Sur le *Peridinium sociale* Henneguy des marais salants et le nouveau groupe *Sociale* des *Orthoperidinium. Bull. Soc. Zool. Fr.* 60 : 115-118.

— 1936. Sur une Chloromonadine nouvelle d'eau saumâtre *Chattonella subsalsa,* n. gen., n. sp. *Arch. Zool. exp. gén., Notes Rev.* 78 (2) : 79-83.

— 1938. Sur un Péridinien cuirassé incolore nouveau *Crypthecodinium* n. g. *setense* n. sp. et la famille nouvelle des Crypthecodiniacées. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 63 : 9-13.

— 1952. Recherches sur les Péridiniens. *Bull. biol. Fr. Belg.,* Suppl. 36 : 1-149.

BOALCH, G. T. 1969. The Dinoflagellate genus *Ptychodiscus* Stein. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 49 (3) : 781-784, pl. 1.

BÖHM, A. 1933a. Neue Peridineen aus der Adria. *Arch. Protistenk.* 80 (2) : 351-354.

— 1933b. Zur Verbreitung einiger Dinoflagellaten im Sudatlantik. *Bot. Arch.* 35 (4) : 397-407.

— 1976. *Morphologische Studien im Bereiche der Pyrrhophyta. Das Problem Form und Selektion.* Bibliotheca phycologica 22, J. Cramer, Vaduz, 199 p. incl. 32 pl.

BOLTOVSKOY, A. 1975. Estructura y esteroultraestructura tecal de Dinoflagelados. II. *Peridinium cinctum* (Müller) Ehrenberg. *Physis, B. Aires* 34 (89) : 73-84.

BONEY, A. D. 1981. *Distephanus speculum* : double skeletons with one aberrant partner. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 61 (4) : 1027-1029.

BORGERT, A. 1891. Über die Dictyochiden, insbesondere über *Distephanus speculum* ; sowie Studien an Phaeodarien. *Ztschr. wiss. Zool.* 51 (4) : 629-676, pl. 33.

BOUQUAHEUX, F. 1971. *Gloeodinium marinum* nov. sp. Péridinien Dinocapsale. *Arch. Protistenk.* 113 (4) : 314-321, pl. 40-42.

— 1972. Variations morphologiques de *Pyrocystis fusiformis* Murray 1876 et *Pyrocystis elegans* Pavillard 1931. *Cah. Biol. mar.* 13 (1) : 1-8, pl. 1-2.

BOURRELLY, P. 1968a. Note sur *Peridiniopsis borgei* Lemm. *Phykos* 7 : 1-2.

— 1968b. Notes sur les Péridiniens d'eau douce. *Protistologica* 4 (1) : 5-14, pl. 1-2.

— 1970. *Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. III. Les algues bleues et rouges, les Eugléniens, Péridiniens et Cryptomonadines.* Boubée, Paris, 512 p. (Réimpression 1983 « revue et augmentée »).

BRAARUD, T. 1935. The « Øst » expedition to the Denmark Strait 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth (including some qualitative data from the Arctic in 1930). *Hvalrad. Skrifter* 10 : 1-173.

— 1945. Morphological observations on marine dinoflagellate cultures (*Porella perforata, Goniaulax tamarensis, Protoceratium reticulatum). Avh. Norsk. Vidensk. Akad.* 11, « 1944 » : 1-18, pl. 1-4.

BROCH, H. 1910a. Das Plankton der schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1908. *K. svenska Vetenskapsakad. Handl.* 45 (9) : 25-64 + 1 pl.

— 1910b. Die *Peridinium*-Arten des Nordhafens (Val di Bora) bei Rovigno in Jahre 1909. *Arch. Protistenk.* 20 (2) : 176-200, Tabl. 13.

BUCHANAN, R. J. 1968. Studies at Oyster Bay in Jamaica, West Indies. IV. Observations on the morphology and asexual cycle of *Pyrodinium bahamense* Plate. *J. Phycol.* 4 (4) : 272-277.

BUJAK, J. P. & DAVIES, E. H. 1983. Modern and fossil Peridiniaceae. *Amer. Assoc. Stratigr. Palynol., Contr. Ser.* 13 : ix-202 p., 12 pl.

— & WILLIAMS, G. L. 1981. The evolution of dinoflagellates. *Can. J. Bot.* 59 (11) : 2077-2087.

BURNS, D. A. & MITCHELL, J. S. 1982. Some coastal marine dinoflagellates from around New Zealand. *N. Z. J. mar. Freshw. Res.* 16 (1) : 69-80.

— & — 1983. New Zealand coastal dinoflagellates with *Gonyaulax* affinities. *Ibid.* 17 (1) : 51-58.

BURSA, A. 1963. Phytoplankton in coastal waters of the Arctic ocean at Point Barrow, Alaska. *Arctic* 16 (4) : 239-262.

— 1964. *Kofoidinium arcticum,* a new Dinoflagellate. *Phycologia* 4 (1) : 8-14.

— 1969. *Actiniscus canadensis* n. sp., *A. pentasterias* Ehrenberg v. *arcticus* n. var., *Pseudoactinicus apentasterias* n. gen., n. sp., marine relicts in Canadian arctic lakes. *J. Protozool.* 16 (3) : 411-418.

— 1970. *Dinamoebidium hyperboreum* spec. nov. in coastal plankton of Ellesmere Island, N. W. T., Canada. Arctic Alpine Res. 2 (2) : 152-154.

— 1971. Morphogenesis and taxonomy of fossil and contemporary Dinophyta secreting discoasters. In A. Farinacci (Ed.), « *Proc. II Planktonic Conf.* » Roma 1970 : 129-143 incl. pl. 1-2. Tecnoscienza, Roma.

BUTCHER, R. W. 1952. Contribution to our knowledge of the smaller marine algae. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 31 (1) : 175-191, pl. 1-2.

BÜTSCHLI, O. 1873. Einiger über Infusorien. *Arch. Mikroskop. Anat.* 9 : 657-678, pl. 25-26.

— 1885. Mastigophora (Protozoa, II). In H. G. Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs* 1 (2) : 865-1088, pl. 39-55.

CACHON, J. & CACHON, M. 1967. *Cymbodinium elegans* nov. gen. nov. sp. Péridinien Noctilucidae Saville-Kent. *Protistologica* 3 (3) : 313-318, pl. 1.

— & — 1968a. Contribution à l'étude des Noctilucidae Saville-Kent. I. Les Kofoidininae Cachon J. et M. Evolution morphologique et systématique. *Ibid.* 3 « 1967 » (4) : 427-444, pl. 1-5.

— & — 1968b. *Filodinium Hovassei* nov. gen., nov. sp. Péridinien phorétique d'Appendiculaires. *Ibid.* 4 (1) : 15-18.

— & — 1969. Contribution à l'étude des Noctilucidae Saville-Kent. Evolution morphologique, cytologie, systématique. II. Les Leptodicinae Cachon J. et M. *Ibid.* 5 (1) : 11-33, incl. pl. 1-5.

— , — & BOUQUAHEUX, F. 1965. *Stylodinium gastrophilum* Cachon, Péridinien dinococcoïde parasite de Siphonophores. *Bull. Inst. océanogr.* 65 (1359) : 1-8.

— , — & — 1970. *Myxodinium pipiens* gen. nov., sp. nov., Péridinien parasite d'*Halosphaera*. *Phycologia* 8 « 1969 » (3-4) : 157-164.

— , — & SALVANO, P. 1979. The nuclear division of *Oxyrrhis marina* : an example of the role played by the nuclear envelope in chromosome segregation. *Arch. Protistenk.* 122 (1-2) : 43-54.

— & CACHON-ENJUMET, M. 1964. *Leptopsathium navicula*, nov. gen. nov. sp. et *Leptophyllus dasypus* nov. gen. nov. sp., Péridiniens Noctilucidae (Hertwig) du plancton néritique de Villefranche-sur-Mer. *Bull. Inst. océanogr.* 62 (1292) : 1-12.

— & — 1966. *Pomatodinium impatiens* nov. gen. nov. sp. Péridinien Noctilucidae Kent. *Protistologica* 2 (1) : 23-30, pl. 1.

CAMPBELL, P. H. 1973. *Studies on brackish water phytoplankton.* Univ. N. Carolina, Sea Grant Program Publ. SG. 73-07, 407 p. incl. pl. 1-33 + 1-3. (= *The phytoplankton of Gales creek with emphasis on the taxonomy and ecology of estuarine phytoflagellates,* Ph. D. Univ. N. Carolina Chapel Hill, 370 p.).

CANDEIAS, A. 1934. Contribuição para o conhecimento da variação em *Peridinium depressum* Bayley. *Mem. Est. Museu Zool. Univ. Coimbra,* Ser. 1, 76 : 1-15.

CAO VIEN, 1967. Sur l'existence de phénomènes sexuels chez un Péridinien libre, l'*Amphidinium carteri*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris,* Sér. D, 264 (8) : 1006-1008, pl. 1-2.

CAPONE, D. G. & CARPENTER, E. J. 1982. Nitrogen fixation in the marine environment. *Science* 217 (4565) : 1140-1142.

CARPENTER, E. J. 1983. Physiology and ecology of marine planktonic *Oscillatoria (Trichodesmium)*. *Mar. Biol. Lett.* 4 (2) : 69-85.

— & PRICE, C. C. IV. 1976. Marine *Oscillatoria (Trichodesmium)* : explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocysts. *Science* 191 (4233) : 1278-1280.

CARR, N. G. & WHITTON, B. A. (Eds.) 1973. *The biology of the blue-green algae.* Blackwell Scient Publ. (Bot. Monogr. 9) : x-676 p.

— & — 1982. *The biology of cyanobacteria.* Blackwell, xi-688 p.

CHADEFAUD, M. 1960. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In M. Chadefaud & L. Emberger, « *Traité de Botanique systématique* », I : xv-1018 p. Masson, Paris.

CHATTON, E. 1931. Essai d'un schéma de l'énergide d'après une image objective et synthétique : le Dinoflagellé « *Polykrikos Schwartzii* » Bütschli. *Arch. Zool. ital.* 16 (1-2) : 169-187, pl. 3-4.

— 1952. Classe des Dinoflagellés ou Péridiniens. In P.-P. Grassé, « *Traité de zoologie* », I (1) : 309-406, pl. 1. Masson, Paris.

— & LWOFF, A. 1930. Imprégnation par diffusion argentique de l'infrastructure des Ciliés marins et d'eau douce après fixation cytologique et sans dessiccation. *C. r. Soc. Biol.* 104 : 834-836.

CHODAT, R. 1924. Algues de la région du Grand St. Bernard. *Bull. Soc. Bot. Genève* 15 « 1923 » (1-9) : 33-48.

CHRISTEN, H. R. 1961. Uber die Gattung *Katodinium* Fott (= *Massartia* Conrad). *Schweiz. Z. Hydrobiol.* 23 (2) : 309-341.

CHRISTENSEN, T. 1962. Alger. In T. W. Böcher, M. Lange & T. Sørensen, « *Botanik, II. Systematik Botanik* » 2 : 178 p. (1966 : 180 p.). Munksgaard, Copenhague.

— 1975. Some marine algae from West Greenland. *Bot. Tidsskr.* 70 : (2-3) : 143-146.

CLAPAREDE, E. & LACHMANN, J. 1859. Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. *Méms Inst. Genev.* 6 (1) : 261-482, pl. 1-24.

CLARKE, K. J. & PENNICK, N. C. 1972. Flagellar scales in *Oxyrrhis marina* Dujardin. *Brit. phycol. J.* 7 (3) : 357-360.

— & — 1976. The occurrence of body scales in *Oxyrrhis marina* Dujardin. *Ibid.* 11 (4) : 345-348.

CONRAD, W. 1926. Recherches sur les Flagellates de nos eaux saumâtres. 1re partie : Dinoflagellates. *Arch. Protistenk.* 55 (1) : 63-100, pl. 1-2.

— 1939. Notes protistologiques. IX. Sur trois Dinoflagellates de l'eau saumâtre. *Bull. Mus. r. Hist. natur. Belg.* 15 (12) : 1-10.

— & KUFFERATH, H. 1954. Recherches sur les eaux saumâtres des environs de Lilloo. II. Partie descriptive. Algues et protistes. Considérations écologiques. *Méms Inst. r. Sci. natur. Belg.* 127 : 1-346, pl. 1-14, tabl. 1-27.

COX, E. R. 1978. Dinoflagellates. In A. I. Laskin & H. A. Lechevalier : « *CRC handbook of microbiology. 2nd ed., II. Fungi, algae, protozoa, and viruses* », 489-501. CRC Press, West Palm Beach.

— (Ed.) 1980. *Phytoflagellates.* Elsevier/North Holland, New York (Developments in marine biology 2), ix-473 p.

— & ARNOTT, H. J. 1971. The ultrastructure of the theca of the marine dinoflagellate, *Ensiculifera loeblichii* sp. nov. In B. C. Parker & R. M. Brown Jr, « *Contributions in phycology* », 121-136. Allen Press, Lawrence.

CRAWFORD, R. M. & DODGE, J. D. 1974. The dinoflagellate genus *Woloszynskia.* II. The fine structure of *W. coronata. Nova Hedw.* 22 « 1971 » (3-4) : 699-719.

— & HAPPEY, C. M. 1971. The dinoflagellate genus *Woloszynskia.* I. Fine structure and ecology of *W. tenuissimum* from Abbott's pool, Somerset. *Ibid.* 19 « 1970 » (3-4) : 825-840.

DALE, B. 1977a. New observations on *Peridinium faeroense* Paulsen (1905), and classification of small orthoperidinioid dinoflagellates. *Brit. phycol. J.* 12 (3) : 241-253.

— 1977b. Cysts of the toxic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech from Oslofjorden, Norway. *Sarsia* 63 (1) : 29-34.

— 1979. Collection, preparation, and identification of dinoflagellate resting cysts. In D. L. Taylor & H. H. Seliger, « *Toxic dinoflagellate blooms* », 443-452. Elsevier/North-Holland New York, etc. (Developments in marine biology 1).

— 1983. Dinoflagellate resting cysts : « benthic plankton ». In G. A. Fryxell, « *Survival strategies of the algae* », 69-136. Cambridge Univ. Press, Cambridge, etc.

DANGEARD, P. 1927a. Phytoplancton de la croisière du Sylvana (février-juin 1913). *Annls Inst. océanogr. Monaco* 4 (8) : 285-407.

— 1927b. Notes sur la variation dans le genre *Peridinium. Bull. Inst. océanogr. Monaco* 507 : 1-16.

DANGEARD, P. A. 1938. Mémoire sur la famille des Péridiniens. *Botaniste* 29 : 3-181 incl. pl. 1-10.

DEFLANDRE, G. 1937. *Phanerodinium,* genre nouveau de Dinoflagellé fossile des silex. *Bull. Soc. fr. Microscopie* 6 (3) : 109-115.

— 1950. Contribution à l'étude des Silicoflagellés actuels et fossiles. *Microscopie* 2 : 72-108, 117-142, 191-210.

— 1952a. Classe des Ebriédiens (Ebriaceae Lemmermann 1900 emend. Ebriideae Deflandre 1936). In P. P. Grassé, « *Traité de zoologie* », 1 (1) : 405-424, Masson, Paris.

— 1952b. Classe des Silicoflagellés. *Ibid.* 1 (1) : 425-438.

— & DEFLANDRE-RIGAUD, M. 1943-66. *Fichier micropaléontologique général,* 1 (1943), 5 (1945), 11 (1962), 14-16 (1966). Centre de Documentation du CNRS, Paris.

DIESING, K. M. 1850. *Systema helminthum* I. Wilhelmum Braumüller, Vindobonae xiii-680 p.

— 1866. Revision der Prothelminthen. Abtheilung : Mastigophoren. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math-natur. Kl.* 52-I (8) : 287-401.

DESIKACHARY, T. V. 1959. *Cyanophyta.* Indian Council Agric. Res, New Delhi, 686 p.

— (Ed.) 1972. *Taxonomy and biology of blue-green algae.* Univ. Madras, Centre Adv. Stud. Bot., 591 p.

DIWALD, K. 1939. Ein Beitrag zur Variabilität und Systematik der Gattung *Peridinium. Arch. Protistenk.* 93 (1) : 121-184.

DODGE, J. D. 1965a. Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesocaryotic cell. (Abstract). *Progr. Protozool.* 1965 : 264-265. (Excerpta Medica Foundation, Int. Congr. Ser. 91).

— 1965b. Thecal fine-structure in the dinoflagellate genera *Prorocentrum* and *Exuviaella. J. mar. biol. Ass. U. K.* 45 (3) : 607-614, pl. 1-4.

— 1967. Fine structure of the dinoflagellate *Aureodinium pigmentosum* gen. et sp. nov. *Brit. phycol. Bull.* 3 (2) : 327-336.

— 1971. Fine structure of the Pyrrhophyta. *Bot. Rev.* 37 (4) : 481-508.

— 1973. *The fine structure of algal cells.* Acad. Press, London & New York, xii-261 p.

— 1974. A redescription of the dinoflagellate *Gymnodinium simplex* with the aid of electron microscopy. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 54 (1) : 171-177, pl. 1-4.
— 1975. The Prorocentrales (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 71 (2) : 103-125, pl. 1-4.
— 1981. Three new generic names in the Dinophyceae : *Herdmania, Sclerodinium* and *Triadinium* to replace *Heteraulacus* and *Goniodoma*. *Brit. phycol. J.* 16 (3) : 273-280.
— 1982. *Marine dinoflagellates of the British Isles.* H.M.S.O., London, vi-303 p. incl. 8 pl.
— 1983a. Ornamentation of thecal plates in *Protoperidinium* (Dinophyceae) as seen by scanning electron microscopy. *J. Plankton Res.* 5 (2) : 119-127.
— 1983b. Dinoflagellates investigation and phylogenetic speculation. *Brit. phycol. J.* 18 (4) : 335-356.
— & BIBBY, B. T. 1973. The Prorocentrales (Dinophyceae). I. A comparative account of fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviaella*. *Bot. J. Linn. Soc.* 67 (2) : 175-187, pl. 1-7.
— & CRAWFORD, R. M. 1970a. A survey of thecal fine structure in the Dinophyceae. *Ibid.* 63 (1) : 53-67, pl. 1-7.
— & — 1970b. The morphology and fine structure of *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 6 (2) : 137-149.
— & — 1971. Fine structure of the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. I. The general structure of the cell. *Protistologica* 7 (2) : 295-304.
— & — 1972. Fine structure of the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*. II. The flagellar system. *Ibid.* 7 « 1971 » (4) : 399-409.
— & HERMES, H. 1981. A revision of the *Diplopsalis* group of dinoflagellates (Dinophyceae) based on material from the British Isles. *Bot. J. Linn. Soc.* 83 (1) : 15-26.
— & — 1982. A scanning electron microscopical study of the apical pores of marine dinoflagellates (Dinophyceae). *Phycologia* 20 « 1981 » (4) : 424-430.
DOWIDAR, N. M. 1983. The genus *Ceratium* from the Red Sea. *J. Fac. mar. Sci. King Abdul Univ. Jeddah*, 3 (1404 H) : 5-37.
DRAGESCO, J. 1952. Le Flagellé *Oxyrrhis marina* : cytologie, trichocystes, position systématique. *Bull. Microscop. appl.*, Sér. 2, 2 (11-12) : 148-157.
— 1965. Etude cytologique de quelques Flagellés mésopsammiques. *Cah. Biol. mar.* 6 (1) : 83-115, pl. 1-2.
DREBES, G. 1969. *Dissodinium pseudocalani* sp. nov., ein parasitischer Dinoflagellat auf Copepodeneirn. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 19 (1) : 58-67.
— 1974. *Marines Phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen).* Georg Thieme, Stuttgart, vi-186 p.
— 1978. *Dissodinium pseudolunula* (Dinophyta), a parasite on copepod eggs. *Brit. phycol. J.* 13 (4) : 319-327.
— 1981. Possible resting spores of *Dissodinium pseudolunula* (Dinophyta) and their relation to other taxa. *Ibid.* 16 (2) : 207-215.
— & SCHNEPF, E. 1982. Phagotrophy and development of *Paulsenella* cf. *chaetoceratis* (Dinophyta), an ectoparasite of the diatom *Streptotheca thamesis*. *Helgoländer Meeresunters.* 35 (4) : 501-515.
DROUET, F. 1981. Revision of the Stigonemataceae with a summary of the classification of blue-green algae. *Beih. Nova Hedw.* 66 : 1-221.
DUJARDIN, F. 1841. *Histoire naturelle des zoophytes-Infusoires, comprenant la physiologie et la classification de ces animaux, et la manière de les étudier à l'aide du microscope.* Suites à Buffon, xii-684 p., 22 pl. Librairie de Roret, Paris.
DURÁN, M. SAIZ, F., LOPEZ-BENITO, M. & MARGALEF, R. 1956. El fitoplancton de la ría de Vigo, de abril de 1954 a junio de 1955. *Investigación Pesq.* 4 : 67-95 + tabl.
DURAND, M. & BERKALOFF, C. 1985. Pigment composition and chloroplast organization of *Gambierdiscus toxicus* Adachi and Fukuyo (Dinophyceae). *Phycologia* 24 (2) : 217-223.
DÜRR, G. 1979a. Elektronmikroskopische Untersuchungen am Panzern von Dinoflagellaten. I. *Gonyaulax polyedra*. *Arch. Protistenk.* 122 (1-2) : 55-87 incl. pl. 1-11.
— 1979b. Elektronmikroskopische Untersuchungen am Panzern von Dinoflagellaten. II. *Peridinium cinctum*. *Ibid.* 122 (1-2) : 88-120 incl. pl. 1-9.
— & NETZEL, H. 1974. The fine structure of the cell surface in *Gonyaulax polyedra* (Dinoflagellata). *Cell Tissue Res.* 150 (1) : 21-41.
EATON, G. L. 1980. Nomenclature and homology in peridinialean dinoflagellate plate patterns. *Palaeontology* 23 (3) : 667-688.
EHRENBERG, C. G. 1828. Pars zoologica. Animalia evertebrata ; phytozoa. In F. G. Hemprich & C. G. Ehrenberg, « *Symbolae physicae* », [44 p.] 2 pl. Off. Acad., Berlin.

— 1832. Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Siberien. *Abh. K. Akad. wiss. Berlin* 1830 : 1-88, pl. 1-8. (Probablement diffusé sous forme limitée en 1830).
— 1834-35. Dritter Beitrag zur Erkenntniss grosser Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes (= Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes). *Abhandl. Berl. Akad.* 1833 : 145-336, pl. 1-11. (Tiré à part 1834, 192 p.).
— 1837a. Zusätze zur Erkenntniss grosser organischer Ausbildung in den kleinsten thierschen Organismen. *Abhandl. K. Akad. Wiss. Berlin* 1835 : 151-180, pl. 1. (Probablement diffusé comme tiré à part en 1836).
— 1837b. [Ein briefliche Nachricht des Hrn Agassiz in Neuchatel] über ebenfalls aus mikroskopischen Kieselorganismen gebildeten Polirschiefer von Oran in Afrika. *Ber. Bekannt. Verh. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin* 1837 : 59-61.
— 1839a. Uber die Bildung der Kreidefelsen un des Kreidemergels durch unsichtbare Organismen. *Abhandl. Akad. Wiss. Berlin* 1838 : 59-147, pl. 1-4.
— 1839b. Uber jetzt wirklich noch zahlreich lebende Thier-arten der Kreideformation der Erde. *Ber. Verhandl. Akad. Wiss. Berlin* 1839 : 152-159.
— 1843. Beobachtungen über die Verbreitung des jetzt wirkenden kleinsten organischen Lebens in Asien, Australien und Afrika und über die vorhrrschende Bilding auch des oolithkalles der Juraformation aus kleinen polythalamischen Thieren. *Ber. Verh. K. Preufs. Akad. Wiss. Berlin* 1843 : 100-106.
— 1854. *Mikrogeologie ; das Erden und Felsen schaffende wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde.* Leipzig, I : 374 p. ; II : 41 pl.
— 1873. Die das Funkeln und Aufblitzen des Mittelmeeres bewirkenden unsichtbar kleinen Lebensformen. *Fetschrifft Gesselsch. Natur-Freunde Berlin* : 1-4, pl. 1.
EICHLER, A. W. 1886. *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik* ; 4 Aufl. Gebrüder Borntrager, Berlin, iv-68 p. (Non consulté ; *fide* Silva, 1980).
ELBRÄCHTER, M. 1975. Taxonomical notes on North Sea dinoflagellates. I. *Kieler Meeresforsch.* 31 (1) : 58-64.
— 1979. On the taxonomy of unarmored dinophytes (Dinophyta) from the northwest african upwelling region. « *Meteor* » *Forschungs-Ergebn.* D. 30 : 1-22.
— 1984. Functional types of marine planktonic primary producers and their relative significance in the food web. In M. J. R. Fasham, « *Flows of energy and materials in marine organisms* », 191-221. Plenum Publ.
— & DREBES, G. 1978. Life cycles, phylogeny and taxonomy of *Dissodinium* and *Pyrocystis* (Dinophyta). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 31 (3) : 347-366.
ENGLER, A. 1898. *Syllabus der Pflanzenfamilien* ; 2 Aufl. Gebrüder Borntrager, Berlin, xii-214 p.
ENTZ, G. 1927. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. II resp. VII. Studien an Süsswasser-Ceratien (Morphologie, Variation, Biologie). *Arch. Protistenk.* 58 (2) : 344-440.
ERICKSON, S. & FARROW, W. 1965. *Synechococcus elongatus* (Naegeli). *Florida Bd Conserv., mar. Lab.*, I (Phytoplankton), 3 (2) : 1-4.
EVITT, W. R. 1961. Observations on the morphology of fossil dinoflagellates. *Micropaleontology* 7 (4) : 385-420 incl. pl. 1-9.
— LENTIN, J. K., MILLIOUD, J. E., STOVER, L. E. & WILLIAMS, G. L. 1977. Dinoflagellate cyst terminology. *Geol. Survey Can., Pap.* 72-24 : 1-11.
FABRE-DOMERGUE, 1889. Sur une nouvelle forme de Colpode (*Colpoda Henneguyi*) et sur un Flagellé pélagique. *Ann. Microgr.* 1 : 353-357, pl. 3.
FAURÉ-FREMIET, E. 1908. Etude descriptive des Péridiniens et des Infusoires ciliés du plankton de la baie de La Hougue. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Sér. 9, 7 : 209-242, pl. 15-16.
FAUST, M. A. 1974. Micromorphology of a small dinoflagellate *Prorocentrum mariae-lebouriae* (Parke & Ballantine) comb. nov. *J. Phycol.* 10 (3) : 315-322.
FENAUX, R. 1958. Contribution à l'étude de *Kofoidinium velelloides* Pavillard. *Bull. Inst. océanogr. Monaco* 1118 : 1-11.
FINE, K. E. & LOEBLICH, A. R. III. 1976. Similarity of the dinoflagellates *Peridinium trochoideum, P. feoroënse* and *Scrippsiella sweeneyae* as determined by chromosome numbers, cell division studies and scanning electron microscopy. *Proc. biol. Soc. Wash.* 89 (21) : 275-287.
FOGG, G. E., STEWART, W. D. P., FAY, P. & WALSBY, A. E. 1973. *The blue-green algae.* Academic Press, London & New York, vii-459 p. + pl.
FOTT, B. 1957. Taxonomie drobnohledné flory nasich vod. *Preslia* 29 (3) : 278-319.
— 1959. *Algenkunde.* G. Fischer, Jena, 482 p. incl. 255 figs.
FRANCIS, D. 1967. On the eyespot of the dinoflagellate *Nematodinium. J. exp. Biol.* 47 (3) : 495-501.
FRÉMY, P. 1941a. Revision du genre *Skujaella* J. de Toni (= *Trichodesmium* Ehr. et Auct.). *Botaniste* 31 « 1940 » (1-2) : 3-19.

— 1941b. Cyanophycées du plancton. *Mémes Soc. Linn. Normandie*, n. Sér. 1 (1) : 34-35.
FRENGUELLI, J. 1935. Variaciones de *Dictyocha fibula* en el golfo de San Matias (Patagonia septentrional). *An. Mus. argent. Cienc. natur. B. Aires* 38 (Protistologia 4) : 265-281, pl. 1-14.
— 1938. Silicoflagelados del Río de La Plata. *Notas Mus. La Plata*, Zool. 3 (14) : 231-245.
— & ORLANDO, H. A. 1958. Diatomeas y Silicoflagelados del sector antártico sudamericano. *Inst. antárt. argent. B. Aires*, Publ. 5 : 1-191 incl. pl. 1-17 + cartes.
FREUDENTHAL, H. D. & LEE, J. J. 1963. *Glenodinium halli* n. sp. and *Gyrodinium instriatum* n. sp., dinoflagellates from New York waters. *J. Protozool.* 10 (2) : 182-189.
FRITSCH, F. E. 1929. Evolutionary sequence and affinities among Protophyta. *Biol. Rev.* 4 (2) : 103-151.
FUJITA, Y. & SHIMURA, S. 1974. Phycoerythrin of the marine blue-green alga *Trichodesmium thiebautii*. *Plant Cell Physiol.* 15 : 939-942.
FUKUYO, Y. 1981a. « Dinoflagellates in Sanriku coast, northern part of Japan. I. *Prorocentrum, Dinophysis, Ceratium.* » (En japonais). *Akashiwo Kenkyukai guide book, Fishery Agency*, Tokyo, 2 : 60 p.
— 1981b. « *Protogonyaulax* in the coast of Japan ». (En Japonais). *Ibid.* 3 : 72 p.
— 1981c. Taxonomical study on benthic dinoflagellates collected in coral reefs. *Bull. jap. Soc. scient. Fish.* 47 (8) : 967-978.
— TOYODA, Y. & MIYAZAKI, S.-i. 1981. « Dinoflagellates found in Sanriku coast. I. Genus *Dinophysis* ». (En Japonais). *Otsuchi mar. Res. Cent. Rep.* 7 : 13-23 incl. pl. 1-5.
FURUKI, M., KITAMURA, H. & TSUKAMOTO, T. 1981. « Ecology and reproduction of *Chattonella antiqua* (Hada) Ono » (En Japonais). *Bull. Plankton Soc. Jap.* 28 (1) : 43-52 incl. pl. 1-2.
FÜTTERER, D. 1976. Kalkige Dinoflagellaten (« Calciodinelloideae ») und die systematische Stellung der Thoracosphaeroideae. *N. Jb. Geol. Paläontol.*, Abh. 151 (2) : 119-141.
GAARDER, K. R. 1954a. Dinoflagellateae from the « Michael Sars North Atlantic Deep-Sea Expedition 1910. *Rep. scient. Res. « Michael Sars » North-Atl. Deep-Sea Exped.* 1910, 2 (3) : 1-62 + 5 tables.
— 1954b. Coccolithineae, Silicoflagellatae, Pterospermataceae and other forms from the « Michael Sars » North Atlantic Deep-Sea Expedition 1910. *Ibid.* 2 (4) : 1-20 + 4 tables.
GEITLER, L. 1932. Cyanophyceae von Europa unter Berücksichtigung der anderen Kontinente. *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora*, Leipzig, 14 : 1-1196.
— 1942. Schizophyta, Klasse Schizophyceae. In A. Engler, « *Die naturlichen Pflanzenfamilien* », 2 Aufl., Leipzig, 1 (b) : 232 p.
GEMEINHARDT, K. 1930. Silicoflagellatae. *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora*, Leipzig, 10 (2) : 1-87.
GIBBS, S. P., CHU, L. L., MAGNUSSEN, C. 1980. Evidence that *Olisthodiscus luteus* is a member of the Chrysophyceae. *Phycologia* 19 (3) : 173-177.
GLEZER, Z. I. 1966. « Kremnevye zhgutikovye vodorosli (Silikoflagellaty). Silicoflagellatophyceae ». (En Russe). In M. M. Gollerbakh, « *Flora Sporovykh Rastenii SSSR* », Izdat Nauka, Moskva & Leningrad, 7 : 368 p. incl. 33 pl. (Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1970 ; 363 p. incl. 33 pl.).
GOCHT, H. & NETZEL, H. 1974. Rastenelektronmikroskopische Untersuchungen am Panzern von *Peridinium* (Dinoflagellata). *Arch. Protistenk.* 116 (4) : 381-410, pl. 43-52.
GOLUBIĆ, S. 1978. Speciation in *Trichodesmium* : occupation of an oceanic pelagic niche. *Schweiz. Zt. Hydrol.* 39 (2) : 141-143.
GOMONT, M. 1892. Monographie des Oscillariées (Nostocacées Homocystées). *Annls Sci. nat., Bot.*, Sér. 7, 15 : 263-368, pl. 6-14 ; 16 : 91-264, pl. 1-7.
GOURRET, P. 1883. Sur les Péridiniens du golfe de Marseille. *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, Zool. 1 (8) : 1-114, pl. 1-4 + tables.
GRAHAM, H. W. 1942. Studies in the morphology, taxonomy and ecology of the Peridiniales. *Scient. Res. Cruise VII Carnegie, Carnegie Inst. Washington Publ.* 542 (Biol. 3) : vii-129 p.
— & BRONIKOVSKY, N. 1944. The genus *Ceratium* in the Pacific and North Atlantic oceans. *Ibid.* 565 (Biol. 5) : vii-209 p.
GREUET, C. 1967. Organisation ultrastructurale du tentacule d'*Erythropsis pavillardii* Kofoid et Swezy, Péridinien Warnowiidae Lindemann. *Protistologica* 3 (3) : 335-345, pl. 1-5.
— 1968a. Organisation ultrastructurale de l'ocelle de deux Péridiniens Warnowiidae, *Erythropsis pavillardi* Kofoid et Swezy et Warnowia pulchra Schiller. *Ibid.* 4 (2) : 209-230, pl. 1-6.
— 1968b. *Leucopsis cylindrica* nov. gen. nov. sp., Péridinien Warnowiidae Lindemann. Considérations phylogénétiques sur les Warnowiidae. *Ibid.* 4 (3) : 419-422.
— 1970. Etude morphologique et ultrastructurale du trophonte d'*Erythropsis pavillardi* Kofoid et Swezy. *Ibid.* 5 « 1969 » (4) : 481-503, incl. pl. 1-6.

— 1972. Intervention de lamelles annelées dans la formation de couches squelettiques au niveau de la capsule périnucléaire de Péridiniens Warnowiidae. *Ibid.* 8 (2) : 155-168.
— 1973. Les critères de détermination chez les Péridiniens Warnowiidae Lindemann. *Ibid.* 8 « 1972 » (4) : 463-488.
— 1978. Organisation ultrastructurale de l'ocelloïde de *Nematodinium*. Aspect phylogénétique de l'évolution du photorécepteur des Péridiniens Warnowiidae Lindemann. *Cytobiologie* 17 (1) : 114-136.
— 1982. Photorécepteurs et phototaxie des Flagellés et des stades unicellulaires d'organismes inférieurs. *Année biol.* 21 (2) : 97-141.
GRØNTVED, J. 1956. Planktological contributions. II. Taxonomical studies in some Danish coastal localities. *Medd. Danm. Fisk. Havunders.*, NS, 1 (12) : 1-13.
GUO, Y., YE, J. & ZHOU, H. 1983. On some Ceratia in the waters around the Xisha Islands and the Zhongsha Islands, Guangdong Province, China. *Stud. mar. sin.* 5 (20) : 69-108 incl. pl. 1-4.
GUO WEI, C. 1981. Studies on the Dinoflagellata in adjacent waters of the Xisha Islands. I. On the thecal morphology of *Ceratocorys*. *Oceanol. Limnol. Sinica* 12 (1) : 91-99.
HADA, Y. 1967. Protozoan plankton of the Inland Sea, Setonaikai. I. The Mastigophora. *Bull. Suzugamine Women's Coll., nat. Sci.* 13 : 1-26.
— 1968. Protozoan plankton of the Inland Sea, Setonaikai. II. The Mastigophora and Sarcodina. *Ibid.* 14 : 1-25.
— 1972. « Red tide causing plankton around Hiroshima Prefecture coastal waters. On Flagellata » (En Japonais). *Hiroshima Fish. Res. Stat., occas. Publ.*, 28 p.
— 1974. The Flagellata examined from polluted water of the Inland Sea, Setonaikai. *Bull. Plankton Soc. Jap.* 21 (2) : 112-125.
HAECKEL, E. 1890. *Plankton-Studien. Vergleichende Untersuchungen über die Bedeutung und Zusammensetzung der pelagischen Fauna und Flora.* Iena, 105 p. (1891 : *Jena Ztschr. Naturwiss.* 25 (NF 18) : 232-336).
— 1894. *Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Erster Theil des Entwarfs eines systematischen Phylogenie.* Georg Reimer, Berlin, xv-400 p.
HALIM, Y. 1960a. Etude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche-sur-Mer. *Ann. Inst. océanogr.* 38 (2) : 123-232, pl. 1-5.
— 1960b. *Alexandrium minutum* nov. g. nov. sp. Dinoflagellé provoquant des « eaux rouges ». *Vie Milieu* 11 (1) : 102-105.
— 1967. Dinoflagellates of the South-East Caribbean Sea. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 52 (5) : 701-755.
— 1969. On *Gessnerium mochimaensis* Halim. *Ibid.* 54 (4) : 619.
HALL, R. P. 1925. Binary fission in *Oxyrrhis marina* Dujardin. *Univ. Calif. Publs Zool.* 26 (6) : 281-324 incl. pl. 26-30.
HALL, W. T. & CLAUS, G. 1965. The fine structure of the coccoid blue-green alga, nom. prov. *Synechococcus oceanica*. *Revta biol.* 5 « 1964-65 » (1-2) : 63-74, pl. 4-6.
HAPPACH-KASAN, V. von. 1982. Beobachtungen zum Bau der Theka von *Ceratium cornutum* (Ehrenb.). Clap. et Lachm. (Dinophyta). *Arch. Protistenk.* 125 (1-4) : 181-207.
HARA, Y. & CHIHARA, M. 1982. Ultrastructure and taxonomy of *Chattonella* (class Raphidophyceae) in Japan. *Jap. J. Phycol.* 30 : 47-56.
HARADA, H., OSHIMA, Y., KAMIYA, H. & YASOMOTO, T. 1982. Confirmation of paralytic shellfish toxins in the dinoflagellate *Pyrodinium bahamense* var. *compressa* and bivalves in Palau. *Bull. jap. Soc. scient. Fish.* 48 (6) : 821-825.
HARDY, J. & SAGEBIEL, S. 1975. A benthic colonial dinoflagellate from the eastern Mediterranean. *Rapp. Proc. verb. Cons. int. Explor. scient. Mer Méditer.* 23 (3) : 59-61.
HARGRAVES, P. E. & MILLER, B. J. 1974. The ebridian flagellate *Hermesinum adriaticum* Zach. *Arch. Protistenk.* 116 (3) : 280-284, pl. 39.
— & STEELE, R. L. 1980. Morphology and ecology of *Oltmannsiella virida*, sp. nov. (Chlorophyceae : Volvocales). *Phycologia* 19 (2) : 96-102.
HARLAND, R. 1981. Cysts of the colonial dinoflagellate *Polykrikos schwartzii* Bütschli 1873, Gymnodiniales), from recent sediments, Firth of Forth, Scotland. *Palynology* 5 : 65-79 incl. pl. 1-4.
— 1982. A review of recent and quaternary organic-walled dinoflagellate cysts of the genus *Protoperidinium*. *Palaeontology* 25 (2) : 369-397 incl. pl. 38-42.
— 1983. Distribution maps of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic ocean and adjacent seas. *Ibid.* 26 (2) : 321-387 incl. pl. 43-48.
HERMAN, E. M. & SWEENEY, B. M. 1976. *Cachonina illdefina* sp. nov. (Dinophyceae) : chloroplast tubules and degeneration of the pyrenoid. *J. Phycol.* 12 (2) : 198-205.
HERTWIG, R. 1877. Uber *Leptodiscus medusoides*, eine neue den Noctilucen verwandte Flagellate. *Jena Ztschr. Naturwiss.* NF 11 (3) : 307-323, pl. 17-18.

HEYWOOD, P. 1980. Chloromonads. In E. R. Cox, « *Phytoflagellates* », 351-379. Elsevier/North-Holland, New York, etc.

HOLLANDE, A. & ENJUMET, M. 1957. Sur une invasion du port d'Alger par *Chattonella subsalsa* (= *Hornellia marina* Sub.) Biecheler. Remarques sur la toxicité de cette Chloromonadine. *Bull. Trav. Stat. Aquic. Pêche Castiglione,* n. Sér. 8 : 271-280.

HONIGBERG, B. M. [et 10 auteurs]. 1964. A revised classification of the phylum Protozoa. *J. Protozool.* 11 (1) : 7-20.

HORIGUCHI, T. & CHIHARA, M. 1983a. *Stylodinium littorale,* a new marine dinococcalean alga (Pyrrhophyta). *Phycologia* 22 (1) : 23-28.

— 1983b. *Scripsiella hexapraecingula* sp. nov. (Dinophyceae), a tide pool dinoflagellate from the northwest Pacific. *Bot. Mag. Tokyo* 96 : 351-358.

HOVASSE, R. 1931. Silicoflagellé ou radiolaire ? Un nouveau protiste, *Bosporella triaenoides* (gen. nov. sp. nov.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 193 (18) : 781-783.

— 1932a. Note préliminaire sur les Ebriacées. *Bull. Soc. zool. Fr.* 57 (2) : 118-131.

— 1932b. Contribution à l'étude des Silicoflagellés ; multiplication, variabilité, hérédité, affinités. *Bull. biol. Fr. Belg.* 66 (4) : 447-501, pl. 6-7.

— 1934. Ebriacées, Dinoflagellés et Radiolaires. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 198 (4) : 402-404.

— 1943. Nouvelles recherches sur les Flagellés à squelette siliceux : Ebriidés et Siciloflagellés fossiles de la diatomite de Saint-Laurent-la-Venède (Gard). *Bull. Biol.* 77 (3) : 271-294.

— 1946. Flagellés à squelette siliceux : Flagellés et Ebriidés provenant du plancton recueilli au cours des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. *Rés. Camp. Scient. Albert I,* 107 : 1-20, pl. 1.

HOWELL, J. F. 1953. *Gonyaulax monilata,* sp. nov., the causative dinoflagellate of a red tide on the east coast of Florida in August-September, 1951. *Trans. amer. microsc. Soc.* 72 (2) : 153-156.

HUBER-PESTALOZZI, G. 1950. Peridinee. In A. Thienemann, « *Die Binnengewasser. Das Phytoplankton des Susswassers. Systematik und Biologie,* Teil 3, 16 (3) : 94-310, pl. 11-69. Schweitzerbart, Stuttgart. (Réédité par B. Fott, 1968, même pagination + 315-322).

HULBURT, E. M. 1957. The taxonomy of unarmored Dinophyceae of shallow embayments on Cape Cod, Massachusetts. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 112 (2) : 196-219.

— & McLAUGHLIN, J. J. A. & ZAHL, P. A. 1960. *Katodinium dorsalisulcum,* a new species of unarmoured Dinophyceae. *J. Protozool.* 7 (4) : 323-326.

HUMM, H. J. & WICKS, S. R. 1980. *Introduction and guide to the marine bluegreen algae.* Wiley & Sons, New York, 194 p.

INOUYE, I. & PIENAAR, R. N. 1983. Observations on the life cycle and microanatomy of *Thoracosphaera heimii* (Dinophyceae) with special reference to its systematic position. *S. Afr. J. Bot.* 2 (1) : 63-75.

JACQUES, G. & SOYER, M.-O. 1977. Nouvelles observations sur *Pseliodinium vaubanii* (Sournia) Dinoflagellé libre planctonique. *Vie Milieu,* Sér. A, 27 (1) : 83-90.

JAVORNICKÝ, P. 1962. Two scarcely known genera of the class Dinophyceae : *Bernardinium* Chodat and *Crypthecodinium* Biecheler. *Preslia* 34 : 98-113.

JEFFREY, C. 1973. *Biological nomenclature.* Edward Arnold, London, ix-69 p. (2nd edition, 1977).

JEFFREY, S. W. & VESK, M. 1976. Further evidence for a membrane-bond endosymbiont within the dinoflagellate *Peridinium foliaceum. J. Phycol.* 12 (4) : 450-455.

JOHNSON, P. W. & SIEBURTH, J. McN. 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea : a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.* 24 (5) : 928-935.

— 1982. *In situ* morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters. *J. Phycol.* 18 (3) : 318-327.

JÖRGENSEN, E. 1911. Die Ceratien. Eine kurze Monographie der Gattung *Ceratium* Schrank. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 4 (Biol. Suppl.) : 1-124, pl. 1-10.

— 1912. Bericht über die von der schwedischen Hydrographisch-Biologischen Kommission in den schwedischen Gewässern in den Jahren 1909-10 eingesammelten Planktonproben. *Svenska Hydrogr.-Biol. Komm. Skrifter* 4 : 20 p.

— 1920. Mediterranean Ceratia. *Rep. dan. oceanogr. Exped.* II, 6 (J. 1) : 1-110.

— 1923. Mediterranean Dinophysiaceae. *Ibid.* (J. 2) : 1-48.

KAMPTNER, E. 1927. Beitrag zur Kenntnis adriatischer Coccolithophoriden. *Arch. Protistenk.* 58 (1) : 173-184.

— 1967. Kalkflagellaten-Skelettreste aus Tiefseeschlamm des Südatlantischen Ozeans. *Ann. naturhist. Mus. Wien* 71 : 117-198, pl. 1-24.

KARSTEN, G. 1905. Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. *Wiss. Ergebn. dt Tiefsee-Exped. « Valdivia »* II, 2 (1) : 1-136, pl. 1-19.

— 1906. Das Phytoplankton des Atlantischen Oceans nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. *Ibid.* 2 (2) : 137-219, pl. 20-34.
— 1907. Das Indische Phytoplankton. Nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition, 1898-1899. *Ibid.* 2 (3) : 221-548, pl. 35-54.
KÄSLER, R. 1938. Die Verbreitung der Dinophysiales im Südatlantischen Ozean. *Wiss. Ergebn. Dt. Atl. Expd. « Meteor »* 12, 2 (3) : 165-237, pl. 1.
KENT, W. S. 1880-82. *A manual of the Infusoria.* I (1880-81) : 1-472 ; II (1881-82) : 473-913 ; III (1880-82) : pl. 1-51. David Bogue, London.
KILLIAN, C. 1924. Le cycle évolutif du *Gloeodinium montanum* Klebs. *Arch. Protistenk.* 50 (1) : 50-66, pl. 4-5.
KISSELEV, I. A. 1950. « *Pantsirnie jgoutikonosti (Dinoflagellata) morei i presnikh vod SSSR* » (en Russe). Akad. Nauk, Moskva & Leningrad, 280 p.
KLEBS, G. 1912. Uber Flagellaten- und Algenähnliche Peridineen. *Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg,* NF 11 (4) : 367-451, 1 pl. (?).
KOFOID, C. A. 1905. *Craspedotella,* a new genus of the Cystoflagellata, an example of convergence. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard* 46 (9) : 163-165.
— 1906a. Dinoflagellata of the San Diego region. I. On *Heterodinium,* a new genus of the Peridinidae. *Univ. Calif. Publs Zool.* 2 (8) : 341-369 incl. pl. 17-19.
— 1906b. Dinoflagellata of the San Diego region. II. On *Triposolenia,* a new genus of the Dinophysidae. *Ibid.* 3 (6) : 93-116 incl. pl. 15-17.
— 1906c. A discussion of species characteristics in *Triposolenia. Ibid.* 3 (7) : 117-126.
— 1906d. On the significance of the asymetry in *Triposolenia. Ibid.* 3 (8) : 127-133.
— 1907a. The plates of *Ceratium* with a note on the unity of the genus. *Zool. Anz.* 32 (7) : 177-183.
— 1907b. New species of dinoflagellates. *Bull. Mus. compar. Zool. Harvard Coll.* 50 (6) : 163-207, pl. 1-18.
— 1908. Exuviation, autotomy and regeneration in *Ceratium. Univ. Calif. Publs Zool.* 4 (6) : 345-386.
— 1909a. On *Peridinium steinii* Jörgensen with a note on the nomenclature of the skeleton of Peridinidae. *Arch. Protistenk.* 16 (1) : 25-47, pl. 2.
— 1909b. The morphology of the skeleton of Podolampas. *Ibid.* 16 (1) : 48-61, pl. 3.
— 1910. A revision of the genus *Ceratocorys* based on skeletal morphology. *Univ. Calif. Publs Zool.* 6 (8) : 177-187.
— 1911a. Dinoflagellates of the San Diego region. IV. The genus *Gonyaulax* with notes on its skeletal morphology, and a discussion of its generic and specific characteristics. *Ibid.* 8 (4) : 187-287 incl. pl. 9-17.
— 1911b. On the skeletal morphology of *Gonyaulax catenata* (Levander). *Ibid.* 8 (5) : 287-295, pl. 18.
— 1911c. Dinoflagellata of the San Diego region. V. On *Spiraulax,* a new genus of the Peridinida. *Ibid.* 8 (6) : 295-300, pl. 19.
— 1920. A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca,* and its bearing on the status of the Cystoflagellata (Haeckel). *Ibid.* 19 (10) : 317-334, pl. 18.
— 1926. On *Oxyphysis oxytoxoides,* gen. nov. sp. nov. A Dinophysoid dinoflagellate convergent toward the peridinioid type. *Ibid.* 28 (10) : 203-216, pl. 18.
— 1931. Report on the biological survey of Mutsu Bay. 18. Protozoan fauna of Mutsu Bay (Dinoflagellata : Gymnodinioidae). *Sci. Rep. Tohoku imp. Univ., Biol.* 6 (1) : 1-43, pl. 1-3.
— & ADAMSON, A. M. 1933. The Dinoflagellata : the family Heterodiniidae of the Peridinioidae. *Mem. Mus. compar. Zool. Harvard Coll.* 54 (1) : 1-136, pl. 1-22.
— & MICHENER, J. R. 1911. New genera and species of dinoflagellates. *Bull. Mus. compar. Zool. Harvard Coll.* 54 (7) : 265-302.
— & SKOGSBERG, T. 1928. The Dinoflagellata : the Dinophysoidae. *Mem. Mus. compar. Zool. Harvard Coll.* 51 : 1-706, pl. 1-31.
— & SWEZY, O. 1921. The free living unarmored Dinoflagellata. *Mem. Univ. Calif.* 5 : 1-562, pl. 1-12.
KOMÁREK, J. 1976. Taxonomic review of the genera *Synechocystis* Sauv. 1892, *Synechococcus* Näg, 1849, and Cyanothece gen. nov. (Cyanophyceae). *Arch. Protistenk.* 118 (3) : 119-179.
KRUGER, I. 1979. First record of the dinoflagellate *Brachydinium taylorii* Sournia in the Benguela current. *Fish. Bull. S. Afr.* 11 : 23-25.
KUO, Y.-C. & ZHOU HANQIU. 1979. Taxonomic studies on the *Pyrocystis* of the adjacent region of Zhongsha and Xisha Islands, Guang Dong province, China. *Studia mar. sin.* 15 : 47-54, pl. 1.
KÜTZING, F. T. 1844. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, 152 p., 30 pl. (2. Abdr. : 1865).
LAMARCK, [J. B. de]. 1816. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. II, 568 p. Verdière, Paris.
LANKESTER, E. R. 1885. Protozoa. In « *Encyclopaedia britannica* » 9th. ed., 19 : 830-866.

LASSUS, P. 1980. *Mise à jour des données sur les organismes responsables d'eaux colorées. Extension au microplancton produisant des toxines.* ISTPM, Nantes, env. 200 p.

LEADBEATER, B. & DODGE, J. D. 1966. The fine structure of *Woloszynskia micra* sp. nov., a new marine dinoflagellate. *Brit. phycol. Bull.* 3 (1) : 1-17.

LEBOUR, M. V. 1922. Plymouth peridinians. I. *Diplopsalis lenticula* and its relatives. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 12 (4) : 795-812.

— 1925. *The dinoflagellates of northern seas.* Plymouth, Marine Biological Association vii-250 p. incl. pl. 1-35.

LE FÈVRE, J. & GRALL, J.-R. 1970. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment. *J. exp. mar. biol. Ecol.* 4 (3) : 287-306.

LÉGER, G. 1971. Les populations phytoplanctoniques au point ϕ = 42° 47′ N, G = 7° 29′ E Greenwich, bouée-laboratoire du Comexo/Cnexo. A. Généralités et premier séjour (21-27 février 1964). *Bull. Inst. océanogr. Monaco* 69 (1412A) : 1-42, pl. 1 ; (1412B) : tables.

LEMMERMANN, E., 1899. Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (H. Schauinsland 1896/97). Planktonalgen. *Abhandl. naturwiss. Ver. Bremen* 16 « 1900 » (2) : 313-398, pl. 1-3.

— 1901. Beiträge zur Kenntniss der Planktonalgen. XII. Notizen über einige Schwebe Algen. XIII. Das Phytoplankton des Ryck und des Greifswalder Boddens. *Ber. dt. bot. Ges.* 19 (2) : 85-95, pl. 4.

— 1910. Algen, I. In « *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg* », 3 : 712 p. Gebrüder Borntraeger, Leipzig.

LENTIN, J. K. & WILLIAMS, G. L. 1975. A monograph of fossil peridinioid dinoflagellate cysts. *Bedford Inst. Oceangr. Rep. Ser.* BI-R-75-16 : vi-237 p. incl. pl. 1-21.

— — 1981. Fossil dinoflagellates : index to genera and species, 1981 edition. *Ibid.* BI-R-81-12 : vii-345 p.

LI, W. K. W., SUBBA RAO, D. V., HARRISON, W. G., SMITH, J. C., CULLEN, J. J., IRWIN, B. & PLATT, T. 1983. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science (Wash.)* 219 (4582) : 292-295.

LILLICK, L. C. 1937. Seasonal studies of the phytoplankton off Woods Hole, Massachusetts. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 73 (3) : 488-503.

LINDEMANN, E. 1924. Der Bau der Hülle bei *Heterocapsa* and *Kryptoperidinium foliaceum* (Stein) n. nom. (Zugleich eine vorläufige Mitteilung). *Bot. Arch.* 5 (1-2) : 114-120.

— 1928. Peridineae (Dinoflagellatae). In A. Engler, « *Die natürlichen Pflanzenfamilien* », 2 Aufl., 2 : 3-104. Leipzig.

LIPPS, J. H. 1970. Ecology and evolution of silicoflagellates. *Proc. N. Am. paleontol. Conv.*, Chicago 1969, G : 965-993. (Ouvrage non consulté).

LoCICERO, V. R. (Edit.) 1975. *Proceedings of the first international conference on toxic dinoflagellate blooms.* Massachusetts Sci. Technol. Found. Wakefield, viii-541 p.

LOEBLICH, A. R. Jr & LOEBLICH, A. R. III. 1966. *Index to the genera, subgenera and sections of the Pyrrhophyta.* Studies in tropical oceanography, Univ. Miami, 3 : 1-94, pl. 1.

— — 1968. Index (...), II. *J. Paleontol.* 42 (1) : 210-213.

— — 1969. Index (...), III. *Ibid.* 43 (1) : 193-198.

— — 1970a. Index (...), IV. *Ibid.* 44 (3) : 536-543.

— — 1970b. Index (...), [V]. *Phycologia* 9 (3-4) : 199-203.

— — 1972. Index (...), VI. *Ibid.* 10 « 1971 » (4) : 309-314.

— — 1974. Index (...), VII. *Ibid.* 13 (1) : 57-61.

LOEBLICH, A. R. III. 1965. Dinoflagellate nomenclature. *Taxon* 14 (1) : 15-18.

— 1967a. Aspects of the physiology and biochemistry of the Pyrrhophyta. *Phykos* 5 « 1966 » (1-2) : 216-255.

— 1967b. Notes on the divisions Chlorophyta, Chrysophyta, Pyrrhophyta and Xanthophyta and the family Paramastigaceae. *Taxon* 16 (3) : 230-237.

— 1968a. *Cenchridium* : foraminiferan not dinoflagellate. *Bot. mar.* 11 (1-4) : 127-128.

— 1968b. A new marine dinoflagellate genus, *Cachonina*, in axenic culture from the Salton Sea, California with remarks on the genus *Peridinium*. *Proc. biol. Soc. Wash.* 81 : 91-96.

— 1970. The amphiesma or dinoflagellate cell covering. *Proc. N. Am. paleontol. Conv.*, Chicago 1969, G : 867-929.

— 1976. Dinoflagellate evolution : speculation and evidence. *J. Protozool.* 23 (1) : 13-28.

— 1980. Dinoflagellate nomenclature. *Taxon* 29 (2-3) : 321-324.

— 1982. Dinophyceae. In S. P. Parker, « *Synopsis and classification of living organisms* », I, 101-115. Mc Graw-Hill, New York.

— & FINE, K. E. 1977. Marine Chloromonads : more widely distributed in neritic environments than previously thought. *Proc. biol. Soc. Wash.* 90 (2) : 388-399.

— & LOEBLICH, L. A. 1979. The systematics of *Gonyaulax* with special reference to the toxic species. In D. L. Taylor & H. H. Seliger, « *Toxic dinoflagellate blooms* », 41-46. Elsevier/North-Holland, New York, etc.
— — TAPPAN, H. & LOEBLICH, A. R. Jr. 1968. Annotated index of fossil and recent silicoflagellates and ebridians. With descriptions and illustrations of validly proposed taxa. *Geol. Soc. Am. Mem.* 106 : xi-319 p.
— SCHMIDT, R, J. & SHERLEY, J. L. 1981. Scanning electron microscopy of *Heterocapsa pygmaea* sp. nov., and evidence for polyploidy as a speciation mechanism in dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 3 (1) : 67-79.
— SHERLEY, J. & SCHMIDT, R. J. 1979a. Redescription of the thecal tabulation of *Scrippsiella gregaria* (Lombard and Capon) comb. nov. (Pyrrhophyta) with light and scanning electron microscopy. *Proc. biol. Soc. Wash.* 92 (1) : 45-50.
— — — 1979b. The correct position of flagellar insertion in *Prorocentrum* and description of *Prorocentrum rathymum* sp. nov. (Pyrrhophyta). *J. Plankton Res.* 1 (2) : 113-120.
LOEBLICH, L. A. & LOEBLICH, A. R. III. 1975. The organism causing New England red tides : *Gonyaulax excavata*. In V. R. LoCicero, « *Proceedings of the first conference on toxic dinoflagellate blooms* », 207-224. Massachusetts Sci. Technol. Found., Wakefield.
LOHMANN, H. 1903. Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton und über die Brauchbarkeit der verschiedenen Fangmethoden. *Wiss. Meeresunters. Komm. Kiel Helgoland*, NF, Abth. Kiel, 7 : 1-87, pl. 1-4.
— 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Ibid.* 10 : 129-370, pl. A-B, 9-18.
— 1919a. Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton. Nach den Ergebnissen der Zentrifugenfänge während der Ausreise der « Deutschland » 1911. Teil I. *Arch. Biontol.* (Ges. Naturforsch. Freunde Berlin), 4 « 1920 » (3) : 1-470 + figs.
— 1919b. Die Bevölkerung (...), Teil II. *Ibid.* 471-617, pl. 1-16.
LOMBARD, E. H. & CAPON, B. 1971a. *Peridinium gregarium*, a new species of dinoflagellate. *J. Phycol.* 7 (3) : 184-187.
— — 1971b. Observations on the tide pool ecology and behavior of *Peridinium gregarium*. *Ibid.* 188-194.
LOPEZ, J. Variación alométrica en *Ceratium tripos*. *Investigación Pesq.* 2 : 131-159.
— 1966. Variación y regulación de la forma en el género *Ceratium*. *Ibid.* 30 : 325-427.
LUCAS, I. A. N. 1982. Observations on *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehrenb. (Dinophyceae) with notes on an intracellular bacterium. *J. Plankton Res.* 4 (2) : 401-409.
LUTHER, A. 1899. Ueber *Chlorosaccus* eine neue Gattung der Susswasseralgen. *Bih. K. Svenska Vet.-Akad. Handl.* 24-III (13) : 1-22, pl. 1.
MacLEAN, J. L. 1977. Observations on *Pyrodinium bahamense* Plate, a toxic dinoflagellate, in Papua New Guinea. *Limnol. Oceanogr.* 22 (2) : 234-254.
MAGUE, T. H., WEARE, N. M. & HOLM-HANSEN, O. 1974. Nitrogen fixation in the North Pacific ocean. *Mar. Biol.* 24 (2) : 109-119.
MANGIN, L. 1913. Sur la flore planctonique de la rade de Saint-Vaast-la-Hougue 1908-1912. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat.*, Sér. 5, 5 : 147-241 + tables.
MARGALEF, R. 1961. Hidrografía y fitoplancton de un área marina de la costa meridional de Puerto Rico. *Investigación Pesq.* 18 : 33-96.
— 1963. *Scaphodinium mirabile* nov. gen. nov. sp., un nuevo dinoflagelado aberrante del plancton marino. *Misc. zool. Barcelona* 1 (5) : 3-4.
— 1968. Présence de *Chattonella subsalsa* Biecheler dans le port de Barcelone. *Rapp. Proc. verb. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer Méditer.* 19 (3) : 581-582.
— 1969. Composición específica del fitoplancton de la costa catalano-levantina (Mediterráneo occidental) en 1962-1967. *Investigación Pesq.* 33 (1) : 345-380.
— 1975. Composición y distribución del fitoplancton marino en la región de afloramiento del NW de Africa en marzo de 1973 (campaña « Atlor II » del « Cornide de Saavedra »). *Res. Exped. cient. B/O Cornide* 4 : 145-170.
MARSHALL, H. G. 1981. Occurrence of bluegreen algae (Cyanophyta) in the phytoplankton off the southeastern coast of the United States. *J. Plankton Res.* 3 (2) : 163-166.
MARSHALL, S. M. 1925. On *Protoerythropsis vigilans* n. sp. *Q. J. microsc. Sci.*, n. Ser. 69 (274) : 177-184, pl. 9.
— 1934. The Silicoflagellata and Tintinnoinea. *Scient. Rep. Gt Barrier Reef Exped.* 1928-29 : 4 (15) : 623-664.
MARUMO, R. & ASAOKA, O. 1974. Distribution of pelagic blue-green algae in the North Pacific ocean. *J. oceanogr. Soc. Jap.* 30 (2) : 77-85.
MARUYAMA, T. 1981. Motion of the longitudinal flagellum in *Ceratium tripos* (Dinoflagellida) : a retractile flagellar motion. *J. Protozool.* 28 (3) : 328-336.

MATSUOKA, K. 1976. Recent thecate and fossilized dinoflagellates off Hachinohe coast, northeastern Japan. *Publs Seto mar. biol. Lab.* 23 (3-5) : 351-369, pl. 1-4.

MEUNIER, A. 1910. Microplankton des mers de Barents et de Kara. In : Duc d'Orléans, « Campagne Arctique de 1907 », xviii-355 p., 37 pl. Ch. Bulens, Bruxelles.

— 1919. Microplankton de la mer Flamande. IIIe partie : les Péridiniens. *Mém. Mus. r. Hist. natur. Belgique* 8 (1) : 1-116, pl. 15-21.

MEUNIER, V. & SWIFT, E. 1977. Observations on thecate swarmers of *Pyrocystis* species in laboratory cultures : *Pyrocystis fusiformis* Wyville Thomson ex Murray and *Pyrocystis pseudonoctiluca* Wyville Thomson ex Murray (Dinococcales). *Phycologia* 16 (4) : 359-365.

MIGNOT, J.-P. 1976. Compléments à l'étude des Chloromonadines : ultrastructure de *Chattonella subsalsa* Biecheler, Flagellé d'eau saumâtre. *Protistologica* 12 (2) : 279-293.

MOREY-GAINES, G. & RUSE, R. H. 1980. Encystment and reproduction of the predatory dinoflagellate, *Polykrikos kofoidii* Chatton (Gymnodiniales) (Note). *Phycologia* 19 (3) : 230-232.

MORNIN, L. & FRANCIS, D. 1967. The fine structure of *Nematodinium armatum*, a naked dinoflagellate. *J. Microscop.* 6 (6) : 759-772, pl. 1-4.

MORRILL, L. C. 1980. A survey for body scales in dinoflagellates and a revision of *Cachonina* and *Heterocapsa*. (Abstract). *J. Phycol.* 16 (Suppl.) : 29.

— & LOEBLICH, A. R. III. 1981. A survey of body scales in dinoflagellates and a revision of *Cachonina* and *Heterocapsa*. *J. Plankton Res.* 3 (1) : 53-65.

MURRAY, D. & SCHRADER, H. 1983. Distribution of silicoflagellates in plankton and core top samples from the Gulf of California. *Mar. Micropaleontol.* 7 (6) : 517-539.

MURRAY, G. & WHITTING, F. G. 1899. New Peridiniaceae from the Atlantic. *Trans. Linn. Soc. London*, Bot. 5 (9) : 321-342, pl. 27-33 + tables.

MURRAY, J. 1876. Preliminary reports to Professor Wyville Thompson, F.R.S., Director of the civilian scientific staff, on work done on board the « Challenger ». *Proc. r. Soc. London* 24 (170) : 471-544, pl. 20-24.

MYUNG SOO HAN & KWANG-IL YOO, 1983. A taxonomical study on the dinoflagellates in Jinhae Bay, II. Peridiniales. *Bull. Korea Ocean Res. Devel. Inst.* 5 (2) : 49-67 incl. pl. 3-8.

NÄGELI, C. 1849. Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch bearbeitet. *Neue Denkschr. allg. Schweiz, ges. Naturwiss.* 10 (7) : viii-139 p., 8 pl.

NAKAJIMA, I., OSHIMA, Y. & YASUMOTO, T. 1981. Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bull. jap. Soc. scient. Fish.* 47 (8) : 1029-1033.

NIE, D. 1939. Dinoflagellata of the Hainan region. II. On the thecal morphology of *Blepharocysta*, with a description of a new species. *Contr. biol. Lab. Sci. Soc. China*, Zool. Ser. 13 (3) : 23-42 incl. pl. 1-2.

— 1942. Dinoflagellata of the Hainan region. IV. On the thecal morphology of *Podolampas* with descriptions of species. *Sinensia* 13 (1-6) : 53-60.

— 1943a. Dinoflagellata of the Hainan region. VI. On the genus *Diplopsalis*. *Ibid.* 14 (1-6) : 1-21.

— 1943b. Dinoflagellata of the Hainan region. VII. On the thecal morphology of *Ornithocercus thurni* (Schmidt) Kofoid et Skogsberg. *Ibid.* 14 (1-6) : 23-28.

— 1945. Sinodiniidae, a new family of Peridiniida (Protozoa, Dinoflagellata). *Trans. amer. microsc. Soc.* 64 (3) : 196-202.

— 1947. Thecal morphology of some dinoflagellates of Woods Hole, with special reference to the « ventral area ». (Abstract). *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 93 (2) : 210-211.

— & WANG, C. C. 1941. Dinoflagellata of the Hainan region. III. On *Metadinophysis sinensis*, a new genus and species of Dinophysidae. *Sinensia* 12 (1-6) : 217-226.

— — 1942. Dinoflagellata of the Hainan region. V. On the thecal morphology of the genus *Goniodoma*, with description of species of the region. *Ibid.* 13 (1-6) : 61-68.

— — 1944. Dinoflagellata of the Hainan region. VIII. On *Sinophysis microcephalus*, a new genus and species of Dinophysidae. *Ibid.* 15 (1-6) : 145-151.

NIVAL, P. 1965. Sur le cycle de *Dictyocha fibula* Ehrenberg dans les eaux de surface de la rade de Villefranche-sur-Mer. *Cah. Biol. mar.* 6 (1) : 67-82.

— 1969. Nouvelles observations sur *Achradina pulchra* Lohmann, Dinoflagellé Gymnosclerotidae (Amphilotales) en Méditerranée. *Protistologica* 5 (1) : 125-136.

NORRIS, D. R. 1969. Thecal morphology of *Ornithocercus magnificus* (Dinoflagellata) with notes on related species. *Bull. mar. Sci.* 19 (1) : 175-193.

— & BERNER, L. D. Jr. 1970. Thecal morphology of selected species of *Dinophysis* (Dinoflagellata) from the Gulf of Mexico. *Contr. mar. Sci. Univ. Texas* 15 : 145-192.

NORRIS, R. E. 1961. Observations on phytoplankton organisms collected on the N.Z.O.I. Pacific cruise, Sept. 1958, *N. Z. J. Sci.* 4 (1) : 162-188.
— 1967. Algal consortisms in marine plankton. In V. Krishnamurthy, « *Proceedings of a seminar on sea, salt and plants* », 178-189, pl. 1. Centre Salt Mar. Chem. Res. Inst., Bhavnagar.
OHKI, K. & FUJITA, Y. 1982. Laboratory culture of the pelagic bluegreen alga *Trichodesmium thiebautii* conditions for unialgal culture. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 7 : 185-190.
ONO, C. & TAKANO, H. 1980. *Chattonella antiqua* (Hada) comb. nov., and its occurrence on the japanese coast. *Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab.* 102 : 93-99.
ORR, W. N. & CONLEY, S. 1976. Siliceous dinoflagellates in the northeast Pacific rim. *Micropaleontology* 22 (1) : 92-99 incl. pl. 1-2.
OSORIO TAFALL, B. F. 1942. Notas sobre algunos dinoflagelados planctónicos marinos de México, con descripción de nuevas especies. *An. Esc. nac. Cienc. Biol. México* 2 (4) : 435-447, pl. 34-36.
— 1946. Nuevos datos sobre la distribucion del dinoflagelado *Oxyrrhis marina* Duj. *Revta Soc. mex. Hist. nat.* 7 (1-4) : 41-48.
OSTENFELD, C. H. & SCHMIDT, J. 1901. Plankton fra det Røde Hav og Adenbugten. *Vidensk. Meddel. naturh. Foren.* 1901 : 141-182.
PASCHER, A. 1914. Uber Flagellaten und Algen. *Ber. dt. bot. Ges.* 32 (2) : 136-160.
— 1916a. Uber eine neue Amöbe — *Dinamoeba (varians)* — mit dinoflagellatenartige Schwärmern. *Arch. Protistenk.* 36 (2) : 118-136, pl. 10.
— 1916b. Fusionsplasmodien bei Flagellaten und ihre Bedeutung für die Abteilung der Rhizopoden von den Flagellaten. *Ibid.* 37 (1) : 31-64, pl. 3.
— 1917. Von der merkwürdiigen Bewegungsweise einiger Flagellaten. *Biol. Centralblatt* 37 (9) : 421-429.
— 1927. Die braume Algenreihe aus der Verwandtschaft der Dinoflagellaten (Dinophyceen). *Arch. Protistenk.* 58 (1) : 1-54.
— 1931. Systematisch Ubersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstimme in die Stämme des Pflanzenreiches. *Beih. bot. Zentralblatt* 48-II (2) : 317-332.
PAULSEN, O. 1908. Peridiniales. In K. Brandt & C. Apstein, « *Nordisches Plankton* », Bot. Teil : 1-124. Lipsius & Tischer, Kiel und Leipzig.
— 1911. Marine plankton from the East Greenland Sea. III. Peridiniales. *Medd. Grönl.*, Kjobenhvn 43 : 301-318.
— 1931. Etudes sur le microplancton de la mer d'Alboran. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.* 4 « 1930 » : 1-108.
— 1949. Observations on dinoflagellates (edited by J. Grontved). *K. danske Vidensk. Selk., Biol. Skrifter* 6 (4) : 1-67.
PAVILLARD, J. 1913. Le genre *Diplopsalis* Bergh et les genres voisins. Montpellier, 12 p.
— 1915. Péridiniens nouveaux du golfe du Lion. *C. r. Séanc. Soc. Biol.* 78 : 120-122.
— 1916. Recherches sur les Péridiniens du golfe du Lion. *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier* 4 : 9-68.
— 1917a. Un Flagellé pélagique aberrant, le *Pelagorhynchus marinus*. *C. r. Séanc. hebd. Acad. Sci. Paris* 164 : 238-241.
— 1917b. Protistes nouveaux ou peu connus du plankton méditerranéen. *Ibid.* 164 : 925-928.
— 1922. *Pronoctiluca* et *Noctiluca*. *Bull. Soc. bot. Fr.* 69 : 365-370.
— 1928. *Kofoidinium velleloides*, n. g., n. sp. *Ann. Protistol.* 1 (4) : 159-161.
— 1930. Sur quelques formes intéressantes ou nouvelles du phytoplancton (Diatomées et Péridiniens) des croisières du Prince Albert Ier de Monaco. *Bull. Inst. océanogr.* 558 : 1-12.
— 1931. Phytoplankton (Diatomées, Péridiniens) provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. *Résult. Camp. scient. Monaco* 82 : 1-203, pl. 1-3.
— 1932. Le genre *Heterodinium* Kofoid dans la Méditerranée occidentale. *Bull. Inst. océanogr.* 604 : 1-4.
— 1937. Les Péridiniens et diatomées pélagiques de la mer de Monaco pendant les années 1912, 1913 et 1914. *Ibid.* 727 : 1-8 + tables.
PETERS, N. 1928. Beitrag zur Planktonbevölkerung der Weddelsee nach den Ergebnissen der Deutsch Antarktische Expedition 1911-12. Beitr. III. Die Peridineenbevölkerung der Weddelsee mit besonderer Berücksichtigung der Wachstums- und Variationsformen. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 21 (1-2) : 17-146 + tables.
— 1934. Die Bevölkerung des sudatlantische Ozeans mit Ceratien. *Wiss. Ergebn. dt. Atlant. Exped. Meteor* 12 (1) : 1-69 incl. pl. 1-4.
PFIESTER, L. A., LYNCH, R. A. & SKVARLA, J. J. 1980. Occurrence, growth, and SEM portrait of *Woloszynskia reticulata* Thompson (Dinophyceae). *Trans. amer. microsc. Soc.* 99 (2) : 213-217.
— & POPOVSKÝ, J. 1979. Parasitic, amoeboid dinoflagellates. *Nature (London)* 279 (5712) : 421-424.

PENCEMIN, J. M. & GAYOL, P. 1978. Naked and thecate swarmers in clonal *Pyrocystis fusiformis* : systematic and physiology problems. *Arch. Protistenk.* 120 (4) : 401-408.

— — & SALVANO, P. 1981. Observations on the thecate stage of the dinoflagellate *Pyrocystis* cf. *fusiformis* (clones NOB2 and III) : variations in morphology and tabulation. *Ibid.* 124 (3) : 271-282.

— — — 1982. *Pyrocystis lunula* : dinococcide giving rise to a biflagellated thecate swarmer. *Ibid.* 125 (1-4) : 95-107.

PLATE, L. 1906. *Pyrodinium bahamense* n. g., n. sp. die Leucht-Peridinee des « Feuersees » von Nassau, Bahamas. *Ibid.* 7 (3) : 411-429, pl. 19.

PLATT, T., SUBBA RAO, D. V. & IRWIN, B. 1983. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature (London)* 301 (5902) : 702-704.

POCHE, F. 1913. Das System der Protozoa. *Arch. Protistenk.* 30 (3) : 125-321.

POPOVSKÝ, J. 1971. Some remarks on the life cycle of *Gloeodinium montanum* Klebs and *Hemidinium nasutum* Stein (Dinophyceae). *Ibid.* 113 (1-2) : 131-136, pl. 15-20.

POSTEK, M. & COX, E. R. 1976. Thecal ultrastructure of the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax catenella*. *J. Phycol.* 12 (1) : 88-93.

POUCHET, G. 1885. Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. *J. Anat. Physiol.* 21 (1) : 28-88, pl. 2-4.

PRAGER, J. C. 1963. Fusion of the family Glenodiniaceae into the Peridiniaceae with notes of *Glenodinium foliaceum* Stein. *J. Protozool.* 10 (2) : 195-204.

PRATJE, A. 1921. *Noctiluca miliaris* Suriray. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie. I. Morphologie und Physiologie. (Beobachtungen an der lebenden Zelle). *Arch. Protistenk.* 42 (1) : 1-98, pl. 1-5.

PROSCHKINA-LAVRENKO, A. I. 1959. Silicoflagellatae nec non Ebriideae nostrorum temporum et fossiles Ponti Euxini. (En Russe). *Sporovye Rast. (Plantae Cryptogamae)* 12 : 142-175 incl. pl. 1-4. (Trudy Inst. Bot. V. L. Komarova, II)/Akad. Nauk, Moskva.

RABENHORST, L. 1863. *Kryptogamen-Flora.* I. Abth. Eduard Rummer, Leipzig, xx-653 p.

RAMPI, L. 1939. Su qualche Peridinea rara, nuova o curiosa nel fitoplancton del Mare Ligure. *N. Giorn. bot. ital.*, n. Ser. 46 (3) : 456-469.

— 1941a. Ricerche sul fitoplancton del Mare Ligure, 3. Le Heterodiniaceae e le Oxytoxaceae delle acque di San Remo. *Annali Mus. civ. Stor. nat. G. Doria, Genova* 61 : 50-70, pl. 1-2.

— 1941b. Ricerche sul fitoplancton del Mare Ligure, 5. Le Podolampaceae delle acque di Sanremo. *Ibid.* 61 : 141-152, pl. 5.

— 1943a. Su qualche altra Peridinea nuova o rara delle acque di Sanremo. *Atti Soc. ital. Sci. nat., Milano* 82 : 151-157.

— 1943b. Ricerche sul fitoplancton del Mare Ligure, 7. Le Goniaulacee delle acque di Sanremo. *Ibid.* 82 : 318-327.

— 1947. Osservazioni sulle *Histioneis* (Peridinee) raccolte nel Mare Ligure presso Sanremo. *Bull. Inst. océanogr.* 920 : 1-16.

— 1950. Ricerche sul fitoplancton del Mare Ligure, 10. Peridiniali delle acque di Sanremo. *Acad. Ligur. Sci. Lett. Genova* 7 (1) : 1-8, pl. 3-4 (= Centro talassogr. Tirreno 6, 1951).

— 1951a. Su alcune Peridinee nuove od interessanti raccolte nelle acque di Sanremo. *Ibid.* 8 : 1-11, pl. 1-2 (= Centro talassogr. Tirreno 9).

— 1951b. Osservazioni su qualche Peridinea del Mare Ligure. *Ibid.* 8 : 1-8 (= Centro talassogr. Tirreno 10).

— 1969. Péridiniens, Hétérococcales et Pterospermales rares, intéressants ou nouveaux récoltés dans la mer Ligurienne (Méditerranée occidentale). *Natura, Soc. ital. Sci. nat., Mus. civ. Stor. nat. Acquario civ. Milano* 60 (4) : 313-333.

REID, P. C. 1974. Gonyaulacean dinoflagellate cysts from the British Isles. *Nova Hedw.* 25 (3-4) : 579-637 incl. pl. 1-4 + table.

— 1977. Peridiniacean and Glenodiniacean dinoflagellate cysts from the British Isles. *Ibid.* 29 « 1978 » (3-4) : 429-463 incl. pl. 1-4 (« Preprint » 1977).

— 1978. Dinoflagellate cysts in the plankton. *New Phytol.* 80 (1) : 219-229, pl. 1.

REINECKE, P. 1967. *Gonyaulax Grindleyi* sp. nov. a dinoflagellate causing a red tide at Elands Bay, Cape Province, in December 1966. *J. S. Afr. Bot.* 33 (3) : 157-160.

— 1971. Studies in the genus *Ceratium* Schrank, with reference to specimens collected in the Agulhas current, in particular from a line of stations off Port Elizabeth, during International Geophysical Year 1958 ; I. *Ibid.* 37 (2) : 75-102.

— 1973a. Studies in the genus *Ceratium* (...) ; 2. Section *Macroceras* Ostenfeld, subsections Robusta Karsten and Reflexa (Jörg.) Reinecke. *Ibid.* 39 (1) : 49-84.

— 1973b. Studies in the genus *Ceratium* (...) ; 3. *Ibid.* 39 (4) : 277-374.

RICARD, M. 1974. Quelques Dinoflagellés planctoniques marins de Tahiti étudiés en microscopie à balayage. *Protistologica* 10 (1) : 125-135.
— & BOURRELLY, P. 1982. Quelques algues microscopiques du lagon de l'atoll de Clipperton (Pacifique tropical Nord). *Cryptogamie Algologie* 3 (1) : 25-31.
RIVERA, P. 1969. Silicoflagelados de la Bahia de Concepción, Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 41 : 199-206.
ROSOWSKI, J. R. & PARKER, B. C. (Eds) 1982. *Selected papers in phycology* II. Phycol. Soc. Amer., Lawrence, Kansas, xxi-866 p.
ROUNSEFELL, G. A. & NELSON, W. R. 1966. Red-tide research summarized to 1964 including an annotated bibliography. *Spec. scient. Rep. U. S. Fish. Wildlife Serv., Fisheries* 535 : 1-85.
SAIFULLAH, S. M. & HASSAN, D. 1973. Planktonic dinoflagellates from inshore waters of Karachi, II. *Amphisolenia* Stein. *Pak. J. Zool.* 5 (2) : 149-155.
SAINO, T. & HATTORI, A. 1982. Aerobic nitrogen fixation by the marine non-heterocystous cyanobacterium *Trichodesmium* (*Oscillatoria*) spp. : its protective mechanism against oxygen. *Mar. Biol.* 70 (3) : 251-254.
SARJEANT, W. A. S. 1974. *Fossil and living dinoflagellates.* Academic Press, London & New York, vii-182 p.
— 1982. Dinoflagellate cyst terminology : a discussion and proposals. *Can. J. Bot.* 60 (6) : 922-945.
SAROKIN, D. J. & CARPENTER, E. J. 1981. Cyanobacterial spinae. *Bot. mar.* 24 (7) : 389-392.
SCHAFFNER, J. H. 1909. The classification of plants, IV. *Ohio Naturalist* 9 (4) : 446-455.
SCHILLER, J. 1925a. Uber die Besiedlung europäischer Meere mit Cryptomonaden und über einen Flagellaten peridineenähnlicher Organisation (*Entomosigma peridinioides*). *Osterr. bot. Ztschr.* 74 (7-9) : 194-198.
— 1925b. Die Planktonischen Vegetationen des adriatischen Meeres. B. Chrysomonadina, Heterokontae, Cryptomonadinen, Eugleninae, Volvocales. 1. Systematischer Teil. *Arch. Protistenk.* 53 (1) : 59-123, pl. 3-6.
— 1928a. Die planktischen Vegetationen des adriatischen Meeres. C. Dinoflagellata. 1 Teil. Adiniferida, Dinophysidaceae. Systematischer Teil. *Ibid.* 61 (1) : 45-91, pl. 3.
— 1928b. Die planktischen Vegetationen des adriatischen Meeres. C. Dinoflagellata. Systematischer Teil. 2 Teil. Gymnodiniales. *Ibid.* 62 (1) . 119-166, pl. 5.
— 1930. Coccolithineae. In « *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora* », 10 (2) : 89-273. Akad. Verlag, Leipzig.
— 1931-37. Dinoflagellatae (Peridineae) in monographischer Behandlung. *Ibid.* 10 (3). Teil 1 (1) : 1-256 (1931) ; (2) : 257-432 (1932) ; (3) : 433-617 (1933) ; Teil 2 (1) : 1-160 (1935) ; (2) : 161-320 (1935) ; (3) : 321-480 (1937) ; (4) : 481-590 (1937).
SCHMIDT, J. 1901. Peridiniales. In J. Schmidt : « Flora of Koh Chang ». *Bot. Tiddskr.* 24 (2) : 212-221.
SCHMIDT, R. J. & LOEBLICH, A. R. III. 1979. A discussion of the systematics of toxic *Gonyaulax* species containing paralytic shellfish poison. In D. L. Taylor & H. H. Seliger, « *Toxic dinoflagellate blooms* », 83-88. Elsevier/North-Holland, New York etc...
SCHMITTER, R. E. 1971. The fine structure of *Gonyaulax polyedra*, a bioluminescent marine dinoflagellate. *J. Cell Sci.* 9 (1) : 147-173.
SCHRANK, F. v. P. 1793. Mikroskopische Wahrnehmungen. *Naturforscher* 27 : 26-37, pl. 3.
SCHULZ, P. 1928. Beiträge zur Kenntnis fossiler und rezenter Silicoflagellaten. *Bot. Arch.* 21 (2) : 225-292.
SCHÜTT, F. 1891. Sulla formazione scheletrica intracellulare di un dinoflagellato. *Neptunia* 1 (10) : 405-426, pl. 3.
— 1895. Die Peridineen der Plankton Expedition. *Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt Stiftung,* IV (M. a. A.) : 1-170, pl. 1-27.
— 1896. Peridiniales. In A. Engler & K. Prantl, « *Die naturlichen Pflanzenfamilien* », I (1b) : 1-30. Leipzig.
SHIMURA, S. & FUJITA, Y. 1975. Phycoerythrin and photosynthesis of the pelagic blue-green alga *Trichodesmium thiebautii* in the waters of Kuroshio, Japan. *Mar. Biol.* 31 (2) : 121-128.
SIEBURTH, J. McN. 1979. *Sea microbes.* Oxford Univ. Press, New York, x-491 p.
— SMETACEK, V. & LENZ, J. 1978. Pelagic ecosystem structure : heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23 (6) : 1256-1263.
SILVA, E. S. 1957. Dinoflagelados do plâncton marinho de Angola. *Anais Jta Investig. Ultramar* 10 « 1955 » (2) : 107-191, pl. 1-11 + tables (= *Trabh. Missão Biol. marít., Lisboa* 15).
— 1958. Nova contribuição para o estudio do microplâncton marinho de Angola. *Ibid.* 12 « 1957 » (2) : 27-85, pl. 1-10 (= *Trabh. Missão Biol. marít., Lisboa* 18).
— 1962. Some observations on marine dinoflagellate cultures. II. *Glenodinium foliaceum* Stein and *Goniaulax diacantha* (Meun.) Schiller. *Bot. mar.* 3 (3-4) : 75-88.
— 1978. Endonuclear bacteria in two species of dinoflagellates. *Protistologica* 14 (2) : 113-119.
SILVA, P. C. 1960. Remarks on algal nomenclature, III. *Taxon* 9 (1) : 18-25.
— 1979. [Noms des Algues, in] *Index nominum genericorum (plantarum).* Edited by Farr, E. R., Leussink, J. A. & Stafleu, F. A. Bohn Scheltema, Utrecht ; W. Junk, The Hague. 1896 p. (3 Vol.).
— 1980a. Remarks on algal nomenclature, VI. *Taxon* 29 (1) : 121-145.

— 1980b. Names of classes and families of living algae (Regnum vegetabile 103). Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht ; W. Junk, The Hague, 156 p.

SKUJA, H. 1939. Beitrag zur Algenflora Lettlands II. *Acta Horti bot. Univ. Latviensis* 11-12 : 41-169, pl. 1-11.

SOLUM, I. 1962. The taxonomy of *Dinophysis* populations in norwegian waters in view of biometric observations. *Nytt Mag. Bot.* 10 : 5-33.

SOURNIA, A. 1966. Sur la variabilité infraspécifique du genre Ceratium (Péridinien planctonique) en milieu marin. *C. r. Séanc. hebd. Acad. Sci. Paris,* Sér. D, 263 (25) : 1980-1983.

— 1967. Contribution à la connaissance des Péridiniens microplanctoniques du canal de Mozambique. *Bull. Mus. natn Hist. natur. Paris,* Sér. 2, 39 (2) : 417-438 incl. pl. 1.

— 1968a. Le genre *Ceratium* (Péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale. *Vie Milieu,* Sér. A, 18 « 1967 » (2-3) : 375-499 incl. pl. 1-3.

— 1968b. La Cyanophycée *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*) dans le plancton marin : taxinomie et observations dans le canal de Mozambique. *Nova Hedw.* 15 (1) : 1-12, pl. 1-2.

— 1970. Les Cyanophycées dans le plancton marin. *Année biol.* 9 (1-2) : 63-76.

— 1972a. Quatre nouveaux dinoflagellés du plancton marin. *Phycologia* 11 (1) : 71-74.

— 1972b. Une période de poussées phytoplanctoniques près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. Espèces rares ou nouvelles du phytoplancton. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.* 10 (2) : 151-159.

— 1973. Catalogue des espèces et taxons infraspécifiques de dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. I. Dinoflagellés libres. *Beih. Nova Hedw.* 48 : xii-92 p.

— 1978a. Catalogue (...). III. (Complément). *Revue algol.,* n. Sér. 13 (1) : 3-40. Erratum : *ibid.* 13 (3) : 186.

— 1978b. (Edit.). Phytoplankton manual. *Monogr. oceanogr. Methodol.* 6 : xvi-337 p. Unesco Press, Paris.

— 1982a. Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.* 57 (3) : 347-394.

— 1982b. Catalogue des espèces et taxons infraspécifiques de dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. IV. (Complément). *Arch. Protistenk.* 126 (2) : 151-168.

— 1984. Classification et nomenclature de divers dinoflagellés marins (classe des Dinophyceae). *Phycologia* 23 (3) : 345-355.

— CACHON, J. & CACHON, M. 1975. Catalogue des espèces et taxons infraspécifiques de dinoflagellés marins actuels publiés depuis la révision de J. Schiller. II. Dinoflagellés parasites ou symbiotiques. *Arch. Protistenk.* 117 (1-2) : 1-19.

— GRALL, J.-R. & JACQUES, G. 1979. Diatomées et dinoflagellés planctoniques d'une coupe méridienne dans le Sud de l'océan Indien (campagne « Antiprod I » du *Marion-Dufresne,* mars 1977). *Bot. mar.* 22 (3) : 183-198.

SOYER, M.-O. 1970. Les ultrastructures liées aux fonctions de relation chez *Noctiluca miliaris* S. (Dinoflagellata). *Z. Zellforsch.* 104 : 29-55.

— PREVOT, P., BILLY, F. de, JALANTI, T., FLACH, F. & GAUTIER, F. 1982. *Prorocentrum micans* E., one of the most primitive dinoflagellates : I. The complex flagellar apparatus as seen in scanning and transmission electron microscopy. *Protistologica* 18 (3) : 289-298.

STARMACH, K. 1974. *Flora slodkowodna polski : 4. Cryptophyceae, Dinophyceae, Raphidophyceae.* Warzawa, Polska Akad. Nauk, 520 p.

STEEMANN NIELSEN, E. 1934. Untersuchungen über die Verbreitung, Biologie und Variation der Ceratien im Südlichen Stillen Ozean. *Dana Rep.* 1 (4) : 1-68.

— 1939. Die Ceratien des Indischen Ozeans und der ostasiatischen Gewässer, mit einer allgemeine Zusamenfassung über die Verbreitung der Ceratien in den Weltmeeren. *Ibid.* 17 : 1-33.

STEIDINGER, K. A. 1971. *Gonyaulax balechii* sp. nov. (Dinophyceae) with a discussion of the genera *Gonyaulax* and *Heteraulacus. Phycologia* 10 (2-3) : 183-187.

— 1979. Collection, enumeration and identification of free-living marine dinoflagellates. In D. L. Taylor & H. H. Seliger, « *Toxic dinoflagellate blooms* », 435-442. Elsevier/North-Holland, New York, etc.

— 1983. A re-evaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology. In F. E. Round & D. J. Chapman, « *Progress in phycological research* », 2 : 147-188. Elsevier Science Publ.

— & BALECH, E. 1977. *Scrippsiella subsalsa* (Ostenfeld) comb. nov. (Dinophyceae) with a discussion on *Scrippsiella. Phycologia* 16 (1) : 69-73.

— & COX, E. R. 1980. Free-living dinoflagellates. In E. R. Cox, « *Phytoflagellates* », 407-432. Elsevier/North Holland, New York, etc.

— & DAVIS, J. T. 1967. The genus *Pyrophacus,* with a description of a new form. *Florida Bd Conserv. Mar. Lab., Leaflet Ser.* n. Ser. I, 1 (3) : 1-8.

— — WILLIAMS, J. 1967. A key to the marine dinoflagellate genera of the west coast of Florida. *Florida Bd Conserv., Techn. Ser.* 52 : vi-45 p. incl. 9 pl.

— TESTER, L. S. & TAYLOR, F. J. R. 1980. A redescription of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Böhm) stat. nov. from Pacific red tides. *Phycologia* 19 (4) : 329-334.
— & WILLIAMS, J. 1970. Dinoflagellates. *Mems Hourglass Cruises* (Florida Dept natur. Resources, St. Petersburg), 2 : 1-251 incl. pl. 1-45.
STEIN, F. 1878. *Der Organismus der Flagellaten. I Hälfte. Den noch nicht abgeschlossenen allgemeinen Theil nebst Erklärung der Sämntlichen Abbildungen anthaltend.* (Der Organismus der Infusionsthiere ; Abt. III). W. Engelmann, Leipzig, x-155 p., 24 pl.
— 1883. *Der Organismus der Infusionsthiere. III. Abt. Der Organismus der Arthrodelen Flagellaten. II. Hälfte. Die Naturgeschichte der Arthrodelen Flagellaten. Einleitung und Erklärung der Abbildungen. Ibid.* 31 p., 25 pl.
STOSCH, H. A. von. 1969a. Dinoflagellaten aus der Nordsee. I. Uber *Cachonina niei* Loeblich (1968) *Gonyaulax grindleyi* Reinecke (1967) und eine Methode zur Darstellung von Peridineenpanzern. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 19 (4) : 558-568.
— 1969b. Dinoflagellaten aus der Nordsee. II. *Helgolandinium subglobosum* gen. et spec. nov. *Ibid.* 19 (4) : 569-577.
— 1972. La signification de la « cyclose nucléaire » dans le cycle de vie des Dinoflagellés. *Bull. Soc. bot. Fr.* Mém. 1972 : 201-211.
— 1973. Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater Dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. nov. *Brit. phycol. J.* 8 (2) : 105-134.
STOVER, L. E. & EVITT, 1978. Analysis of pre-pleistocene organic-walled dinoflagellates. *Stanford Univ. Publ. geol. Sci.* 15 : iii-300 p.
SUBRAHMANYAN, R. 1954. On the life history and ecology of *Hornellia marina* gen. et sp. nov. (Chloromonadinae), causing green discoloration of the sea and mortality among marine organisms off the Malabar coast. *Indian J. Fish.* 1 : 182-203.
— 1966. New species of Dinophyceae from Indian waters. I. The genera *Haplodinium* Klebs emend. Subrahmanyan and *Mesoporos* Lillick. *Phykos* 5 (1-2) : 175-180.
— 1968. The Dinophyceae of the Indian seas. I. Genus *Ceratium* Schrank. *Mar. biol. Assoc. India, Mem.* 2 : 129 p. incl. 9 pl.
— 1971. The Dinophyceae of the Indian seas. Part II. Family Peridiniaceae Schütt emend. Lindemann. *Ibid.* 334 p. incl. 79 pl.
SWEENEY, B. M. 1978. Ultrastructure of *Noctiluca miliaris* (Pyrrhophyta) with green flagellate symbionts. *J. Phycol.* 14 (1) : 116-120.
SWIFT, E. 1973. *Dissodinium pseudolunula* n. sp. *Phycologia* 12 (1-2) : 90-91.
— & DURBIN, E. G. 1971. Similarities in the asexual reproduction of the oceanic dinoflagellates, *Pyrocystis fusiformis, Pyrocystis lunula* and *Pyrocystis noctiluca. J. Phycol.* 7 (2) : 89-96.
— & REMSEN, C. C. 1970. The cell wall of *Pyrocystis* spp. (Dinococcales). *J. Phycol.* 6 (1) : 79-86.
— & WALL, D. 1972. Asexual reproduction through a thecate stage in *Pyrocystis acuta* Kofoid 1907 (Dinophyceae). *Phycologia* 11 (1) : 57-65.
TAI, L.-S. & SKOGSBERG, T. 1934. Studies on the Dinophysoidae, marine armored dinoflagellates, of Monterey Bay, California. *Arch. Protistenk.* 82 (3) : 380-482, pl. 11-12.
TAKAYAMA, H. 1980. Observations on *Chattonella* sp. (*Hornellia* sp.) using scanning electron microscope. *Bull. Plankton Soc. Jap.* 27 (1) : 37-38, pl. 1-2.
TANGEN, K., BRAND, L. E., BLACKWELDER, P. L. & GUILLARD, R. R. L. 1982. *Thoracosphaera heimii* (Lohmann) Kamptner is a dinophyte : observations on its morphology and life cycle. *Mar. Micropaleontology* 7 (3) : 193-212.
TAYLOR, D. L. 1971. Taxonomy of some common *Amphidinium* species. *Brit. phycol. J.* 6 (2) : 129-133.
— & SELIGER, H. H. (Eds.). 1979. *Toxic dinoflagellate blooms.* (Proc. II int. Conference, Florida 1978). Elsevier/North-Holland, New York, etc. xviii-505 p.
TAYLOR, F. J. R. 1963. *Brachydinium,* a new genus of the Dinococcales from the Indian Ocean. *J. S. Afr. Bot.* 29 (2) : 75-78 incl. pl. 8.
— 1967. Phytoplankton of the south western Indian Ocean. *Nova Hedw.* 12 « 1966 » (3-4) : 433-476, pl. 88-96.
— 1969. Book review : Dinoflagellates of the Caribbean Sea, by E. J. F. Wood. *Phycologia* 8 (1) : 69-70.
— 1971. Scanning electron microscopy of thecae of the dinoflagellate genus *Ornithocercus. J. Phycol.* 7 (3) : 249-258.
— 1972. Unpublished observations on the thecate stage of the dinoflagellate genus *Pyrocystis* by the late C. A. Kofoid and Josephine Michener. *Phycologia* 11 (1) : 47-55.
— 1973. Topography of cell division in the structurally complex dinoflagellate genus *Ornithocercus. J. Phycol.* 9 (1) : 1-10.

— 1975a. Non-helical transverse flagella in dinoflagellates. *Phycologia* 14 (1) : 45-47.
— 1975b. Taxonomic difficulties in red tide and paralytic shellfish poison studies : the « *tamarensis* complex » of *Gonyaulax*. *Environm. Lett.* 9 (2) : 103-119.
— 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A Report on material collected by the R. V. « Anton Bruun » 1963-1964. *Bibliotheca bot.* 132 : 1-234, pl. 1-46.
— 1978. Dinoflagellates. In A. Sournia, « *Phytoplankton manual* », 143-147. *Monogr. oceanogr. Methodol.* 6, Unesco, Paris.
— 1979a. The toxigenic gonyaulacoid dinoflagellates. In D. L. Taylor & H. H. Seliger, « *Toxic dinoflagellate blooms* », 47-56. Elsevier/North-Holland, New York, etc.
— 1979b. A description of the benthic dinoflagellate associated with maitotoxin and ciguatoxin, including observations on hawaiian material. *Ibid.* 71-76.
— 1980. On dinoflagellate evolution. *BioSystems* 13 (1-2) : 65-108.
— 1982. Symbioses in marine microplankton. *Annls Inst. océanogr.*, n. Sér. 58 (Suppl.) : 61-90.
— (Sous presse) Toxic dinoflagellates : taxonomic and biogeographic aspects with emphasis on *Protogonyaulax*. In E. P. Ragelis, « *Seafood toxins* ». Amer. chem. Soc. Symposium.
— & CATTELL, S. A. 1969. *Dicroerisma psilonereiella* gen. et sp. nov., a new dinoflagellate from British Columbia coastal waters. *Protistologica* 5 (2) : 169-172 incl. pl. 1.
THRONDSEN, J. 1983. Ultra- and nanoplankton flagellates from coastal waters of southern Honshu and Kyushu, Japan (including some results from the western part of the Kuroshio off Honshu). Working Party on taxonomy, Akashiwo Mondai Kenkyuka, Fish. Agency Tokyo, Japan : 62 p.
TOLOMIO, C. 1976. Su alcuni ritrovamenti di Silicoflagellate nel comprensorio adriatico. *Atti Ist. veneto Sci. Lett. Arti, Cl. Sci. mat. natur.* 134 : 209-219.
TORIUMI, S. 1980. *Prorocentrum* species (Dinophyceae) causing red tide in japanese coastal waters. *Bull. Plankt. Soc. Jap.* 27 (2) : 105-112 incl. pl. 1-2.
— & TAKANO, H. 1973. *Fibrocapsa*, a new genus in Chloromonadophyceae from Atsumi Bay, Japan. *Bull. Tokai reg. Fish. Res. Lab.* 76 : 25-35 incl. pl. 1-2.
TRAVERS, A. & TRAVERS, M. 1968. Les Silicoflagellés du golfe de Marseille. *Mar. Biol.* 1 (4) : 285-288.
TRIEMER, R. E. 1982. A unique mitotic variation in the marine dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (Pyrrhophyta). *J. Phycol.* 18 (3) : 399-411.
TSUJITA, T. 1955. Comparative studies on the red tide appeared in the waters adjacent to western Japan. *Rec. oceanogr. Wks Jap.*, n. Ser. 2 (3) : 19-27 incl. pl. 1.
TSUMURA, K. 1963. A systematic study of Silicoflagellatae. *J. Yokohama munic. Univ.*, Ser. C 45 (146) : 3-85 incl. pl. 1-28.
TURPIN, D. H., DOBELL, P. E. R. & TAYLOR, F. J. R. 1978. Sexuality and cyst formation in Pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Phycol.* 14 (2) : 235-238.
UMEZAKI, I. 1961. The marine blue-green algae of Japan. *Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ.* 83 : 1-149 incl. pl. 1-21 + tables.
— 1974. On the taxonomy of the genus *Trichodesmium* (Review). *Bull. Plankton Soc. Jap.* 20 (2) : 93-100.
VAN DER SPOEL, S. & HALLEGRAEFF, G. M. 1973. Notes on variation of diatoms and silicoflagellates in the South Atlantic Ocean. *Netherlands J. Sea Res.* 6 (4) : 518-541, pl. 1.
VANHÖFFEN, E. 1896. Das Genus *Ceratium*. *Zool. Anz.* 19 (499), 133-134.
VAN MEEL, L. 1969. Etudes hydrobiologiques sur les eaux saumâtres en Belgique. 10. Espèces de Protistes rares ou nouvelles pour la côte Belge. *Bull. Inst. r. Sci. natur. Belg.* 45 (10) : 1-18, pl. 1-2.
VAN VALKENBURG, S. D. 1971a. Observations on the fine structure of *Dictyocha fibula* Ehrenberg. I. The skeleton. *J. Phycol.* 7 (2) : 113-118.
— 1971b. Observations (...). II. The protoplast. *Ibid.* 118-133.
— 1980. Silicoflagellates. In E. R. Cox, « *Phytoflagellates* », 335-350. Elsevier/North-Holland, New York, etc.
— & NORRIS, R. E. 1970. The growth and morphology of the silicoflagellate *Dictyocha fibula* Ehrenberg in culture. *J. Phycol.* 6 (1) : 48-54.
VENRICK, E. L. 1974. The distribution and significance of *Richelia intracellularis* Schmidt in the North Pacific central gyre. *Limnol. Oceanogr.* 19 (3) : 437-445.
VIGNAL, W. 1878. Recherches histologiques et physiologiques sur les noctiluques (*Noctiluca miliaris*, Suriray). *Arch. Physiol. norm. pathol.*, Sér. 2, 5 : 415-454, pl. 18-19.
VOSS, E. G. [+ 10 auteurs]. 1983. *International code of botanical nomenclature*. (Regnum vegetabile 111). Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht & Antwerpen ; W. Junk, The Hague & Boston xv-472 p. (Trilingue : Anglais, Allemand, Français).

WALKER, L. M. & STEIDINGER, K. A. 1979. Sexual reproduction in the toxic dinoflagellate *Gonyaulax monilata*. *J. Phycol.* 15 (3) : 312-315.

WALL, D. 1965. Modern Hystrichospheres and dinoflagellate cysts from the Woods Hole region. *Grana palyn.* 6 (2) : 297-314.

— 1975. Taxonomy and cysts of red-tide dinoflagellates. In V. R. LoCicero, « *Proceedings of the first conference on toxic dinoflagellate blooms* », 249-255. Massachusetts Sci. Technol. Found., Wakefield.

— & DALE, B. 1966. « Living fossils » in western Atlantic plankton. *Nature, London* 211 (5053) : 1025-1026.

— — 1968a. Quaternary calcareous dinoflagellates (Calciodinellideae) and their natural affinities. *J. Paleontol.* 42 (6) : 1395-1408, pl. 172.

— — 1968b. Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridiniales. *Micropaleontology* 14 (3) : 265-304.

— — 1969. The « hystrichosphaerid » resting spores of the dinoflagellate *Pyrodinium bahamense* Plate, 1906. *J. Phycol.* 5 (2) : 140-149.

— — 1971. A reconsideration of living and fossil *Pyrophacus* Stein, 1883 (Dinophyceae). *Ibid.* 7 (3) : 221-235.

— & EVITT, W. R. 1975. A comparison of the modern genus *Ceratium* Schrank 1793, with certain cretaceous marine dinoflagellates. *Micropaleontology* 21 (1) : 14-44 incl. pl. 1-3.

— GUILLARD, R. R. L. & DALE, B. 1967. Marine dinoflagellate cultures from resting spores. *Phycologia* 6 (2-3) : 83-86.

— — — SWIFT, E. & WATABE, N. 1970. Calcitic resting cysts in *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemmermann, an autotrophic marine dinoflagellate. *Ibid.* 9 (2) : 151-156.

WATERBURY, J. B., WATSON, S. W., GUILLARD, R. R. L. & BRAND, L. E. 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic cyanobacterium. *Nature, London* 277 (5694) : 293-294.

WEARE, N. M., AZAM, F., MAGUE, T. H. & HOLM-HANSEN, O. 1974. Microautoradiographic studies on the marine phycobionts *Rhizosolenia* and *Richelia*. *J. Phycol.* 10 (3) : 369-371.

WEST, G. S. & FRITSCH, F. E. 1927. *A treatise on the British freshwater algae*. New and revised edition. Cambridge Univ. press, xviii-534 p.

WETHERBEE, R. 1975a. The fine structure of *Ceratium tripos*, a marine armored dinoflagellate. I. The cell covering (theca). *J. ultrastruct. Res.* 50 (1) : 58-64.

— 1975b. The fine structure (...). II. Cytokinesis and development of the characteristic cell shape. *Ibid.* 65-76.

— 1975c. The fine structure (...). III. Thecal plate formation. *Ibid.* 77-88.

WETTSTEIN, R. von. 1924. *Handbuch der systematischen Botanik*. III. Aufl. F. Deuticke, Leipzig & Wien, viii-1152 p.

WHEDON, W. F. & KOFOID, C. A. 1936. Dinoflagellates of the San Francisco region. I. On the skeletal morphology of two new species *Gonyaulax catenella* and *G. acatenella*. *Univ. Calif. Publs Zool.* 41 (4) : 25-34.

WILLE, N. 1904. Die Schizophyceen der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt Stiftung* 4 (M. f.) : 1-89, pl. 1-3.

WILLIAMS, G. L. 1977. Dinocysts. Their classification, biostratigraphy and palaeoecology. In A. T. S. Ramsay, « *Oceanic micropaleontology* », 2 : 1231-1325 incl. pl. 1-6 + tables. Academic Press, London, etc.

— 1978. Dinoflagellates, acritarchs and tasmanitids. In B. U. Haq & A. Boersma, « *Introduction to marine micropaleontology* », 293-326. Elsevier, New York & Oxford.

— SARJEANT, W. A. S. & KIDSON, E. J. 1973. A glossary of the terminology applied to dinoflagellate amphiesmae and cysts and Acritarchs. *Amer. Assoc. Stratigr. Palynol., Contr. Ser.* 2 : 222 p.

WOLOSZYŃSKA, J. 1929. Dinoflagellatae polskiego baltyku i blot nad Piasnica. *Archiw. Hydrobiol. Rybact.* (= *Arch. Hydrobiol. Ichthyol.*) 1928 (3-4) : 153-278, pl. 1-15.

— & CONRAD, W. 1939. *Pyrodinium phoneus* n. sp. Agent de la toxicité des moules du canal maritime de Bruges à Zeebruge. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.* 15 (46) : 1-5.

WOOD, E. J. F. 1963. Dinoflagellates in the australian region. II. Recent collection. *Div. Fish. Oceanogr. CSIRO, Techn. Pap.* 14 : 1-55.

YANAGISAWA, T. 1943. « On Silicoflagellates » (en Japonais). *J. Oceanogr.* 13 : 1110-1128.

YARRANTON, G. A. 1967. Parameters for use in distinguishing populations of *Euceratium* Gran. *Bull. mar. Ecol.* 6 (6) : 147-158.

YOSHIMATSU, S. 1981. Sexual reproduction of *Protogonyaulax catenella* in culture. I. Heterothallism. *Bull. Plankton Soc. Jap.* 28 (2) : 131-139 incl. pl. 1-2.

ZACHARIAS, O. 1906. Eine neue Dictyochide aus dem Mittelmeer : *Hermesinum adriaticum* n. g., n. sp. *Arch. Hydrobiol. Planktonk.* 1 : 394-398.

ZANON, D. V. 1946 (1947 ?). *Actiniscus* nei mari italiani. *Acta Pont. Acad. Sci.* 10 (24) : 273-279.

ZIMMERMANN, W. 1930. Neue und wenig bekannte Kleinalgen von Neapel. 1-5. *Ztschr. Bot.* 23 : 419-442, pl. 1.

ZINGMARK, R. G. 1970. Sexual reproduction in the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* Suriray. *J. Phycol.* 6 (2) : 122-126.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

À L'ATLAS

BUTS ET LIMITES DE L'OUVRAGE

Il n'existe pas de « flore mondiale » du phytoplancton marin. Les ouvrages les plus synthétiques dont on puisse disposer actuellement se trouvent être des monographies qui sont limitées à la fois géographiquement (à une région ou, au mieux, à un océan) et taxinomiquement (à une classe ou à un groupe, le plus souvent). De plus, la majorité de ces monographies sont déjà vieilles de plusieurs dizaines d'années ; la série la plus notoire, la « Rabenhorst's Kryptogamen-Flora », date d'un demi-siècle. Bien entendu, le phytoplanctologiste ne doit pas se munir seulement de ces gros ouvrages, mais aussi disposer de plusieurs mètres de rayonnages de tirés à part extraits des périodiques les plus divers. Quelles seraient donc les dimensions de la flore mondiale qui devrait remplacer cette bibliothèque ? D'après le présent travail, il faut compter avec 475 genres et environ 6 000 espèces. A raison d'une page imprimée par espèce et en majorant de 30 % pour les généralités, les clefs, les références, etc., cette mise à jour compterait 8 000 pages — et le double si son ambition était d'inclure les taxons infraspécifiques. Mais ce qui rend une telle entreprise si hypothétique, c'est qu'elle impliquerait la coopération d'un grand nombre de spécialistes, tout en étant conduite assez rapidement pour que la publication conserve quelque actualité au moment de sa parution. Que faire, donc ? Nous avons pensé qu'une mise à jour pour l'ensemble du phytoplancton et pour l'ensemble des mers, si elle se situait **au niveau taxinomique du Genre**, était réalisable et rendrait d'immenses services.

Ce que l'on appelle la « systématique » du phytoplancton marin tend aujourd'hui à passer, aux yeux du débutant, pour de l'ésotérisme. En effet, une pléiade d'éminents spécialistes contemporains, faisant un large emploi du miraculeux microscope électronique à balayage, ont remanié ou rebaptisé nombre de genres que l'on croyait inamovibles : tel *Coscinodiscus* est une *Thalassiosira*, il n'y a plus d'*Exuviaella*, tous les *Peridinium* de la mer ont déchu en *Protoperidinium*, le plus commun des coccolithophorides s'appelle aussi bien *Coccolithus* qu'*Emiliania*... On entend aussi dire que « même les spécialistes ne sont pas d'accord »... Frustrés ou désabusés, des phytoplanctologistes de plus en plus nombreux pensent — et parfois écrivent — que l'on s'achemine vers deux « systématiques » : l'une, pure et dure, celle des hyperspécialistes ; l'autre, débonnaire à l'usage des océanographes et des écologistes. Or, ce schisme nous semble des plus dangereux. L'Atlas que voici prétend donc à un rôle de « démythification ».

De nombreux genres, dans le phytoplancton marin, peuvent être tenus, à juste titre, pour mal connus, n'ayant guère — ou jamais — été étudiés depuis leur découverte originelle. S'ils ne se trouvent pas mentionnés dans l'une des monographies les plus courantes (ce qui est le cas, naturellement, si leur description est postérieure), leur existence même est inconnue de la majorité des phytoplanctologistes. Ceux-ci ne sauront donc pas les reconnaître s'ils viennent à les rencontrer ; ou bien, alors, ils négligeront ces organismes bizarres, ou bien, parfois, ils les décriront sous des noms nouveaux ! D'où cet autre idéal qui inspire notre travail : un esprit de... démocratie, si l'on peut dire, en ce sens que des « chances égales » seront données à tous les genres ; néanmoins, la place matérielle accordée à chacun d'eux sera fonction de son importance quantitative, de sa diversification spécifique et du degré de perfectionnement qu'atteignent à son sujet les connaissances actuelles.

Les principaux rangs de la nomenclature botanique sont reportés dans le Tableau I ; une flèche épaisse est placée devant la catégorie « Genre » car c'est bien à ce niveau que se situe l'horizon de notre Atlas. Les catégories supérieures sont, certes, nécessaires mais un souci de simplicité et de clarté nous a conduits à les réduire au nombre de 3 ordinairement : la Classe, l'Ordre et la Famille.

Pour ce qui est des rangs inférieurs au Genre — principalement, l'Espèce — on ne trouvera ici, à propos de chaque genre, qu'une brève introduction à l'étude des espèces : combien y en a-t-il à prendre en compte, quels sont les critères morphologiques à rechercher, quels auteurs faut-il consulter ? Sauf dans le cas des genres monospécifiques, **l'Atlas ne constitue nullement un manuel d'identification des espèces.** C'est pourquoi nous nous efforçons de ne mentionner les noms spécifiques que lorsque cela paraît strictement indispensable. Dans le cas des illustrations, en particulier, la tentation est trop grande pour le non-

Tableau I. Principaux rangs taxinomiques du règne végétal (les noms de certains rangs, et surtout leurs désinences, peuvent être différents dans la nomenclature zoologique). Le cadre intérieur regroupe les principales catégories étudiées dans le présent Atlas (flèches).

Rang taxinomique	Désinence
Division	— phyta
→ Classe	— phyceae
Sous-classe	— phycidae
Ordre	— ales
Sous-ordre	— ineae
→ Famille	— aceae
Sous-famille	— oideae
Tribu	— eae
→ Genre	
Sous-genre	
Section	
Espèce	désinence libre
Sous-espèce	
Variété	
Forme	

Notes. Deux désinences sont couramment rencontrées : — phycées pour la Classe, — acées pour la Famille. Les trois premières désinences (de la Division à la Sous-classe) sont propres aux algues. (Ce Tableau sera reproduit dans les deux autres volumes de l'Atlas.)

spécialiste d'identifier le spécimen observé sous le microscope à la figure la plus ressemblante trouvée dans le premier ouvrage disponible... Aussi avons-nous choisi, le plus souvent, d'omettre le nom spécifique dans les illustrations : si la perte d'information est certaine, en revanche tout risque d'identification hâtive sera exclu !

Enfin, la délimitation ici assignée au « phytoplancton marin » appelle quelques commentaires.

— Pour ce qui est de « phyto- », tout d'abord. On sait que de nombreuses catégories d'algues incluent des représentants non chlorophylliens ; ceci peut concerner des classes (dinoflagellés, eugléniens) aussi bien que les genres (*Gymnodinium*, *Euglena*). Nous avons convenu de traiter toutes les classes et catégories inférieures dont certains membres au moins, à défaut de la totalité, sont autotrophes (selon ce principe, nous éliminons, par exemple, les choanoflagellés). Les symbiontes ne sont traités que s'ils sont autotrophes et si leurs hôtes sont phytoplanctoniques (ainsi la cyanophycée *Richelia* est-elle incluse et le cilié *Mesodinium* exclu). Quant aux parasites, ils sont tous omis, même le dinoflagellé *Paulsenella* qui, par extraordinaire, est chlorophyllien.

— La distinction entre plancton et benthos pose d'autres problèmes. On semble porté, subjectivement, à exclure les macrophytes benthiques dont seules les spores sont planctoniques mais, curieusement, les microphytes benthiques qui possèdent une phase planctonique font hésiter un peu plus longtemps... Et que faire de tous les êtres pour lesquels a été créé, assez hypocritement, le terme de « tychoplancton », c'est-à-dire : qui se trouvent « par hasard » dans le plancton ? Impossible, sans doute, de se tenir à un principe rigide. Bien évidemment, cet Atlas cherche à inclure toutes les algues unicellulaires dont le mode de vie est fondamentalement (autant qu'il y paraît) planctonique, au moins pour une bonne partie de leur cycle de développement.

— Les espèces récoltées dans les milieux saumâtres et les estuaires, si elles ne sont pas autochtones, proviennent soit des eaux continentales, soit de l'océan. C'est l'examen de cette alternative qui conduit à les exclure ou à les inclure dans un ouvrage tel que le nôtre. Quant aux espèces qui paraissent autochtones ou dont l'origine est incertaine, on a choisi de les inclure.

Sous ces trois aspects — algues, plancton, mer... — nombre des positions prises ici pourront être contestées. Mais comment être plus catégorique que la nature elle-même ?

Au sujet de la nomenclature, rappelons qu'il n'existe pas de code unique pour la désignation de tous les êtres vivants mais, hélas, plusieurs codes, selon la nature des organismes traités... Dans le cas du phytoplancton, la fréquente ambiguïté entre animal et végétal se traduit par l'alternative : nomenclature zoologique ou nomenclature botanique. Or les règles diffèrent, dans les deux codes, sur plusieurs points. Puisqu'un choix s'impose, c'est pour le végétal que nous optons : le végétal, le phytoplancton, la phycologie et la production primaire... Nous ne prétendons pas pour autant que tel protiste qui possède à la fois des caractères animaux et des caractères végétaux est, par quintessence, plus végétal qu'animal, car de telles questions relèvent, à nos yeux, de la scolastique.

DISPOSITIONS PRATIQUES, SYMBOLES, ABRÉVIATIONS

Subdivisions de l'Atlas

C'est le rang taxinomique de la Classe que nous avons retenu pour chacun de ces « groupes » taxinomiques de hiérarchie supérieure que l'on reconnaît habituellement dans le plancton et désigne, en français, sous les noms de : péridininens, diatomées, coccolithophorides, eugléniens, chlorophycées, silicoflagellés, etc. Il en résulte ici un éventail phycologique de 13 classes au total.

Conçu initialement comme devant être publié en un volume unique, l'Atlas a dû être découpé, pour diverses raisons d'ordre pratique, en 3 volumes. La répartition des 13 classes parmi les 3 volumes peut être tenue pour aléatoire puisqu'elle n'est régie que par les compétences et les célérités respectives des trois auteurs ; néanmoins, dans chacun des volumes I et III (qui traitent de plusieurs classes), la succession des classes est alphabétique.

Au sein de chaque classe, les ordres et les familles se suivent selon la convenance de l'auteur (généralement, selon une implicite et hypothétique phylogénie). Par contre, dans le souci du principe de typification, le premier genre traité dans chaque famille est le genre-type, après quoi les autres genres suivent selon une disposition plus ou moins subjective.

Tous les genres sont traités selon un plan rigoureusement constant qui est explicité dans le Tableau II.

Sources des illustrations

En l'absence d'une autre indication, chaque figure est réputée originale et produite par l'auteur du volume. Lorsqu'un nom d'auteur ou une référence sont indiqués, « *in* » signifie que l'illustration est reproduite telle quelle (ou après réduction de taille), et « d'après » veut dire que l'illustration a été redessinée ou retouchée ou modifiée de quelque manière.

Mots latins

cf. (abréviation de *confer*) : se reporter à ; voisin de.
et al. (abréviation de *et alii*) : et autres auteurs.
ex : à partir de, extrait de (le plus souvent lorsqu'un auteur publie validement un nouveau nom, tout en attribuant la paternité de cette création à un autre auteur).
fide : sur la foi de, selon l'interprétation de tel auteur.
in : dans (le plus souvent, pour désigner la contribution personnelle d'un auteur contenue dans un travail publié par un autre auteur).
incertae sedis : position (taxinomique) incertaine.
nomen nudum : nom « fantôme » auquel aucune description ni illustration n'est attachée (ni directement, ni indirectement).

partim (ou *pro parte*) : en partie (pour une synonymie).
sensu lato : au sens large.
sensu stricto : au sens strict.
sp. (après un nom de genre) : espèce non précisée ou non identifiée.
spp. (après un nom de genre) : plusieurs espèces de ce genre.

Bien que tous ces mots soient latins, il est d'usage de ne pas les écrire en italiques (ou : de ne pas les souligner) lorsqu'une confusion peut se produire avec les noms taxinomiques auxquels ils se rapportent.

Tableau II. Mode de présentation retenu pour tous les genres traités dans cet Atlas.

Nom du genre, nom de l'auteur, date de publication Figure(s)
[Etymologie, telle qu'indiquée (quelquefois) dans la publication originelle ou (le plus souvent) reconstituée par nos soins ; les racines imprimées en italiques sont latines, les autres sont grecques sauf mention particulière] Genre grammatical du nom générique.
« Type » : espèce-type du genre (éventuellement, « eau douce » si telle est son origine).
« Syn. » : principaux synonymes susceptibles d'être rencontrés dans la littérature moderne.
« Réf. » : principaux travaux dits « de systématique » sur le genre concerné ou certaines de ses espèces. Et non : énumération de tous les travaux dans lesquels ce genre est cité ! La référence originelle (première publication du genre) n'est pas répétée. Si la rubrique « Réf. » fait défaut, c'est qu'aucune contribution majeure n'a été publiée depuis la description originelle.

G Diagnose du genre. Il s'agit ici des caractères essentiels, et non de la description détaillée (qui nécessiterait souvent plusieurs pages) ; les caractères de l'ordre et de la famille ne sont pas répétés. La distribution géographique n'est précisée que lorsqu'elle peut être définie avec quelque certitude.

Eventuellement, en un ou plusieurs paragraphes : remarques sur la valeur taxinomique du genre, ses affinités avec les genres voisins, etc.

SP Nombre exact ou approché des espèces connues dans le plancton marin, non compris les taxons infraspécifiques mais compte tenu des synonymies flagrantes. Enumération des critères utilisés pour la détermination spécifique.

GUIDE BIBLIOGRAPHIQUE POUR LE PHYTOPLANCTON MARIN

Un guide bibliographique est fourni dans cet Atlas pour chacune des classes traitées. La liste qui suit regroupe les ouvrages généraux dans lesquels toutes ces classes ou plusieurs d'entre elles sont abordées : Rabenhorst (1927) ; Manaut & Margalef (1950) ; Trégouboff & Rose (1957) ; Brunel (1962) ; Marumo *et al.* (1966) ; Wimpenny (1966) ; Proshkina-Lavrenko & Makarova (1968) ; Drebes (1974) ; Pankow (1976) ; Balech (1977) ; Sournia (1978, 1982) ; Annon (1979-83) ; Sieburth (1979).

Plusieurs auteurs ont procédé à la compilation de tous les taxons récoltés dans leur région. Une liste de 23 de ces « check-lists » est fournie par Sournia (1978).

Une nouvelle édition du Code de la nomenclature botanique est publiée tous les quatre ans ; la dernière en date est due à Voss *et al.* (1983). A noter que les règles zoologiques (Stoll *et al.*, 1964) diffèrent sur plusieurs points ; pour une introduction à ces arcanes, voir le petit livre de Jeffrey (1973) ou, plus sommairement, Sournia *et al.* (1973). Par ailleurs, deux catalogues récents sont extrêmement utiles : celui des noms de genres du règne végétal (pour les algues : Silva, 1979) et celui des noms de familles d'algues (Silva, 1980 *b*).

Remerciements

L'auteur du Volume I tient à témoigner sa gratitude au Dr M. Elbrächter, au Prof. E. Balech et au Prof. W.A.S. Sarjeant qui ont bien voulu commenter plusieurs points du manuscrit. L'iconographie du volume est redevable à M. Elbrächter de diverses microphotographies et à E. Balech de nombreuses reproductions de dessins au trait. D'autres illustrations ont été obligeamment communiquées par les spécialistes suivants : R. Adachi, F. Bouquaheux, P. Bourrelly, J. et M. Cachon, M. Chihara, J.D. Dodge, J. Dragesco, G. Drebes, M. Durand, Y. Fukuyo, Cl. Greuet, Y. Halim, P.E. Hargraves, R. Harland, E.M. Hulburt, G. Jacques, I. Kruger, B.S.C. Leadbeater, R. Margalef, J.P. Mignot, P. Nival, R.E. Norris, W.O. Orr, E.S. Silva, M.O. Soyer, K.R. Steidinger, H.A. Von Stosch, E. Swift, K. Tangen, F.J.R. Taylor, S. Toriumi et J. Waterbury.

Ce travail a été essentiellement conçu et réalisé au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), antérieurement au détachement de l'auteur auprès du Centre National de la Recherche Scientifique.

CLASSE
DES
CYANOPHYCÉES

Classe des Cyanophyceae Schaffner, 1909

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Certaines des catégories d'organismes traités dans cet Atlas posent le problème d'une double affinité avec les règnes végétal et animal — et, par suite, le problème du choix d'une nomenclature. Les Cyanophycées, quant à elles, se situent au confins de la phycologie et de la bactériologie. Si nous les traitons ici comme une classe d'algues, c'est seulement parce que la classification actuelle des êtres vivants contraint à attribuer arbitrairement un camp ou un autre à ces organismes qui, manifestement, appartiennent aux deux.

Rappelons, en manière d'introduction, les divers noms utilisés pour désigner les Cyanophycées, car cette synonymie rend bien compte de l'ambiguïté de la situation. Comme les bactéries, les Cyanophycées sont dites schizophytes (reproduction par simple division) et procaryotes (par opposition aux eucaryotes). Toute une école moderne les appelle cyanobactéries ; en tant qu'algues, le nom de Cyanophycées (algues bleues) prévaut sur ceux de Myxophycées (algues muqueuses) ou de Schizophycées (algues de type schizophyte). Notons qu'une seule de ces racines ou épithètes est injustifiée : celle de cyano- (bleu), car cette couleur n'est que rarement déployée.

On peut dire, en schématisant à l'extrême, que les Cyanophycées ont une cytologie de bactéries et une physiologie d'algues. Elles sont unicellulaires, coloniales ou filamenteuses. La taille de la « cellule » (ce n'est pas une véritable cellule, comme nous allons le détailler) est généralement petite par rapport à celle des eucaryotes et peut descendre jusqu'aux dimensions bactériennes.

La paroi cellulaire est mince mais formée de 4-5 couches au moins, souvent porulée, accessoirement parcourue de fibrilles obliques qui confèrent aux filaments une mobilité par glissement ou (et) oscillation. Tout flagelle est absent, même chez les spores. Une gaine, lamellaire ou non, et une gelée plus ou moins épaisse peuvent doubler la membrane.

Conformément au modèle procaryote, les organites intracellulaires sont dépourvus de membrane ; il n'y a, notamment :

— pas de vrai « noyau » : les DNA, sans histones, sont rassemblés en fibrilles (et non en chromosomes) au centre de la cellule ;
— pas de vrais « chloroplastes » : les thylakoïdes sont épars, toutefois concentrés dans la partie périphérique de la cellule ;
— ni mitochondries, ni réticulum endoplasmique, ni microtubules, ni centriole ;
— pas de vraies vacuoles (mais, le cas échéant, des pseudovacuoles gazeuses).

Les pigments sont la chlorophylle *a* (et non la bactériochlorophylle), le carotène et divers caroténoïdes, les phycobilines (phycoérythrine et phycocyanine) en granulations portées sur les thylakoïdes (phycobilisomes). La photosynthèse répond aux caractéristiques des végétaux supérieurs (et non à celle des bacté-

ries photosynthétiques anaérobies) : les deux photosystèmes I et II interviennent, l'hydrogène est prélevé sur l'eau et de l'oxygène est produit.

La reproduction par voie sexuée est inconnue. Cependant, des tests biochimiques ou immunologiques ont pu montrer, sur des cultures, l'apparition de caractères qui ne peuvent résulter que d'une recombinaison génétique (et non d'une mutation). Des spores de divers types, soit uni-, soit pluricellulaires, sont constituées chez diverses formes ; citons notamment les « akinètes » (stades unicellulaires de résistance, à paroi épaissie) et les « hormogonies » (fragments pluricellulaires détachés d'un filament et faisant office de boutures).

Deux particularités sont présentes chez plusieurs genres. L'une est cytologique : la présence de grandes cellules à paroi épaissie et contenu hyalin, les « hétérocystes » ; l'autre est physiologique : la possibilité d'assimilation de l'azote atmosphérique. Une relation a été établie entre ces deux caractères, mais il existe des Cyanophycées fixatrices d'azote et non hétérocystées et, de toutes manières, la fonction de ces hétérocystes n'est pas totalement élucidée.

Ces algues sont connues depuis le précambrien et c'est peut-être à cette époque (« l'ère des algues bleues » de J. W. Shopf) qu'elles ont atteint leur apogée. Elles ont, depuis lors, conquis les milieux les plus divers, jusqu'aux plus hostiles tels que les déserts arides, la haute montagne et les sources thermales ; de nombreuses associations symbiotiques se sont développées chez un large spectre d'hôtes animaux ou végétaux. Les Cyanophycées constituent un peuplement notoire, voire dominant, du plancton des eaux continentales où elles forment souvent des « eaux rouges » ou « fleurs d'eau » et sont parfois toxiques. Jusqu'à ces dernières années, on pouvait s'étonner d'en rencontrer si peu ou si sporadiquement dans le plancton marin, mais la découverte toute récente d'un « picoplancton » remet en cause ce dogme (voir plus loin, après *Synechococcus*).

Si la nature de ces organismes — algues ou bactéries — a été vigoureusement débattue et reste controversée, il est néanmoins loisible à chacun, dans la rédaction d'un travail, d'ignorer le débat en écrivant, par exemple : « Cyanophycées (ou cyanobactéries) »... Mais le problème ressurgit lorsqu'il faut nommer les genres et les espèces, car trois options sont offertes aujourd'hui :

— la conception phycologique et naturaliste « classique » (de L. Geitler à P. Bourrelly), qui se base sur les caractères morphologiques des échantillons récoltés dans la nature ;
— la révolutionnaire classification de F. Drouet, également phycologique, qui est celle des exsiccata conservés en herbiers et qui comprime à l'extrême le nombre des taxons ;
— enfin, l'approche bactériologique de R. Y. Stanier et ses collaborateurs, fondée sur l'étude des souches que l'on peut entretenir au laboratoire en conditions axéniques.

Dans le cadre du présent ouvrage, le choix se porte résolument sur la première des trois voies.

Un certain nombre de Cyanophycées ont été mentionnées dans le plancton marin ; l'inventaire en a été dressé, il y a une quinzaine d'années, par Sournia (1970). On peut, aujourd'hui, faire le point comme suit. Tout d'abord, certaines mentions remontent au début du siècle et demandent confirmation, tandis que quelques autres, plus récentes, sont suspectes aux yeux des spécialistes. Viennent ensuite divers organismes dont l'identification générique ne fait pas de doute mais qui, tous, proviennent d'eaux tout à fait côtières, sinon d'estuaires ; tout laisse penser que ce sont là des allochtones du plancton marin. Compte tenu, en outre, de l'état de crise que traverse actuellement la classification des Cyanophycées, nous préférons ne pas encombrer l'Atlas avec ces genres (les références à leur sujet sont énumérées par Sournia, 1970). Ce qui suit constitue donc une sélection des Cyanophycées qui apparaissent aujourd'hui comme réellement planctoniques et marines.

GUIDE BIBLIOGRAPHIQUE

Ouvrages généraux (dans lesquels les Cyanophycées du plancton marin se trouvent minoritaires, sinon oubliées) :

Umezaki (1961) ; Bourrelly (1970) ; Desikachary (1972) ; Carr & Whitton (1973, 1982) ; Fogg *et al.* (1973) ; Hum & Wicks (1980).

Plancton marin :

Wille (1904) ; Sournia (1970) ; Sieburth (1979) ; Marshall (1981).

Classification :

Geitler (1932, 1942) ; Desikachary (1959) ; Umezaki (1961) ; Drouet (1981) ; Bourrelly (1983). Les publications les plus marquantes de la controverse « Algues ou bactéries » sont reproduites dans un volume édité par Rosowski & Parker (1982).

Ordre des CHROOCOCCALES Wettstein, 1924

[O] Cellules de type coccoïde (sphériques à piriformes, quelquefois cylindriques), solitaires ou coloniales, exceptionnellement filamenteuses, sans connexions cytoplasmiques entre les cellules. Hétérocystes absents. Hormogonies absentes ; akinète chez quelques genres. Habitat planctonique ou benthique, continental ou marin.

Toutes les formes recensées jusqu'ici dans le plancton marin appartiennent à une seule famille, celle des Chroococcaceae.

Famille des Chroococcaceae Nägeli, 1849

[F] Cellules solitaires ou coloniales, généralement enfermées d'une gelée ; exceptionnellement alignées en de courts pseudo-filaments, elles ne forment jamais des filaments véritables. Pour le reste, diagnose de l'ordre.

Une dizaine de genres ont été signalés jusqu'ici dans le plancton marin mais, une fois opérée la sélection que l'on annonçait plus haut, 3 cas seulement restent à traiter.

SYNECHOCOCCUS Nägeli, 1849 Fig. 1-2

[synecho- : uni, attaché ; kokkos, *coccus* : graine, pépin] Masculin.

Type : *S. elongatus* (Nägeli) Nägeli, 1849.

Syn. : *Anacytis* Meneghini, partim.

Réf. : Butcher, 1952. Erickson & Farrow, 1965. Hall & Claus, 1965. Waterbury *et al.*, 1979. Les travaux les plus approfondis concernent des formes d'eau douce : Geitler, 1932. Komárek, 1976. Bourrelly, 1983.

[G] Cellules sphériques ou ovoïdes ou sub-cylindriques (en ce cas, extrémités arrondies, et non pointues), solitaires ou quelquefois alignées en petit nombre (formant alors de courts pseudo-filaments rectilignes ou incurvés), de petite ou très petite taille : de moins de 1 µm à 20 µm, généralement entre 1 et 5 µm. Gelée peu abondante ou absente. Cytoplasme de couleur bleu-vert. Division selon un plan unique, perpendiculaire à la plus grande dimension de la cellule. Habitat essentiellement planctonique, dans les eaux douces et marines.

Komárek (1976) sépare de ce genre, sous le nouveau nom de *Cyanothece*, les espèces (toutes continentales ?) qui ne forment ni cellules allongées, ni pseudo-filaments.

[SP] Deux espèces peut-être dans le plancton marin, reconnaissables l'une de l'autre par leur forme et leurs dimensions.

Remarques sur le « picoplancton »

Les travaux anciens (H. Lohmann, E. Hentschel, J. Schiller) et ceux, plus modernes, de R. O. Fournier, avaient démontré l'existence d'un très petit phytoplancton et son importance quantitative en certains lieux ou à certaines profondeurs (références *in* Sournia, 1970). On pensait qu'il pouvait s'agir là, notamment, de Cyanophycées, mais la question restait controversée (Anderson, 1976). Or, ces dernières années, l'existence de très petits procaryotes chlorophylliens a été établie sans ambiguïté par des techniques appropriées. Ces organismes peuvent abonder dans les eaux marines les plus diverses — océaniques ou néritiques, superficielles ou profondes — et relèvent de la classe dimensionnelle du picoplancton tel que défini par Sieburth *et al.* (1978) : de 0,2 à 2 µm ; l'appellation d'ultra-nannoplancton leur convient également mais elle est moins nettement définie (moins de 5 ou 10 µm...). Précisons que le picoplancton traverse les filtres de porosité nominale 1 µm, ce qui explique sa découverte tardive (on le retient, en principe, sur des filtres de porosité 0,2 µm).

Si l'on parle volontiers de *Synechococcus* à ce sujet, c'est souvent, sans doute, par commodité. Selon les travaux, l'identification est donnée avec assurance (Waterbury *et al.*, 1979), ou avec réserve (Sarokin & Carpenter, 1981 ; Platt *et al.*, 1983), ou bien une désignation provisoire est employée (Type I, II, III chez Johnson & Sieburth, 1979), à moins qu'aucun nom ne soit avancé (Li *et al.*, 1983). Il est, par ailleurs, avéré que le picoplancton peut être constitué d'eucaryotes (Johnson & Sieburth, 1982).

La découverte d'un picoplancton, après celle du nannoplancton, est sans doute la principale acquisition de la phytoplanctologie marine des dernières années. Des développements sont donc à attendre. Nous ne pouvons ici que suggérer au lecteur intéressé de consulter attentivement les publications mentionnées ci-dessus.

Remarques sur les phaeosomes

Des algues, probablement symbiotiques, sont fréquemment associées à certains dinoflagellés de l'ordre des Dinophysales, soit à l'état intracellulaire, soit fixées entre les collerettes du cingulum ou retenues dans

une invagination de la cellule (voir, par exemple, la photographie d'une *Triposolenia*, Fig. 72). Norris (1967) a attribué ces symbiontes à des Chroococcacées des genres *Synechococcus* et *Synechocystis*.

Cette question, sur laquelle Taylor (1982) vient de faire le point, reste ouverte sous tous ses aspects : taxinomie, spécificité de l'association, physiologie, écologie, etc.

Ordres des PLEUROCAPSALES et des DERMOCARPALES

Ces deux ordres, que certains auteurs contemporains réunissent en un seul ou incorporent à l'ordre des Chroococcales, ne sont représentés que symboliquement dans le plancton marin (voir références *in* Sournia, 1970) où ils apparaissent, le cas échéant, comme des allochtones.

Ordre des HORMOGONALES Atkinson, 1905 (1)

[O] Cellules constituant des filaments, ceux-ci soit simples, soit ramifiés ; continuité cytoplasmique assurée, d'une cellule à sa voisine, par des passages à travers la paroi cellulaire. Hétérocystes présents ou absents. Reproduction par hormogonies et, éventuellement, par des akinètes. Mode de vie planctonique ou benthique, dans les eaux douces et marines.

On ne retiendra ici que deux familles, les autres étant exclusivement continentales.

Famille des Oscillatoriaceae Engler, 1898

[F] Filaments cylindriques, quelquefois aplatis, simples (très exceptionnellement : ramifiés) ; apex légèrement rétréci ou non, mais jamais effilé, recouvert ou non d'une coiffe ou « calyptra ». Gaine présente ou absente ; le cas échéant, elle peut être commune à plusieurs filaments. Akinètes absents, sauf chez un genre (d'eau douce). Hétérocystes absents. Planctoniques ou benthiques, essentiellement continentales.

Sur les 8 genres qui ont pu être signalés en mer (références *in* Sournia, 1970), nous en retiendrons 2 dans cet Atlas.

OSCILLATORIA Vaucher ex Gomont, 1893

Fig. 3-5

[*oscillare* : se balancer] Féminin.
Type : *O. princeps* Vaucher ex Gomont, 1893.
Syn : *Pelagothrix* J. Schmidt
Skujaella De-Toni
Trichodesmium Ehrenberg
? *Haliarachne* Lemmermann.
Réf. : Geitler, 1932. Sournia, 1968b, 1970, 1972b. Pour les espèces d'eau douce : Bourrelly, 1983, etc. Sous le nom de *Skujaella* : Frémy, 1941a-b. Sous le nom de *Trichodesmium*, très nombreuses mentions (voir plus bas), dont : Umezaki, 1974 ; Golubić, 1978.

[G] Filaments constitués de nombreuses cellules, droits ou flexueux, comprimés ou non au niveau des cloisons intercellulaires, mobiles par glissement et rotation, généralement solitaires (mais, chez les quelques espèces marines, généralement groupés en amas ou faisceaux). Apex légèrement rétréci, avec ou sans calyptra. Paroi peu épaisse, gaine apparemment absente. Cellules plus longues ou aussi longues ou moins longues que larges, selon les espèces ; diamètre cellulaire : 3-30 µm. Pseudovacuoles fréquentes. Fixation démontrée de l'azote moléculaire. Akinètes absents. Essentiellement planctonique, pouvant former des « eaux rouges » ; genre beaucoup plus diversifié spécifiquement en milieu continental que dans les eaux marines.

Les *Oscillatoria* sont connues dans le plancton marin depuis plus d'un demi-siècle, bien que sous le nom de *Trichodesmium* (au sujet de la synonymie, voir : Sournia, 1968 *b* ; Golubić, 1978 ; Bourrelly, 1983). Etant donné que la bibliographie à leur sujet est innombrable et que, d'autre part, l'identification générique est immédiate, nous nous contentons ici de résumer les grands traits de la biologie des oscillaires marines et limitons les références à quelques travaux récents.

Ces Cyanophycées peuvent proliférer sur de plus ou moins vastes étendues des mers tropicales ou tempérées ; elles sont alors décelables à l'œil nu sous l'aspect d'une poussière pailletée ou mordorée. Une microflore bactérienne abondante et une faune variée (des crustacés aux poissons) peuvent leur être associées — d'où l'expression de « micro-Sargasses » avancée par Sour-

(1) Source non consultée ; *fide* Geitler (1942) et Drouet (1981).

nia (1970). Le rôle trophique de ces « eaux rouges » est contesté : il y a tantôt utilisation effective, tantôt asphyxie (par encombrement des branchies, par exemple) ; la question de la toxicité reste ouverte. Du point de vue écophysiologique, les *Oscillatoria* marines présentent plusieurs particularités ou paradoxes :

— Les spectres d'absorption et de fluorescence des phycoérythrines et le spectre d'action photosynthétique rapprocheraient ces organismes des Rhodophycées (Fujita & Shimura, 1974 ; Shimura & Fujita, 1975). Ce caractère, sous réserve d'être confirmé par des mesures comparatives, est le seul qui puisse justifier l'autonomie du genre *Trichodesmium*.

— Bien que dépourvues d'hétérocystes, les *Oscillatoria* fixent l'azote moléculaire, à un taux très élevé dans les cas de prolifération. Ceci serait rendu possible par leur agrégation en colonies très denses, au centre desquelles s'établiraient des conditions anoxiques (Carpenter & Price, 1976) ; les mécanismes enzymatiques de ce processus sont approfondis par Saino & Hattori (1982). Bien qu'aucun test n'ait pu être réalisé en conditions axéniques, toutes les présomptions et indices conduisent à penser que la fixation d'azote est bien le fait des oscillaires et non de bactéries qui leur seraient associées. A elles seules, ces algues planctoniques augmenteraient le quart de la fixation d'azote libre par les organismes marins, mais cet apport reste négligeable au regard des besoins totaux de l'océan en azote moléculaire ou combiné (Capone & Carpenter, 1982).

— Du point de vue de la production primaire, la récente mise au point de Carpenter (1983) aboutit à un double paradoxe. Bien qu'habituellement concentrées dans les couches superficielles, les *Oscillatoria* marines sont sujettes à la photoinhibition ; les taux d'assimilation du carbone mesurés in vitro sont toujours faibles par rapport à l'ensemble du phytoplancton marin. D'autre part, tout en ayant un métabolisme azoté très actif, ces algues recyclent lentement le carbone et leur taux de croissance est faible.

— Enfin, les oscillaires du plancton marin se cultivent très difficilement en laboratoire (Ohki & Fujita, 1982).

[SP] Les auteurs divergent d'opinion quant au nombre d'espèces présentes en milieu marin : une seule, deux ou quatre. Etant donné que plusieurs types morphologiques et écologiques sont manifestes, il est préférable de comprendre l'hypothèse de plusieurs espèces, qui se reconnaîtraient par la forme des colonies (en écheveau ou en flagrant), le diamètre des filaments, les proportions des cellules, etc. (Sournia, 1968).

KATAGNYMENE Lemmermann, 1899 Fig. 6

[katagnumein : briser (?)] Féminin.
Type : *K. pelagica* Lemmermann, 1899.
Réf. : Wille, 1904. Geitler, 1932. Bourrelly, 1983. Les mentions dans le plancton marin sont répertoriées par Sournia, 1970.

[G] Diffère d'*Oscillatoria* par les caractères suivants.

Filaments isolés, droits ou flexueux ou en spirale lâche. Une gaine ou une enveloppe muqueuse bien différenciée. Cellules au moins 3 fois plus larges que hautes ; diamètre : 15-30 µm sans la gaine. Exclusivement planctonique, en mer et en eaux douces.

Ce genre peu connu a été néanmoins assez souvent signalé en mer ; aux références fournies par Sournia (1970), on peut ajouter celles de Pavillard (1931) et Marumo & Asaoka (1974) qui, toutes deux, sont le fait d'auteurs avertis et se rapportent à des stations du grand large. Il y a donc lieu de penser que *Katagnymene* est un constituant autochtone du plancton marin (outre les quelques espèces connues dans les eaux douces).

[SP] Les caractères des deux espèces marines restent à préciser et à comparer.

Famille des Nostocaceae Eichler, 1886 (1)

[F] Filaments non ramifiés, unisériés ; gaine présente ou absente. Hétérocystes présents. Reproduction par hormogonies et par akinètes. Famille presque exclusivement continentale.

Les Nostocacées authentiquement planctoniques et marines semblent limitées au genre unique et très particulier traité ci-dessous. Il faut souligner que les mentions de « *Nostoc* » reportées de compilation en compilation relèvent manifestement d'erreurs d'identification.

RICHELIA J. Schmidt in Ostenfeld & Schmidt, 1901 Fig. 7

[dédiée à l'amiral A. de Richelieu] Féminin.
Type : *R. intracellularis* J. Schmidt in Ostenfeld & Schmidt, 1901.
Syn. : *Calothrix* Agardh ex Bornet & Flahault.
Réf. : aucune étude cytologique détaillée n'a suivi la description originelle. Les principales mentions dans le plancton sont répertoriées par Sournia (1970).

[G] Filaments droits, unisériés, constitués de moins de 20 cellules ; diamètre : 5-10 µm. Gaine absente. Hétérocystes présents, terminaux, de diamètre 10-12 µm. Epiphytes ou intracellulaires de diverses diatomées

(1) Source non consultée. *Fide* Silva (1980).

planctoniques des mers chaudes ou tempérées (exceptionnellement : libres, dans le plancton). Genre exclusivement marin.

L'association de *Richelia* avec des diatomées planctoniques est exclusive : on ne leur connaît pas d'autres types d'hôtes, à l'exception d'une diatomée benthique (observation unique, non confirmée) ; cette association est aussi relativement spécifique puisqu'elle n'implique que quelques espèces de *Rhizosolenia* et, plus rarement, deux *Hemiaulus* et un *Chaetoceros*. On trouvera tous détails et références à ce sujet dans Sournia (1970) ou Taylor (1982). La concentration des Cyanophycées peut atteindre une dizaine de milliers de filaments par litre (Venrick, 1974). *Richelia* est également une fixatrice d'azote (Mague *et al.*, 1974) mais les bénéfices mutuels de l'association sont incertains (Weare *et al.*, 1974).

SP Une seule espèce (le type), qui devrait changer d'épithète si la synonymie très probable avec le « *Calothrix rhizosoleniae* » de Lemmermann (1899) pouvait être prouvée (cf. Sournia, 1970).

CLASSE

DES

DICTYOCHOPHYCÉES

Classe des Dictyochophyceae Silva, 1980

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

D'une importance et d'un intérêt paléontologique certains — ils sont apparus au Crétacé et ont culminé au Tertiaire avec une vingtaine de genres — les Dictyochophyceae ou silicoflagellés semblent ne plus être représentés aujourd'hui que par un genre unique et un très petit nombre d'espèces sinon une seule. Nous décrirons donc cette classe rapidement.

De taille plutôt petite, les silicoflagellés se caractérisent avant tout par la présence d'un squelette siliceux tubulaire et externe. Insistons sur ces deux points : les tubules sont creux (et non pleins, comme chez les Ebriacées), l'ensemble est extérieur au plasmalemme, même si des expansions cytoplasmiques donnent l'illusion d'un squelette interne. Le « flagelle », unique et antérieur, mériterait une autre désignation car il est dépourvu de microtubules et de racines flagellaires. On distingue habituellement dans le cytoplasme deux régions : l'une centrale, contenant le noyau (peu ou pas visible sur le vivant) et de nombreux dictyosomes, l'autre périphérique faite de trabécules et pseudopodes et d'îlots cytoplasmiques qui contiennent vacuoles et chloroplastes ; ceux-ci sont nombreux et discoïdes. Les pigments photosynthétiques sont les chlorophylles *a* et *c* et divers caroténoïdes. La nature des produits de réserve reste à déterminer (leucosine ?).

La reproduction asexuée est seule connue. En outre, on a vu apparaître, dans des cultures, des stades flagellés dépourvus de squelette.

Exclusivement planctoniques et marins, les silicoflagellés actuels sont, dans leur ensemble, cosmopolites. Cependant, chaque taxon dans une région donnée (espèce, variété, forme...) semble remarquablement sténotherme ; il en est de même des quelques clones que l'on a entretenus en laboratoire. Des concentrations relativement importantes, voire même des « eaux rouges » sont parfois signalées dans les eaux côtières (Norvège, Japon).

Ces protistes flagellés et chlorophylliens trouvent également place dans les classifications zoologiques. Dans le règne végétal, c'est avec les Chrysophycées qu'ils ont le plus d'affinités, notamment en ce qui concerne l'appareil plastidial (même ultrastructure, même pigments), mais plusieurs des caractères énumérés plus haut leur sont propres. Les silicoflagellés sont donc tantôt inclus dans la classe des Chrysophycées, tantôt considérés comme classe distincte, comme nous le faisons ici. La flore actuelle compte un seul ordre et une seule famille.

GUIDE BIBLIOGRAPHIQUE

Cytologie générale, morphologie du squelette :

Hovasse (1932b, 1946) ; Marshall (1934) ; Deflandre (1952b) ; Van Valkenburg & Norris (1970) ; Van Valkenburg (1971a-b, 1980).

Classification :

Schulz (1928) ; Gemeinhardt (1930) ; Marshall (1934) ; Frenguelli (1935) ; Deflandre (1950) ; Gaarder (1954b) ; Tsumura (1963) ; Glezer (1966) ; Loeblich III *et al.* (1968) ; Rivera (1969).

Ecologie :

Yanagisawa (1943) ; Nival (1965) ; Travers & Travers (1968) ; Tolomio (1976) ; Murray & Schrader (1983).

Catalogue des taxons :

Loeblich III *et al.* (1968) ; cette précieuse compilation reproduit les diagnoses et des descriptions de tous les taxons décrits jusqu'alors.

Paléontologie :

Deflandre (1952b) ; Lipps (1970) ; Martini (1977) ; Haq (1978).

Ordre des DICTYOCHALES Haeckel, 1894

[O] Protistes chlorophylliens, de petite taille, non coloniaux. Un flagelle unique, antérieur, dont la structure est aberrante. Un squelette externe, polygonal, fait de tubes siliceux creux. Habitat exclusivement planctonique et marin.

Famille des Dictyochaeae Lemmerman, 1901

[F] Diagnose de l'ordre.

La flore actuelle ne compte probablement qu'un seul genre, reporté sous divers synonymes.

DICTYOCHA Ehrenberg, 1837b Fig. 8-17

[dictuon : filet] Féminin.
Type : *D. fibula* Ehrenberg, 1839a.
Syn. : *Cannopilus* Haeckel.
Distephanus Stöhr.
Octactis Schiller.
Mesocena Ehrenberg, partim.
Réf. : Schulz, 1928. Gemeinhardt, 1930. Marshall, 1934. Gaarder, 1954b. Proshkina-Lavrenko, 1959. Tsumura, 1963. Glezer, 1966. Van Valkenburg & Norris, 1970. Van Valkenburg, 1971a-b. Toriumi in Anon., 1980.

[G] Cellules de petite ou moyenne taille (20-60 µm), solitaires. Squelette formé fondamentalement d'un anneau polygonal dit « basal » dont les angles, arrondis, portent le plus souvent des cornes ou épines et supportent souvent une ou plusieurs arcades ou bien un second anneau, plus petit, dit « apical ». Sur le vivant, pseudopodes rayonnants, extrêmement fins. Chloroplastes présents, à la périphérie de la cellule. Exclusivement marin.

Le nombre et le développement relatif des divers tubules ou expansions qui composent le squelette sont très variables (Hovasse, 1932b ; Frenguelli, 1935 ; Van der Spoel *et al.*, 1973 ; Boney, 1981 ; etc...). Or la taxinomie s'est basée exclusivement, jusqu'ici, sur ces caractères — ce que de nombreux auteurs, de Hovasse lui-même à Van Valkenburg, ont dénoncé. Cette taxinomie est donc foisonnante : on a longtemps distingué (et distingue encore parfois) trois à cinq genres dans le plancton actuel (Fig. 8) et la seule espèce *D. fibula* compte plus de vingt formes ou variétés... Les cultures en laboratoire, réalisées pour la première fois par Van Valkenburg & Norris (1970) ont enfin démontré expérimentalement combien cette conception est artificielle ; le même clone, en effet, peut produire des cellules que l'on attribuait auparavant à des genres distincts ! (Remarquons qu'une pareille mésaventure s'est produite pour un groupe de protistes animaux souvent récoltés et étudiés en même temps que le phytoplancton : les tintinnides).

Le genre *Distephanus*, encore retenu dans la monographie de Glezer mais considéré, subjectivement, comme un synonyme par la plupart des auteurs, doit être, de toutes manières, exclu objectivement puisqu'il est homonyme d'un nom de phanérogame publié antérieurement.

Dictyocha peut atteindre localement des concentrations assez fortes (plusieurs milliers de cellules par litre) ; des « eaux rouges » sont même connues (Tsujita, 1955).

[SP] Une seule espèce, ou deux ou trois, selon les auteurs. Insistons sur ce point : aux niveaux spécifique et infraspécifique, la classification des silicoflagellés nécessite une révision complète. Ce travail serait d'autant plus utile que c'est, précisément, à ces niveaux que se situe l'intérêt écologique de la classe et que l'on peut reconnaître des « indicateurs » très fiables (Murray & Schrader, 1983 ; G. Fryxell, en prép.).

CLASSE DES DINOPHYCÉES

Classe des Dinophyceae West & Fritsch, 1927

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Divers noms dérivés des racines grecques « dino- » (tournoyer), « péridino- » (tournoyer autour) ou « pyrrho- » (rouge, flamboyant), divers rangs taxinomiques de la famille à la classe, et quatre règnes (l'animal, le végétal, les Protistes et les Mésocaryotes) ont été attribués à ces micro-organismes que l'on appelle communément, en français, dinoflagellés ou péridiniens.

La taille de ces unicellulaires varie de quelques micromètres à quelques millimètres. Leurs cellules sont le plus souvent isolées mais quelquefois coloniales ; les quelques formes filamenteuses connues ne sont pas planctoniques. Ils sont autotrophes ou mixotrophes, mobiles ou non, planctoniques ou benthiques, libres (le plus souvent) ou symbiotiques ou parasites, enfin marins ou continentaux. On ne traitera ici, comme dans tout l'Atlas, que des genres représentés dans le plancton marin. Il est vrai que nombre de ceux-ci sont dépourvus de chlorophylle et devraient, de ce fait, être exclus du phytoplancton. Cependant, trop de cas restent litigieux, pour une raison ou pour une autre : (1) les auteurs ne précisent pas toujours, dans leurs descriptions, le contenu cytoplasmique ; (2) une cellule dite colorée n'est pas chlorophyllienne pour autant ; (3) des espèces non chlorophylliennes peuvent héberger des algues symbiotiques ou contenir des restes de proies végétales ; (4) on sait que, chez divers dinoflagellés au moins, la possession de chlorophylle n'exclut nullement la phagotrophie. Aussi ne tenterons-nous aucune ségrégation, mais indiquerons dans chaque cas la présence ou l'absence de chloroplastes — pour autant que ce caractère soit connu. Nous ne tenterons pas non plus d'exclure les organismes qui, bien que rencontrés dans le plancton, semblent d'origine benthique, parce que cette distinction est très floue — et que les travaux sur les dinoflagellés benthiques sont très peu nombreux. En revanche, nous laisserons de côté les parasites et les symbiontes, comme il était annoncé dans l'Introduction (une exception cependant : *Dissodinium*, p. 49).

Malgré la diversité des types d'organisation (Fig. 18) et le foisonnement des particularités morphologiques, les dinoflagellés, et particulièrement ceux du plancton marin, peuvent être caractérisés par l'ensemble des traits suivants :

— ils possèdent deux flagelles, bien différents l'un de l'autre par leur structure et leur orientation, l'un d'eux généralement logé dans un sillon équatorial de la thèque. Toutefois, chez une minorité de dinoflagellés, le cycle biologique est dominé par un stade immobile ; le stade mobile, pour fugace qu'il soit alors, n'en est pas moins caractéristique (dinospore) ;

— leur thèque ou « amphiesma » inclut souvent un système complexe de plaques cellulosiques ;

— leur noyau, toujours très développé, présente plusieurs caractères bactériens. Ses chromosomes demeurent condensés pendant l'interphase sous la forme de granulations qui sont visibles en permanence sous le microscope optique ; une capsule péri-nucléaire est éventuellement présente ;

— leurs pigments photosynthétiques, quand ils sont présents, comprennent, outre les chlorophylles *a* et c_2 (et c_1, exceptionnellement), d'abondants caroténoïdes qui donnent à la cellule sa teinte rouge-orangée

prédominante : carotène, péridinine, dinoxanthine et ses dérivés, pyrrhoxanthine et, accessoirement, fucoxanthine et autres (la présence de phycobilines est exceptionnelle ou douteuse). Les produits de réserve sont constitués d'amidon, qui est extra-plastidial, et de globules lipidiques.

Avant d'examiner en détail la morphologie externe (sur laquelle se base la classification), nous préciserons divers caractères cytologiques ou biologiques.

Les deux flagelles peuvent être insérés tous deux à l'avant de la cellule, l'un dirigé latéralement et l'autre antérieurement. Plus souvent, ils sont insérés vers le milieu du corps, l'un d'eux étant alors logé dans un sillon équatorial ou « cingulum » (voir plus loin). Le flagelle orienté transversalement — qu'il soit apical ou équatorial — a une apparence rubanée et vrillée, ce qui correspond à une ultrastructure complexe et encore controversée (cordon strié, mastigonèmes unilatéraux, etc...) ; les premiers auteurs avaient cru voir là une couronne de cils, d'où l'appellation de Cilioflagellés, mais il ne s'agit ni de cils, ni de membrane ondulante. Ce flagelle transversal fait tourner la cellule sur elle-même et contribue à la propulser en avant. Le second flagelle, quand il n'est pas inséré à l'apex, est logé, pour sa partie basale, dans un sillon longitudinal ou « sulcus » ; dirigé postérieurement, il exerce l'essentiel de l'effort de propulsion (mais un déplacement en « marche arrière » peut aussi s'observer).

Le noyau des dinoflagellés ne se singularise pas seulement par son aspect en microscopie photonique, mais aussi par son ultrastructure et sa composition biochimique (absence quasi générale d'histone), par le mode de séparation des chromosomes (sans fuseau ni centromères) et leur insertion sur la membrane nucléaire (non volutée pendant la division). Toutes ces particularités — seulement résumées ici — ont conduit à donner à cet organite le nom particulier de dinocaryon ou dinokaryon (E. Chatton) ou de mésocaryon (J. D. Dodge). Ce dernier auteur voit même dans les dinoflagellés une catégorie intermédiaire entre les Procaryotes et les Eucaryotes, celle des Mésocaryotes. Ajoutons qu'une dizaine d'espèces sont aujourd'hui connues pour posséder deux noyaux, l'un eucaryotique et l'autre dinocaryotique, dont les divisions sont à peu près synchronisées. L'interprétation de cette observation partage les théoriciens de la biologie cellulaire ; on a pu prouver, dans quelques cas au moins, que le noyau eucaryotique provient d'une algue symbiotique (Chrysophycée).

Le cycle biologique des dinoflagellés est indéniablement complexe, et ceci n'est pas un lieu commun, car (1) ce cycle inclut, au total, des stades morphologiques et biologiques très distincts, (2) une espèce donnée peut comporter des stades mobiles morphologiquement distincts, (3) un même type morphologique, mobile ou immobile, peut se rencontrer chez des espèces qui sont, par ailleurs, très éloignées. Chez les dinoflagellés actuels considérés dans leur ensemble, le cycle est dominé par un stade biflagellé ; la classification donnera donc priorité à celui-ci sur les éventuels stades immobiles (... sauf exception !). A l'inverse, les dinoflagellés fossiles se trouvent être, pour la plupart sinon tous, des kystes, les stades mobiles semblant ne pas supporter la fossilisation (exceptions possibles chez *Dinogymnium* et chez un *Leptodinium*) ; la classification paléontologique est donc, exclusivement, celle des stades enkystés. Or, la similitude entre ces microfossiles connus sous le nom d'hystrichosphères et les kystes de dinoflagellés actuels ne fait plus de doute depuis une vingtaine d'années et la germination de ces formes a été obtenue en laboratoire. D'où le problème d'une double nomenclature : biologique ou planctologique d'une part, paléontologique ou géologique d'autre part. Le Tableau III récapitule les équivalences actuellement établies.

Voici maintenant quelques données sur les principales étapes du cycle (mais rappelons que celui-ci n'est connu que chez une minorité d'espèces, et souvent fragmentairement).

— La division végétative est soit binaire, soit multiple. La thèque est, ou bien rejetée (avant ou après la division), ou bien conservée et, en ce cas, partagée obliquement.

— Dans tous les cas étudiés, à l'exception peut-être de la noctiluque, les dinoflagellés se sont avérés hermaphrodites. La sexualité a été mise en évidence chez un peu plus d'une vingtaine d'espèces marines ou continentales, avec, en général, homothallie et isogamie ; les gamètes peuvent être confondus avec les stades végétatifs mais sont plus petits et plus actifs. Le zygote est généralement mobile, de même aspect mais plus volumineux que le stade végétatif, et donne selon les cas : stades végétatifs, kyste de résistance ou kyste temporaire.

— Certaines espèces forment, par reproduction sexuée ou non, des kystes de résistance dont l'aspect

Tableau III. Résumé des correspondances, au niveau générique, entre les kystes de dinoflagellés et les stades végétatifs. Les synonymes sont en italiques. (La mention d'un genre dans l'une ou l'autre colonne n'implique jamais ce genre dans sa totalité, mais seulement l'une ou quelques-unes de ses espèces.)

KYSTE sédiments actuels et, éventuellement, fossiles	STADE VÉGÉTATIF plancton actuel
Achomosphaera	Gonyaulax
Ataxiodinium : voir Planinosphaeridium	
Baltisphaeridium (identité très incertaine)	?
Bitectatodinium	Gonyaulax
Brigantedinium	Protoperidinium
Calciodinellum	?
Caledonidinium (syn. de Bitectatodinium ?)	
Chytroeisphaeridia : voir Brigantedinium	
Dubridinium	Zygabikodinium Diplopsalopsis ?
Hemicystodinium : voir Polysphaeridium	
Hystrichosphaera : voir Spiniferites	
Hystrichosphaeridium : voir Baltisphaeridium, Operculodinium, Polysphaeridium et Spiniferites	
Impagidinium : voir Pentadinium	
Leipokatium	Protoperidinium
Lejeunecysta	Protoperidinium
Lejeunia : voir Lejeunecysta et Trinovantedinium	
Leptodinium (confusion possible avec *Impagidinium*)	?
Lingulodinium	Gonyaulax
Multispinula	Protoperidinium
Nematosphaeropsis	Gonyaulax
Omanodinium	Protoperidinium
Operculodinium	Protoceratium Gonyaulax ?
Pentadinium (exclusivement fossile)	Gonyaulax
Peridinium	Protoperidinium
Planinosphaeridium : voir Pentadinium	
Polysphaeridium	Pyrodinium
Quinquecuspis	Protoperidinium ?
Rottnestia (exclusivement fossile ?)	?
Spiniferites	Gonyaulax
Stelladinium	Protoperidinium
Tectatodinium	Gonyaulax
Trinovantedinium	Protoperidinium
Tuberculodinium	Pyrophacus
Votadinium	Protoperidinium
Xandarodinium	Protoperidinium

se rapproche ou bien diffère considérablement de celui des stades végétatifs correspondants, et qui se caractérisent par (1) une thèque organique non cellulosique, en une ou plusieurs enveloppes, très résistante aux agents chimiques (notamment, aux acides forts), calcifiée dans quelques cas, exceptionnellement silicifiée (chez quelques fossiles seulement) ; (2) un « archéopyle », ouverture par où s'échappera le protoplaste, selon un emplacement considéré comme taxinomiquement constant ; (3) éventuellement, les traces superficielles des différenciations que portait la cellule-mère (on parlera alors de para-tabulation, de para-plaques, de para-cingulum, etc...) ; (4) éventuellement, une surface granulée ou tuberculée ou épineuse.

Ces kystes sont voués à la sédimentation et peuvent subsister plus ou moins longtemps sur le fond avant de germer en un stade gymnodinioïde. Rappelons que c'est sous cette forme (principalement ou exclusivement) que sont connus les dinoflagellés fossiles, depuis le Jurassique couramment et le Silurien ponctuellement. Enfin, il semble que peu de représentants de la flore actuelle produisent ce stade ; ils appartiennent presque tous à l'ordre des Peridiniales et, en particulier, à quelques-unes des nombreuses espèces des genres *Gonyaulax* et *Protoperidinium*.

— Entre les « kystes » proprement dits, tels que définis ci-dessus, des stades immobiles plus ou moins mobiles peuvent apparaître à diverses phase du cycle, souvent par abandon de la thèque de la cellule végétative (« ecdysis ») ; leur existence est ordinairement fugace.

Les chloroplastes, en nombre et forme variable selon les genres et les espèces, dans une enveloppe à trois membranes, ont leurs thylakoïdes groupés par trois en lamelles grossièrement parallèles. Les pyrénoïdes, si présents, sont de divers types ; intralamellaires ou pédonculés, ils sont toujours associés aux chloroplastes.

La plupart des dinoflagellés possèdent des trichocystes (bâtonnets paracristallins, propulsables par un jeu de filaments protéiques), pour lesquels divers rôles ont été envisagés : sensibilité mécanique, attaque, défense, osmorégulation. Deux autres types d'organites éjectiles, à ne pas confondre avec les précédents, peuvent se rencontrer : d'une part, des mucocystes (corps polyédriques assimilables à des sécrétions et qui, sur les cellules, forment des amas muqueux), d'autre part, des nématocystes (corpuscules fusiformes contenant un long filament spiralé ou plusieurs bâtonnets), rappelant les cnidocytes des coelentérés ; les mucocystes semblent assez répandus mais les nématocystes ne sont connus actuellement que chez deux ou trois genres de l'ordre des Gymnodiniales. Les pusules, organites propres à cette classe, se comportent comme des vacuoles pulsatiles permanentes situées à la base des flagelles, à rôle plutôt osmorégulateur que digestif. Enfin, des différenciations particulières, rares ou très rares, seront mentionnées dans le cours du texte, on peut les récapituler ici, sans ordre : cytostome, myofibrilles, pseudopodes, stomatopode, velum, tentacule, écailles organiques (sur les flagelles ou sur la thèque), corpuscules bioluminescents, capsule périnucléaire, tache oculaire (stigma), ocelloïde, squelette interne, rhabdosomes, suçoir...

Ce le voit donc, les dinoflagellés possèdent plusieurs caractères manifestement « animaux » : hétérotrophie fréquente, organites éjectiles ou préhensiles, motilité, etc... Pour plusieurs auteurs, il s'agit là de protozoaires. Cette ambiguïté pose malheureusement des problèmes tout à fait pratiques puisque les règles de nomenclature respectives de la zoologie et de la botanique diffèrent sur plusieurs points. Le choix, pour nous, est clair : phycologistes et phytoplanctologistes, nous considérerons tous les genres ici examinés, même ceux dépourvus de chlorophylle, comme des algues. Ce n'est pas là prétendre aveuglément que « les dinoflagellés sont des végétaux », mais seulement faire choix d'une légitimité — puisqu'un choix s'impose.

Les dinoflagellés peuplent toutes les eaux, douces ou marines ; il est exceptionnel qu'un échantillon prélevé quelque part dans le vaste océan ne contienne pas, au moins, quelques-uns d'entre eux. Leur importance quantitative est néanmoins très variable. Que l'on pense, en effet, d'une part au peuplement très clairsemé (quelques cellules par mètre cube) de ces Dinophysacées des mers chaudes, d'autre part aux pullulations monospécifiques (plusieurs millions de cellules par litre), parfois toxiques, des genres *Gonyaulax*, *Gymnodinium* et autres. Il est certain que le large éventail de leurs dimensions, de leurs morphologies et de leurs métabolismes confère à ces protistes, pris dans leur ensemble, une grande polyvalence écologique.

MORPHOLOGIE ET CLASSIFICATION

Jusqu'à maintenant, les dinoflagellés ont été classés essentiellement selon : d'une part, la forme de la cellule et de ses appendices éventuels, d'autre part, le nombre et la disposition des plaques cellulosiques lorsque celles-ci sont présentes ; les caractères biologiques tels que le mode de vie et les motilité interviennent très accessoirement ; les études biochimiques et génétiques n'ont pas encore retenti sur la classification. Comme pour tant d'autres groupes de protistes donc, la variabilité morphologique constitue à la fois l'outil et — le cauchemar du systématicien. Le danger, ici comme ailleurs, est que la classification devienne une fin en soi, un luxe, un ésotérisme, au lieu de contribuer au développement de la science du

Vivant. Ceci dit, notre ambition n'est pas de bâtir une nouvelle taxinomie, mais de fournir un guide dans l'imbroglio actuel (1)

La thèque des dinoflagellés, malgré sa variabilité de détail, présente une unité de structure qui la distingue des parois des autres classes d'algues. Le nom d'amphiesma (en grec : vêtement) qui lui avait été assigné spécifiquement au siècle dernier par F. Schütt est donc justifié et devrait être utilisé chaque fois qu'il est question des dinoflagellés en tant que catégorie protistologique distincte des autres ; le terme de thèque, lui, est tout à fait général mais nous l'emploierons souvent, par simple commodité. L'amphiesma comprend, de l'extérieur vers l'intérieur :

— une membrane externe continue (qui est le plasmalemme, selon la majorité des auteurs) ;

— une couche vésiculaire (ici, une controverse : vésicules vraies ou superposition de deux membranes incomplètes ?) qui inclut éventuellement un matériel cellulosique. Celui-ci peut consister en vagues différenciations amorphes, ou en très fines plaquettes hexagonales toutes semblables (argyrome) ; dans la plupart des cas (dinoflagellés « cuirassés »), ce seront les plaques cellulosiques, si variables en nombre, contour, dimensions et ornementation (pores, épines, crêtes lamellaires, réticulation, ailettes, collerettes). Ces plaques sont séparées les unes des autres ou chevauchantes, ménageant dans les deux cas des zones de croissance ; parfois, une véritable croissance intercalaire donne lieu à des bandes striées entre les plaques (stades mégacytiques). Le nombre et la disposition mutuelle des plaques constituent la « tabulation » de l'organisme ;

— (généralement) une pellicule interne continue et fibreuse, de composition variable mais non cellulosique, souvent très résistante. Si la cellule vient à perdre sa cuirasse cellulosique (par « ecdysis »), cette couche demeure, d'où une confusion fréquente avec les kystes. Précisons donc que la pellicule interne, à la différence des kystes, n'est pas operculée et ne porte pas d'épines ni d'autres excroissances ;

— (généralement) un système de vacuoles et de microtubules ;

— (selon certains auteurs seulement) le plasmalemme, si celui-ci n'est pas extérieur à l'amphiesma.

Ainsi s'estompe la discrimination entre dinoflagellés « nus » et « cuirassés ». Les techniques de coloration et, surtout, la microscopie électronique (assortie d'ombrage et de cryodécapage) ont montré qu'aucun dinoflagellé n'est vraiment nu : même les formes que l'on supposerait telles au premier examen possèdent un revêtement complexe et il se peut que, même lorsqu'elle ne contient ni plaques ni plaquettes, la couche vésiculaire ne soit pas « vide ». Il demeure vrai que les organismes dépourvus d'une cuirasse sont fragiles et déformables, ce qui laisse peser des doutes sur la validité de certains genres.

Concernant l'orientation de l'organisme (Fig. 19-20), et la nomenclature de ses différentes parties, les conventions sont les suivantes. L'**avant** est indiqué par la direction vers laquelle se meut la cellule (les cellules non flagellées n'ont ni avant, ni arrière). L'axe antéro-postérieur est également considéré comme longitudinal. La partie la plus antérieure est dite **apicale** (son extrémité est l'**apex**), la partie la plus postérieure **antapicale** (son extrémité étant l'**antapex**). Lorsque les deux flagelles ont insérés près d'une extrémité (et non médialement), il s'agit, sauf exception, de l'extrémité apicale. Lorsque les deux flagelles sont insérés médialement ou antéro-médialement, leur insertion détermine (par convention !) la **face ventrale** — et une **face dorsale** qui lui est opposée. Des deux sillons qui creusent généralement la cellule, le sillon longitudinal est le **sulcus** (latin : sillon) et le sillon transversal est le **cingulum** (latin : ceinture) ou ceinture. Le sulcus, le moins développé des deux sillons et parfois rudimentaire, ne se voit que sur la face ventrale et surtout dans la moitié postérieure de celle-ci ; dans quelques cas, il se prolonge vers l'avant, atteignant ou non l'apex qu'il peut entourer d'une boucle (acrobase). Le cingulum, sauf exception, part du côté gauche de la cellule (il est donc habituellement sénestre ou sénestrogyre, exceptionnellement dextre ou dextrogyre) pour se terminer après un tour complet (exceptionnellement : moins d'un tour ou bien plusieurs tours) sur le côté droit ; il est dit **fermé** si les deux extrémités se rejoignent à la même hauteur, **ouvert** ou **déplacé** si elles sont décalées et, en ce cas, **descendant** (cas général) lorsque l'extrémité est plus postérieure que l'origine ou **ascendant** losqu'elle est plus antérieure. Il peut arriver que le cingulum soit très déplacé et

(1) Dans le cours de la rédaction de ce chapitre, diverses modifications taxinomiques (innovations ou rectifications) se sont avérées nécessaires et ont fait l'objet d'une publication séparée (Sournia, 1984) ; l'Atlas ne contient lui-même aucune innovation taxinomique.

que son extrémité se trouve reportée à la gauche de son origine : on peut alors le dire **croisé**. Enfin, le cingulum est plus ou moins large ou resserré, selon la distance qui sépare ses deux bords antérieur et postérieur ; il peut être de niveau avec le reste de la thèque (**planizone**) ou bien creusé en gouttière (**cavizone**). Les deux flagelles sont insérés plus ou moins près l'un de l'autre, le transversal un peu plus antérieurement que le longitudinal. Les deux parties de la cellule séparées par le cingulum sont appelées **épicône** ou **épisome** ou **épithèque** pour la partie antérieure et **hypocône** ou **hyposome** ou **hypothèque** pour la partie postérieure. Lorsque l'amphiesma est divisé en deux moitiés selon un plan longitudinal, ces deux moitiés sont appelées **valves** et considérées comme droite et gauche, la moitié droite étant celle qui se trouve le plus indentée par le sulcus (ou le moins, selon certains auteurs).

Tableau IV. Les ordres de la classe des Dinophycées.

Ordre	Thèque	Sillons	Flagelles	Chlorophylle	Particularités
PERIDINIALES	sans plaques	absents	2 (antérieurs ou sub-apicaux)	–	squelette interne tubulaire siliceux
DESMOMONADALES	sans plaques	absents	2 (apicaux)	+	
PROTASPIDALES	sans plaques	sulcus	2 (sub-apicaux)	–	
DICTYOCHINALES	sans plaques ; déformable	rudimentaires ou absents	2 (médio-postérieurs)	–	« tentacule » postérieur
PROROCENTRALES	2 valves latérales, plaquettes apicales	absents	2 (apicaux)	+	
DINOPHYSALES	plusieurs séries de plaques et suture longitudinale	cingulum antérieur et sulcus	2 (avec collerettes et ailettes)	+ / –	spécialisations morphologiques ; + / – phaeosomes
ACTINISCALES	sans plaques	cingulum ; sulcus ?	?	+ / –	squelette interne
DINOTRICHALES	(stade benthique filamenteux + spores planctoniques gymnodinioïdes)				
DINAMOEBALES	(stade amoeboïde + kyste + spores planctoniques gymnodinioïdes)				
DINOCOCCALES (incl. Dinocapsales)	(stade coccoïde libre ou épiphyte + spores de divers types)				
PYROCYSTALES	(kystes de formes diverses, libres ou parasites + spores de divers types)				
BRACHYDINIALES	sans plaques	cingulum ; sulcus ?	un seul ?	+	« bras » mobiles
NOCTILUCALES	sans plaques ; déformable	modifiés ou réduits ou absents	modifiés ou réduits ou absents	–	myofibrilles ; + / – cytostome, tentacule, coque, velum, etc.
GYMNODINIALES	sans plaques mais + / – fine réticulation ; souvent déformable	cingulum ; sulcus	2	+ / –	+ / – tentacule, ocelloïde, nématocystes, etc.
PERIDINIALES	plusieurs séries de plaques (sans suture longitudinale)	cingulum ; sulcus	2	+ / –	+ / – épines, cornes, etc.
THALASSOMYCETALES, BLASTODINIALES, SINDINIALES, COCCODINIALES	parasites (non traités dans cet Atlas)				
ZOOXANTHELLALES	endosymbiotiques (non traités dans cet Atlas)				

Pour ce qui est des grandes hiérarchies de la classification, nous retenons ici 20 ordres dont 5, parasites ou symbiotiques, sortent du cadre que nous nous sommes fixé. Les 15 ordres concernés sont énumérés et caractérisés dans le Tableau IV. Sans être véritablement « originale » au sens familier du terme, cette classification nous est néanmoins personnelle dans la mesure où un certain nombre de positions ont été prises parmi les options qui, sur un point ou sur un autre, partagent actuellement les spécialistes. Ainsi, les dinoflagellés constituent ici une classe, et une seule ; la séparation classique entre Adinophycées ou Adiniférées ou Adinides ou Desmophycées ou Desmokontées (flagelles apicaux) d'une part et Diniférides ou Diniférées ou Dinophycidées ou Dinophycées *sensu stricto* d'autre part (flagelles médians ou antéro-médians) n'est pas maintenue ; on ne distingue non plus aucune sous-classe au sein de la classe ; enfin, les Ebriédiens forment ici un ordre dans la classe des dinoflagellés. Sur divers points précis, à divers rangs de la taxinomie, des innovations nomenclaturales ont dû être introduites (mais ont fait l'objet d'une courte publication séparée).

Nous nous sommes efforcé de disposer ces ordres de manière telle que le voisinage de deux quelconques d'entre eux implique toujours une ressemblance. Cependant, la séquence qui en résulte ne prétend à aucune signification phylogénétique. Les dinoflagellés « nus » sont-ils plus primitifs que les « cuirassés » ? Quelle est la valeur évolutive du mode d'insertion des flagelles (insertion apicale ou médiale, ou encore postérieure) ? Chez les formes tabulées, l'évolution se fait-elle par fusion ou par division des plaques ? Nous laissons toutes ces questions de côté, mais fournissons plus loin quelques références bibliographiques à ce sujet.

TECHNIQUES MICROSCOPIQUES

Rappelons tout d'abord que la composition qualitative d'un échantillon est déterminée, dans une large mesure, par le mode d'échantillonnage choisi — cette règle s'appliquant d'ailleurs à l'ensemble du phytoplancton marin. Par exemple, une récolte au filet peut livrer des espèces très rares qu'on a peu de chances de capturer dans une prise d'eau ponctuelle, mais ce mode de pêche aura laissé échapper la majorité des formes nannoplanctoniques et, d'autre part, aura pu déformer des organismes plus gros mais fragiles jusqu'à les rendre méconnaissables.

L'observation *in vivo* a l'immense avantage de montrer les dinoflagellés en déplacement et, éventuellement, leur comportement alimentaire et leur division ; elle est indispensable dans le cas des thèques les plus fragiles (si les déplacements eux-mêmes nuisent à l'observation, on peut les ralentir par le froid ou par un agent chimique). Le plus souvent, cependant, les nécessités du travail imposeront de fixer et de conserver le matériel, ce pour quoi le formol neutre donne satisfaction ; le glutaraldéhyde lui est préféré par certains ; le lugol est plutôt délaissé car il obscurcit et peut déformer les cellules.

Très souvent, l'identification générique et spécifique repose sur l'observation de la forme extérieure, de la taille et des proportions, sans recours à aucune technique particulière. Cependant, la majorité des dinoflagellés dits cuirassés requièrent, au moins lors de la première « rencontre », la connaissance des détails de la tabulation. A cette fin, on dispose de divers moyens :

— simple dessication, quelquefois ;
— éclairages microscopiques particuliers (interférence, contraste de phase) ;
— séparation des plaques sous l'action d'une goutte d'eau de Javel au bord de la lamelle ;
— coloration chimique : le bleu Trypan, le bleu de crésyle et le lugol sont d'emploi simple. La technique de Chatton et les deux techniques de Von Stosch sont plus délicates (voir références plus bas) ;
— plasmolyse du corps cellulaire ou son oxydation par l'ultra-violet ou l'eau oxygénée, ou les deux.

Il est recommandé d'examiner tout dinoflagellé inconnu sous divers angles en le faisant pivoter sur lui-même entre la lame et la lamelle — sans confondre, dans l'interprétation des diverses images obtenues, les faces ventrale et dorsale, les côtés gauche et droit.

La microscopie en fluorescence est d'une grande utilité pour distinguer les formes chlorophylliennes des hétérotrophes. En revanche, si le microscope électronique à balayage peut rendre des services inestima-

bles, son emploi est beaucoup moins généralisable ici qu'il ne l'est, par exemple, dans l'étude des diatomées.

GUIDE BIBLIOGRAPHIQUE

Caractères généraux, cytologie, biologie :

Biecheler (1952), Chatton (1952), Loeblich (1967, 1976), Bourrelly (1970), Dodge (1971, 1973), Von Stosch (1972), Sarjeant (1974), Dürr (1979a), Steidinger & Cox (1980), Taylor (1980).

Morphologie, classification générale, phylogénie :

Lindemann (1928), Schiller (1931, 1937), Chatton (1952), Bourrelly (1970), Loeblich (1970, 1976, 1982), Dodge & Crawford (1970), Dodge (1971), Dürr & Netzel (1974), Gocht & Netzel (1974), Evitt *et al.* (1977), Cox (1978), Balech (1980b), Taylor (1980), Bujak & Williams (1981), Dodge (1983b).

Identification des genres et espèces du plancton marin :

La dernière monographie à l'échelle mondiale est celle de Schiller (1931, 1937) ; elle contient des erreurs de diverse nature et elle a, inévitablement, vieilli, mais demeure indispensable. Tous les autres ouvrages sont délibérément régionaux, les plus notoires étant les suivants : Kofoid & Swezy (1921), Kofoid & Skogsberg (1928), Lebour (1925), Kisselev (1950), Balech (1962, 1967a, 1971a, 1976b), Steidinger & Williams (1970), Drebes (1974), Taylor (1976), Dodge (1982). Une liste plus détaillée est fournie par Sournia (1978b).

« Eaux rouges » :

Rounsefell & Nelson (1966), Adachi (1972), LoCicero (1975), Anon. (1979-84), Taylor & Seliger (1979), Lassus (1980), Adachi & Irie (1981), Steidinger (1983), Taylor (sous presse).

Techniques microscopiques et coloration :

Chatton & Lwoff (1930), Von Stosch (1969a, 1973, 1974), Taylor (1978), Dale (1979), Steidinger (1979).

Kystes actuels, dinoflagellés fossiles :

Deflandre & Deflandre-Rigaud (1943-66), Evitt (1961), Wall (1965), Wall & Dale (1966, 1968b) ; Wall *et al.* (1967), Reid (1974, 1977), Sarjeant (1974, 1982), Lentin & Williams (1975), Evitt *et al.* (1977), Williams (1977, 1978), Stover & Evitt (1978), Harland (1982, 1983), Dale (1983). Description morphologique et nomenclature des kystes : Williams *et al.* (1973), Sarjeant (1982), Bujak & Davies (1983).

Répertoires des noms taxinomiques :

Pour les genres actuels : Loeblich Jr & Loeblich III (1968-74), Silva (1979).
Pour les espèces et taxons infraspécifiques actuels publiés depuis Schiller : Sournia (1973-82).
Pour les genres et espèces fossiles : Lentin & Williams (1981).

NOTES SUR LA PRÉSENTATION DES GENRES

La présentation de chacun des genres est conforme au plan suivi d'un bout à l'autre de cet ouvrage (Tableau II, p. 11). En outre, dans le cas des dinoflagellés, on voudra bien tenir compte des remarques suivantes :

— Nom du genre : on en trouvera, si nécessaire, la justification (homonymies, synonymies) dans les catalogues de Loeblich Jr & Loeblich III (1968-74), de Sournia (1973-82) et de Silva (1979) ou dans la liste de Sournia (1984).

— Espèce-type : telle qu'indiquée par l'auteur du genre ou, à défaut, telle que désignée postérieurement par Loeblich Jr & Loeblich III (1968-74). Les cas particuliers sont mentionnés.

— Réf. : malgré ses imperfections et son ancienneté, la monographie de Schiller (1931-37) demeure, une fois sur deux, l'outil à utiliser en premier lieu dans la recherche du nom spécifique — à moins que l'on ne soit déjà bien documenté sur le genre en question. Cette référence ne sera pas rappelée.

Ordre des EBRIALES Hönigberg *et al.*, 1964

[O] Thèque légère, apparemment dépourvue de plaques. Sillons absents. Un squelette interne siliceux composé de tubes pleins. Flagelles insérés assez antérieurement ou sub-apicalement, de longueur et d'orientation différente (on ne sait si leurs structures diffèrent aussi). Locomotion « désordonnée », par rotations successives. Chloroplastes absents. Ordre exclusivement marin.

L'inclusion de cet ordre parmi la classe des dinoflagellés est controversée. Les deux arguments de poids, auxquels nous cédons ici, sont : présence d'un dinocaryon et de deux flagelles différents. Pour la nomenclature des divers éléments du squelette, que nous ne détaillerons pas, voir Hovasse (1932b, 1943) ou Deflandre (1952a).

Ces protistes, très abondants et diversifiés au Tertiaire (cf. Deflandre, 1952a) ne sont plus connus actuellement que par quelques formes sporadiques mais qui peuvent, localement, abonder. Nous réunissons dans une famille unique les deux seuls genres actuels, si ressemblants, *Ebria* et *Hermesinum*. En revanche, les *Actiniscus* et genres voisins, qui possèdent un squelette interne mais aussi deux sillons, seront placés tout à fait ailleurs (p. 44).

Famille des Ebriaceae Lemmermann, 1901

[F] Diagnose de l'ordre.

EBRIA Borgert, 1891 Fig. 22-23, 32

[*ebrius* : ivre] Féminin.
Type : *E. fornix* (Möbius) Borgert, 1891.
Syn. : *Plectanium* Haeckel, partim.
Réf. : Schulz, 1928. Gemeinhardt, 1930. Hovasse, 1932a-b, 1943. Deflandre, 1952a. Proshkina-Lavrenko, 1959. Tsumura, 1963.

[G] Cellules globuleuses ou ovoïdes, diamètre 20-40 µm. Squelette à symétrie ternaire, formant des alvéoles ou fenêtres arrondies, l'ensemble constituant une sorte de nacelle. L'insertion (plutôt antérieure) et la direction des flagelles sont à préciser. Reproduction par division et par bourgeonnement.

Un nom de radiolaire, *Plectanium*, a parfois été utilisé pour désigner ce dinoflagellé. Une particularité cytologique, par ailleurs, est remarquable : la présence de 2 à 5 noyaux au lieu d'un seul (M. Elbrächter, comm. pers.).

[SP] Une seule espèce, cosmopolite (qui doit s'appeler *E. tripartita*, pour raison de synonymie). Le taxon créé par Hada (1967) sous le nom d'*E. longispina* ne possède pas les caractères du genre.

HERMESINUM Zacharias, 1906 Fig. 24-25, 33-34

[dédié au Dr O. Hermes] Neutre.
Type : *H. adriaticum* Zacharias, 1906.
Syn. : ? *Hermesinella* Deflandre.
Réf. : Hovasse, 1931, 1932a-b, 1934, 1943. Frenguelli, 1938. Deflandre, 1952a. Hargraves & Miller, 1974. Proshkina-Lavrenko, 1959.

[G] Cellules grossièrement losangiques, aux extrémités antérieure et postérieure pointues. Hauteur : 35-50 µm. Squelette très dissymétrique, comportant un tube axial antéro-postérieur qui se divise en trois branches vers le milieu de la cellule. Cytoplasme coloré en jaune-rosé (mais sans chloroplastes).

Hermesinella est un genre fossile très voisin, dont une espèce-relique a été mentionnée une fois dans le plancton marin (Frenguelli & Orlando, 1958).

[SP] Deux espèces, dont la principale (*H. adriaticum*) se rencontre sur les côtes et dans les estuaires des mers tropicales ou tempérées.

Ordre des DESMOMONADALES Pascher, 1914

[O] Cellules ovoïdes, de petite taille (moins de 40 µm). Flagelles insérés apicalement et orientés perpendiculairement l'un à l'autre. Sillons absents. Parois cellulosiques mais sans tabulation apparente. Chloroplastes présents.

Cet ordre compte un très petit nombre de représentants, tous mal connus et très rarement signalés. L'étymologie (desmo- : lien) fait allusion, selon Pascher, aux flagelles qui auraient tous deux l'aspect d'un ruban ou d'un cordon ; ce point est à vérifier. Les classifications disponibles introduisent à peu près autant d'ordres et de familles qu'il y a d'espèces... Nous simplifions en englobant ici l'ordre des Desmocapsales et en ne retenant que deux familles.

Famille des Haplodiniaceae Lindemann, 1928

F Diagnose de l'ordre.

Nous incluons ici la famille des Desmomatigaceae. Le genre *Adinomonas* est, par ailleurs, traité avec les dinoflagellés douteux (p. 97).

HAPLODINIUM Klebs, 1912 Fig. 26

[haplos : simple ; dino-] Neutre.
Type : *H. anjoliense* Klebs, 1912.
Réf. : Subrahmanyan, 1966.

G Cellule arrondie ou ovoïde, plus ou moins comprimée latéralement ; longueur 20-40 µm. Flagelle transversal onduleux ou vrillé. Vacuole pulsatile présente. Deux ou nombreux chloroplastes.

Ce genre est très rarement signalé et son étude cytologique complète reste à faire.

SP Une espèce d'eaux saumâtres (le type) et trois espèces marines ; celles-ci, assez douteuses, différeraient les unes des autres par la taille et la forme générale.

PLEROMONAS Pascher, 1914 Fig. 27

[pleros : rempli ; monas ou *monas* : solitaire, unité] Féminin.
Type : *P. erosa* Pascher, 1914.

G Cellule ovoïde mais tronquée à l'avant au niveau de l'insertion des flagelles, cette insertion se faisant dans une sorte d'auge. Flagelles tous deux en ruban ou en cordon. Paroi continue, fine, cellulosique. Un gros chloroplaste brun remplissant presque toute la cellule.

La publication originelle ne comportait pas d'illustration : celle-ci devait être fournie plus tard, par Pascher, mais dans la monographie de Schiller (1931). Aucune mention, semble-t-il, depuis lors. Ici aussi, l'étude fine reste à faire.

SP Une seule espèce, le type, que l'on suppose marine.

Famille des Desmocapsaceae Pascher, 1914

F Diagnose de l'ordre, avec en outre : stade palmelloïde composé de cellules chlorophylliennes immobiles réunies dans un mucus. Les cellules flagellées, caractéristiques de l'ordre, sont pourvues d'une tache oculaire. Un seul genre, qui est marin.

DESMOCAPSA Pascher, 1914 Fig. 31

[desmo- : lien ; *capsa* : boîte] Féminin.
Type : *D. gelatinosa* Pascher, 1914.

G Caractères de la famille. Exclusivement marin. A noter que d'autres dinoflagellés peuvent constituer des colonies muqueuses (voir, par exemple *Gloeodinium*, p. 46). Pour l'illustration, même remarque qu'au sujet de *Pleromonas*.

SP Une seule espèce (le type, dont le stade palmelloïde était épiphyte sur des Rhodophycées), très rarement signalée depuis Pascher.

Ordre des PROTASPIDALES
A. R. Loeblich III, 1970

O Cellules de petite taille (30 µm maximum), allongées, comprimées dorso-ventralement. Les deux flagelles sont insérés sub-apicalement, l'un libre et dirigé vers l'avant, l'autre inséré dans un long sulcus et dirigé vers l'arrière. Amphiesma très mince, sans tabulation apparente. Division longitudinale (et non oblique). Chloroplastes absents.

Cet ordre renferme essentiellement une famille et un genre, que leur auteur avait initialement placés parmi les Euglèniens. Nous insérons, en outre, avec réserves, l'énigmatique genre *Entomosigma* qui constitue, à lui seul, une famille de position incertaine.

Famille des Protaspidaceae Skuja, 1939

F Diagnose de l'ordre.

PROTASPIS Skuja, 1939 Fig. 29, 51

[prôtos : premier, primitif ; aspis : bouclier] Féminin.
Type : *P. glans* Skuja, 1939 (eau douce).

G Petites cellules (30 µm au plus) plus hautes que larges et légèrement aplaties. Thèque plus ou moins

déformable. Long sulcus rectiligne et longitudinal. Vacuoles pulsatiles présentes ; pseudopodes fréquents, au voisinage du sulcus.

SP Deux espèces d'eaux saumâtres, la première espèce véritablement marine a été décrite par Norris (1961).

Famille des Entomosigmataceae Chatton, 1952
(incertae sedis)

F Petites cellules piriformes, sans tabulation apparente ; extrémité antérieure acuminée en rostre ou tentacule. Un sillon longitudinal sinueux (sulcus ?). Deux flagelles, insérés près de l'extrémité antérieure, orientés différemment l'un de l'autre.

Le genre unique *Entomosigma* est l'un des plus litigieux du nannoplancton marin (voir ci-dessous).

ENTOMOSIGMA Schiller, 1925a Fig. 30

[entomos : entaillé ; sigma : la lettre grecque sigma (primitivement sigmoïde)] Neutre.
Type : *E. peridinioides* Schiller, 1925a.
Réf. : Throndsen, 1983.

G Petites cellules piriformes, longueur 12-16 µm. La partie antérieure peut être dite ou bien bifide, ou bien pointue et prolongée d'un court tentacule. Une sorte de long sulcus légèrement sinueux, s'ouvrant peut-être par un entonnoir comme celui des Cryptomonadines. Deux flagelles : l'un dans le sulcus, l'autre transversal mais libre, beaucoup plus long. Noyau peu visible, central. Chloroplastes absents. Habitat marin ou saumâtre.

L'organite décrit par Schiller comme un gros chloroplaste brun est, en fait, un corps de réserve (M. Eibrächter, comm. pers.).

SP L'espèce-type n'a été que très rarement signalée après Schiller. Sa description ne permet pas même d'assurer qu'il s'agit bien d'un dinoflagellé. Les deux autres espèces décrites (Conrad, 1939 ; Hada, 1967) sont très différentes, l'une très douteuse également (Conrad, 1939), l'autre probablement atribuable à un genre tout différent. *Chattonella* (voir p. 101).

Ordre des OXYRRHINALES Sournia, 1984

D Cellules sub-ovoïdes, tronquées et dissymétriques dans la partie postérieure, de petite taille. Thèque déformable, sans tabulation visible. Sillons rudimentaires ou absents. Deux flagelles, insérés médio-postérieurement, libres, différant l'un de l'autre par leur structure et leur orientation. Une protubérance, dirigée postérieurement, considérée comme un tentacule. Chloroplastes absents.

Cet ordre ne contient actuellement qu'une seule famille et un seul genre, qui est marin. La description ci-dessous met en évidence plusieurs particularités qui, non seulement, justifient la reconnaissance d'un ordre distinct parmi les dinoflagellés, mais aussi révèlent certaines affinités avec d'autres classes de protistes (cf. Sournia, 1984).

Famille des Oxyrrhinaceae Sournia, 1984

F Diagnose de l'ordre.

OXYRRHIS Dujardin, 1841 Fig. 28, 35-36

[oxus : aigu ; rhis : nez ; ou : oxurrhis : nez pointu] Féminin.
Type : *O. marina* Dujardin, 1841.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Hall, 1925. P. A. Dangeard, 1938. Osorio Tafall, 1946. Dragesco, 1952. Dodge & Crawford, 1971, 1972. Clarke & Pennick, 1976.

G Cellules sub-ovoïdes, entamées par une large dépression dissymétrique que l'on considère comme postéro-ventrale ; longueur 10-45 µm (le plus souvent 20-25 µm). Thèque mince et déformable, sans ornementation ni tabulation visibles, couverte (ainsi que les flagelles) d'écailles spiralées visibles seulement en microscopie électronique (diamètre de ces écailles : 0,2 µm). Sillons rudimentaires ou indistincts ou absents (voir plus bas). Un tentacule lobé ou tubulaire, dirigé postérieurement. Deux flagelles, insérés de part et d'autre du tentacule et dirigés postérieurement, conformes par leur structure et leur mouvement à l'organisation-type des dinoflagellés, mais non inclus dans des sillons. Noyau (dinocaryon) antérieur ; pusules, exceptionnellement ici, absentes ; trichocystes très nombreux. Chloroplastes absents. Genre exclusivement marin, surtout côtier.

Si l'appartenance de cet organisme aux dinoflagellés ne fait plus de doute pour les auteurs contemporains, sa situation taxinomique dans cette classe et son interprétation morphologique restent tout à fait énigmatiques. Il n'est pas assuré qu'*Oxyrrhis* soit, comme le disaient les premiers auteurs, un dinoflagellé « primitif ». Quant à son organisation, il nous paraît hasardeux, sinon fantaisiste, de parler d'épisome et d'hyposome, d'appeler sulcus l'échancrure postérieure et cingulum le rebord supérieur de celle-ci... Quelques caractères addi-

tionnels sont à noter : les chromosomes apparaissent ici moins condensés qu'ils ne le sont d'ordinaire chez les dinoflagellés ; la cellule renferme des inclusions paracristallines fusiformes non identifiées ; la présence d'écailles, si elle ne constitue pas un fait unique, n'en est pas moins exceptionnelle dans cette classe ; l'absence de pusules, enfin, est remarquable.

SP Deux espèces sont aujourd'hui à considérer. Il existerait en effet, outre l'espèce-type, une *O. tentaculifera* dont le tentacule est tubulaire et sert à la capture des proies (Conrad, 1939) ; l'autonomie de ce taxon est à confirmer. Dans les deux cas, l'habitat est littoral ou saumâtre.

Ordre des PROROCENTRALES Lemmermann, 1910

O Cellules plutôt petites. Deux flagelles, insérés apicalement et dirigés perpendiculairement l'un à l'autre. Thèque constituée essentiellement de deux moitiés accolées, les valves, considérées comme droite et gauche ; en outre, un assemblage de très petites plaques apicales. Sillons absents. Chloroplastes présents.

Cet ordre est traditionnellement considéré comme « primitif », mais Dodge (1983b) vient de contester ce dogme. Aucun indice paléontologique n'est disponible à ce sujet, aucun kyste (fossilisé pas plus qu'actuel) n'ayant, à ce jour, été identifié.

L'ordre ne contient qu'une famille et deux genres.

Famille des Prorocentraceae Stein, 1883

F Diagnose de l'ordre.

Deux genres seulement, puisque *Cenchridium* est, en fait, un foraminifère (voir, par exemple, Loeblich III, 1968).

PROROCENTRUM Ehrenberg, 1834 Fig. 37-44, 48

[pro : en avant ; kentron : aiguillon] Neutre.
Type : *P. micans* Ehrenberg, 1834.
Syn. : *Exuviaella* Cienkowski.
Réf. : Dodge, 1965b, 1975, 1982. Abé, 1967a. Dodge & Bibby, 1973. Faust, 1974. Loeblich, 1976. Loeblich *et al.*, 1979. Taylor, 1980. Toriumi, 1980a. Fukuyo, 1981. Throndsen, 1983. « *Exuviaella* » : Dodge, 1965b ; Balech, 1971b.

G Taille plutôt réduite (souvent moins de 30 µm, quelquefois jusqu'à 100 µm). Contour variable : arrondi, lancéolé, cordiforme ou sigmoïde. Cellule aplatie latéralement. Thèque formée essentiellement de deux valves latérales couvertes ou non de spinules et de pores. L'une des valves porte une encoche apicale transversée de plusieurs très petites plaques organisées autour d'un ou de deux pores ; l'une de ces plaquettes apicales peut porter une épine ou une dent bien visibles. Les deux flagelles sont issus de l'un ou des deux pores apicaux ; parallèles à leur base, ils sont ensuite perpendiculaires, l'un (lisse) dirigé vers l'avant et l'autre (rubané) dirigé latéralement. Un ou deux chloroplastes. Genre essentiellement marin (occasionnellement : eaux douces et eaux saumâtres).

L'existence des plaquettes apicales avait été prévue par Nie (1947) dans une communication peu connue ; la première étude détaillée de cette région est due à Balech (1971b).

La distinction entre *Exuviaella* et *Prorocentrum* (zone apicale plus ou moins développée), critiquée par divers auteurs et abolie par Abé (1967a), est aujourd'hui abandonnée par tous. Les détails de la zone apicale prêtent encore à controverse : les deux flagelles sont-ils toujours issus d'un seul pore (le plus gros des deux) ? à quoi sert, le cas échéant, l'autre pore ? Le flagelle transversal est-il toujours rubané ? La valve excavée, bien que désignée à l'origine comme droite, est considérée comme la gauche dans la plupart des travaux récents.

Quant à l'observation de deux flagelles longitudinaux parallèles au lieu d'un seul (Soyer *et al.*, 1982), l'hypothèse d'une figure de division nous semble la plus vraisemblable.

SP On dispose d'environ 70 noms d'espèces, dont divers taxons infraspécifiques, originaires de toutes les mers du globe. Dans une révision assez récente, Dodge (1975) ne retient que 21 espèces ; les principaux critères à considérer sont : contour cellulaire et taille, dentelure apicale, différenciations des valves (pores, épines, ...).

La production de toxines a été démontrée chez quelques espèces ; les « eaux rouges » sont, par ailleurs, assez fréquentes.

MESOPOROS Lillick, 1937 Fig. 45-[illegible]

[mésos : au milieu ; poros : passage] Masculin.
Type : *M. globulus* (Schiller) Lillick, 1937.
Syn. : *Dinoporella* Halim.
Porella Schiller.
Porotheca P. C. Silva.
Réf. : Braarud, 1945 (« *Porella* »).

G Cellule ovoïde, de petite taille (moins de 30 µm), comprimée ou non latéralement. Chacune des deux valves

ves renforcée en son milieu par un processus conique perforé. Dent apicale absente. Deux ou plusieurs chloroplastes. Genre exclusivement marin.

Une étude détaillée de la région apicale (pores et plaques flagellaires, insertion des flagelles) et de la structure des flagelles reste à faire.

SP Six espèces, assez rarement signalées dans l'ensemble. Dodge (1982) a tout récemment réduit ce nombre à 2, en ne retenant comme caractère distinctif que le nombre des chloroplastes.

Ordre des DINOPHYSALES Lindemann, 1928

O Cellules aplaties latéralement, de formes et de dimensions très diverses. Sillons présents, prolongés par des collerettes (cingulaires) et par des ailettes (sulcales) plus ou moins développées. Epithèque en deux valves gauche et droite, chacune d'elles composée de plusieurs plaques ; suture entre les valves ordinairement dentelée. Outre cette organisation bilatérale, la thèque présente un système de tabulation comportant, de l'avant vers l'arrière : 2 plaques apicales (très petites, proches du cingulum et difficilement visibles), 4 épithécales, 4 cingulaires, 4 sulcales et 4 hypothécales, soit, typiquement, un total de 18 plaques, à quelques exceptions près, pour tous les genres étudiés jusqu'ici. Chloroplastes présents ou non, mais cytoplasme souvent coloré par des pigments non chlorophylliens ; corps chlorophylliens d'origine symbiotique (« phaeosomes ») parfois présents. Ordre exclusivement marin, préférentiellement tropical.

Pour la tabulation, nous suivons le système de Balech (1967a), lui-même dérivé de celui de Tai & Skogsberg (1934) ; la numérotation part toujours du côté gauche et les séries se décrivent successivement de l'apex vers l'antapex (Fig. 49) :

— On peut considérer qu'il existe, soit 2 plaques apicales (A_1 et A_2), soit une apicale (A) et un pore (P). Ces éléments minuscules ne sont pas proprement apicaux mais apico-ventraux, logés dans une identation de la base de l'épithèque.

— L'épithèque est essentiellement constituée des deux plaques dorsales E_2 et E_3 ; les deux ventrales E_1 et E_4, très petites, sont logées avec les apicales dans une indentation des deux dorsales.

— Le cingulum est constitué de quatre plaques ; ici encore, les deux dorsales (C_2 et C_3) sont beaucoup plus développées que les deux ventrales (C_1 et C_4).

— Même dissymétrie parmi les quatre plaques de l'hypothèque, formée pour l'essentiel par les deux dorsales H_2 et H_3 dont une indentation abrite les deux ventrales H_1 et H_4 et le sulcus ; on considère que H_1 et H_4, toutes deux allongées, sont déplacées mutuellement dans le sens longitudinal, H_4 derrière H_1.

— Les quatre plaques sulcales sont appelées S_a (antérieure), S_p (postérieure), S_s (gauche ou senestre) et S_d (droite) ; S_p est la plus développée. Toutes quatre sont généralement porulées et délimitent au centre le pore flagellaire P_0 ; celui-ci est, du moins parfois, couvert partiellement par une membrane qui constitue peut-être une plaque sulcale médiane (S_m).

Les collerettes cingulaires antérieure et postérieure sont respectivement formées par une expansion des plaques épithécales et hypothécales (surtout dorsales). L'ailette sulcale droite provient de H_3 ; la gauche, de loin la plus grande, provient des deux petites plaques H_1 et H_4 et elle est sous-tendue, ou non, par des côtes ou épines (R_1, R_2 et R_3).

A l'exception du genre *Dinophysis*, qui est cosmopolite, les Dinophysales peuplent préférentiellement les mers tropicales et oligotrophes où ils sont néanmoins, quantitativement très rares ; certains genres seraient, en outre, confinés aux couches oligophotiques. Cet ordre soulève divers problèmes biologiques. Tout d'abord, l'association fréquente avec des phaeosomes (intra- ou extracellulaires) pose toutes les questions de la symbiose : mode d'infestation, régulation, échanges métaboliques, etc. ; plusieurs de ces phaeosomes ont été identifiés par Norris (1967) à des Cyanophycées. Bien que les stades mégacytiques soient courants et connus de longue date (cf. Pavillard, 1916), la croissance et la division cellulaires ont été peu étudiées (pour un travail moderne sur *Ornithocercus*, voir Taylor 1973). Par ailleurs, la valeur fonctionnelle des spectaculaires spécialisations morphologiques de genres tels qu'*Amphisolenia* et *Histioneis* reste énigmatique ; il est certain que l'on ne devrait plus aujourd'hui parler aussi évasivement d'« adaptation à la flottabilité », mais aborder résolument les problèmes d'hydrodynamisme par l'observation, par l'expérimentation et par la modélisation. Le fait que la cellule tout entière, appendices inclus, peut se trouver enrobée dans une bulle de mucus (Elbrächter, 1984) vient ajouter une énigme de plus... Enfin on peut s'interroger sur l'évolution et la spéciation car, malgré le large éventail de leurs morphologies externes, les Dinophysales présentent une remarquable unité d'organisation si l'on se réfère à leur tabulation (Tai & Skogsberg, 1934 ; Balech, 1967a, 1980b ; Taylor, 1980).

L'unité structurale de l'ordre une fois admise, la distinction des familles devient délicate. A vrai dire, toute séparation (entre *Dinophysis* et *Amphisolenia*, entre *Ornithocercus* et *Histioneis*...) nous semble arbitraire. Nous préférons la conception d'une vaste famille buis-

sonnante, selon les vues originelles de Stein (mais nous n'inclurons pas ici, bien sûr, les *Amphidinium*, comme le faisait cet auteur). Toutefois, deux types s'individualisent nettement, et par leur forme, et par leur organisation : *Citharistes* d'une part, *Oxyphysis* de l'autre ; nous les placerons dans deux familles monogénériques distinctes. Pour ce qui est des genres, ils se reconnaissent le plus souvent sans difficulté à leur aspect général, mais quatre genres qui gravitent autour de *Dinophysis* nécessitent un examen plus détaillé (Voir Tableau V).

Famille des Dinophysaceae Stein, 1883

F Diagnose de l'ordre.

DINOPHYSIS Ehrenberg, 1839b Fig. 50, 52-57

[dino- ; physis : nature, forme ; ou physa : soufflet, bulle] Féminin.

Type : *D. acuta* Ehrenberg, 1839b.

Syn. : *Phalacroma* Jörgensen.
Prodinophysis Balech.
? *Metadinophysis* Nie & Wang.
? *Pseudophalacroma* Jörgensen ex Lebour.

Réf. : Jörgensen, 1923. Kofoid & Skogsberg, 1928. Schiller, 1928a. Tai & Skogsberg, 1934. Kasler, 1938 (ces références incluant *Phalacroma*). Solum, 1962. Abé, 1967b. Balech, 1967a, 1976a, 1980b. Norris & Berner, 1970. Fukuyo *et al.*, 1981. Dodge, 1982.

G Cellules de taille petite ou moyenne (30-100 µm le plus souvent). Cingulum plus ou moins antérieur, bordé par deux collerettes dont la hauteur ne dépasse [illegible] celle du cingulum lui-même ou celle de l'épithèque. [illegible] cus plutôt court, bordé par deux ailettes mod[illegible] développées (ne dépassant pas en largeur la [illegible] diamètre de la cellule). Hypothèque prolongée [illegible] par une expansion ou une épine. Chloroplastes [illegible] absents ; phaeosomes absents.

La distinction entre *Dinophysis* et *Phalacroma*, [illegible] sur la hauteur relative de l'épithèque, s'est avérée [illegible] traire et fluctuante. Le second genre a donc été [illegible] premier, ceci simultanément par Abé (1967a) [illegible] Balech (1971b, 1976a) ; pour le choix du nom d'[illegible] des espèces, voir Balech (1971b, 1976a).

Deux autres synonymies, par contre, sont inc[illegible] Le genre *Metadinophysis*, qui semble ne pas [illegible] retrouvé depuis sa description par Nie & Wang [illegible] se caractérise surtout par l'inclinaison de l'épith[illegible] du cingulum et par une légère flexion du plan [illegible] (Fig. 59). D'autre part, *Pseudophalacroma* (Fig. [illegible] différerait de *Dinophysis* par ses plaques é[illegible] ventrales plus grandes et par la prolongation de la [illegible] rette antérieure sur le bord des épithécales do[illegible] ces deux caractères ayant fait croire, à l'origine, [illegible] sulcus se continue dans l'épithèque ; pour E. [illegible] (comm. pers.), il s'agit d'un genre distinct. N[illegible] sons ces deux questions en suspens.

SP Près de 200 espèces sont actuellement à [illegible] rer dans la littérature mais nombre d'entre [illegible] reposent que sur une description sommaire. Il [illegible] bable que la connaissance de la tabulation d'[illegible] de la variabilité des contours et des expansions [illegible] part, réduirait cette apparente diversité. Princip[illegible] tères : taille et forme de la cellule ; morphologies [illegible]

Tableau V. Identification des genres chez les Dinophysales.

Ailettes et collerettes de plus petites dimensions que le corps cellulaire central	
Hypothèque arrondie ou bien prolongée par cornes ou épines. Voir caractères distinctifs dans les diagnoses	*Dinophysis*, *Metaphalacroma*, *Sinophysis*, *Dinofurcula*, *Heteroschisma*
Aspect filiforme très étiré (jusqu'à 1 mm ou plus)	*Amphisolenia*
Aspect filiforme en trépied	*Triposolenia*
Ailettes et collerettes très développées, de dimensions comparables à celles du corps central	
Corps central arrondi	*Ornithocercus*
Corps central déprimé ou réniforme, collerette antérieure en entonnoir	*Histioneis*
Ailettes et collerettes modérément développées. Corps central excavé	*Citharistes*
Ailettes et collerettes pratiquement absentes	*Oxyphysis*

nus des plaques cingulaires C_1 et C_4, des plaques hypothécales H_1 et H_4 ; forme de la plaque sulcale principale (S_p) ; le développement des membranes et des épines ne constitue peut-être pas un critère spécifique sûr.

Deux espèces, au moins, sont productrices de toxines.

METAPHALACROMA Tai & Skogsberg, 1934 Fig. 60, 70

[méta : après, avec ; g. *Phalacroma* (phalacros : chauve)] Neutre.
Type : *M. skogsbergii* Tai in Tai & Skogsberg 1934.
Réf. : Abé, 1967c. Balech, 1971b.

G Diffère de *Dinophysis* par les caractères suivants.

Corps cellulaire sub-circulaire en vue latérale, diamètre 50 µm environ. Cingulum très antérieur. Ailettes sulcales, même la gauche, très réduites ; contour de l'ailette droite anguleux. Particularités de la tabulation : région apicale complexe, composée de 3 ou de 4 plaques selon que l'on considère que l'épithécale E_1 est présente ou absente ; A_1 relativement grande ; H_4 allongée et dentelée. Plastes absents ?

SP Une seule espèce, très rarement signalée.

SINOPHYSIS Nie & Wang, 1944 Fig. 61, 71

[sino- : chinois ; physis : nature, forme, ou phusa : soufflet, bulle] Féminin.
Type : *S. microcephala* Nie & Wang, 1944.
Réf. : Balech, 1956.

G Diffère de *Dinophysis* par les caractères suivants.

Contour cellulaire sub-circulaire, diamètre 30-40 µm. Cellule hyaline, très aplatie latéralement. Epithèque minuscule. Ailettes sulcales réduites à deux bordures membraneuses ; l'ailette gauche formée par la seule plaque H_4. Sulcus allongé. Plaque hypothécales ventrales (H_1 et H_4) étroites et longues. Plastes absents.

Ce genre est très mal connu. L'espèce-type semble ne pas avoir été signalée depuis la description originelle (de 2 spécimens seulement).

SP Deux espèces, depuis que Balech (1956) a transféré dans ce genre un second taxon : *S. ebriola*, incomplètement décrit et rarement signalé.

DINOFURCULA Kofoid & Skogsberg, 1928 Fig. 65

[dino- ; *furcula* : petite fourche] Féminin.
Type : *D. ultima* (Kofoid) Kofoid & Skogsberg, 1928.

G En vue latérale, aspect d'une dent molaire ou d'une selle ; hauteur totale 60 µm environ. Epithèque réduite ou très réduite ; hypothèque prolongée par deux cornes. Cingulum fermé ou légèrement descendant ; sulcus déplacé sur le côté droit (dans l'interprétation de Kofoid). Collerettes et ailettes également réduites. Tabulation non décrite. Chloroplastes non mentionnés.

Ce dinoflagellé est particulièrement énigmatique. Etant donné que sa tabulation reste inconnue, il peut fort bien ne pas appartenir aux Dinophysales. On s'étonne qu'un organisme aussi original (voir figure) n'ait pas été mentionné plus souvent.

SP Deux espèces, connues seulement de Kofoid (1907b) et de Kofoid & Skogsberg (1928).

HETEROSCHISMA Kofoid & Skogsberg, 1928 Fig. 62-63

[hétéros : autre ; schisma : séparation] Neutre.
Type : *H. inaequale* Kofoid & Skogsberg, 1928.
Syn. : *Latifascia* Loeblich Jr & Loeblich III.
Proheteroschisma Tai & Skogsberg.
Réf. : Balech, 1967a, 1971b, 1980b, 1979a.

G Corps cellulaire sub-circulaire ou ovoïde en vue latérale, diamètre 30-55 µm. Cingulum situé vers le tiers ou le quart antérieur de la cellule. Pore apical bien visible, à mi-hauteur environ de l'épithèque (et non au bord du cingulum), flanqué de deux petites plaques apicales supplémentaires. Plaque épithécale E_1 relativement importante. Hypothécale H_1 très développée, triangulaire. Ailette sulcale gauche souvent dépourvue de rayons (et presque toujours dépourvue du rayon médian R_2). Plastes (toujours ?) absents.

Le genre *Proheteroschisma* n'est connu, semble-t-il, que la description originelle de l'unique spécimen, mégacytique, récolté par Tai & Skogsberg (1934). Le principal caractère distinctif — un détail de l'ailette sulcale gauche — ne nous semble pas sûr, d'où la synonymie ici proposée.

Sur l'emploi du synonyme *Latifascia*, deux opinions contraires sont émises par Sournia (1973) et par Silva (1980b).

SP Cinq ou six espèces, très rarement signalées. Elles se reconnaissent, en principe, au développement des ailettes sulcales, à la réticulation superficielle de la thèque et à la taille des cellules.

AMPHISOLENIA Stein, 1883 Fig. 66-69

[amphi : autour, des deux côtés ; sôlèn : tuyau] Féminin.
Type : *A. globifera* Stein, 1883.

Réf. : Kofoid, 1907b. Kofoid & Skogsberg, 1928. Käsler, 1938. Silva, 1957, 1958. Balech, 1962, 1977b. Abé, 1967c. Saifullah & Hassan, 1973. Taylor, 1976.

G Cellules bacilliformes, 150-1 500 µm de longueur, montrant successivement, à partir de l'apex : une « tête », un « cou », un processus antérieur, un corps central plus ou moins renflé, et une partie caudale éventuellement bifurquée ou divisée (la délimitation de ces diverses parties varie selon les auteurs). La tête est constituée par l'épithèque, qui est quasiment vestigiale, et par le cingulum ; celui-ci légèrement descendant. Tout le reste de la cellule est constitué par l'hypothèque. Collerettes et ailettes réduites. Epines en nombre variable à l'extrémité ou aux extrémités postérieures. Plastes présents ou non ; phaeosomes rarement présents. Mers tropicales ou tempérées-chaudes.

En dépit de ce spectaculaire étirement longitudinal, la tabulation est conforme au type *Dinophysis*, comme l'a montré Balech (1977b) : même nombre de plaques, même prédominance des plaques dorsales sur les ventrales. Les principales différences de détail sont les suivantes : sulcales S_a et S_d toutes deux très étirées longitudinalement (elles délimitent le « cou ») ; ailette sulcale gauche en continuation avec la collerette cingulaire inférieure ; une seule plaque apicale peut-être ; les épines antapicales sont portées par la seule valve gauche.

SP 35 espèces, selon les dimensions et proportions des différentes parties de la cellule. La tabulation n'a toutefois été décrite que chez une seule espèce (Balech, 1977b).

TRIPOSOLENIA Kofoid, 1906b Fig. 72-73

[tripod- : à trois pieds ; sôlèn : tuyau] Féminin.
Type : *T. truncata* Kofoid, 1906b.
Réf. : Kofoid, 1906b-d. Kofoid & Skogsberg, 1928. Silva, 1958.

G Diffère d'*Amphisolenia* par les caractères suivants.

Hypothèque bifurquée à partir du corps central en deux cornes ventrale et dorsale. Hauteur totale : 100-250 µm. Plastes rarement (jamais ?) présents ; phaeosomes non mentionnés. Tabulation inconnue.

SP Neuf espèces, la plupart très rares, distinguées selon les dimensions, les proportions et l'inclinaison des différentes parties de la cellule (la tabulation étant, répétons-le, inconnue). Aucune innovation taxinomique ni étude détaillée depuis celles de Kofoid & Skogsberg. Mêmes préférences géographiques qu'*Amphisolenia* ; par ailleurs, les *Triposolenia* peuplent préférentiellement, sinon exclusivement, les couches oligophotiques (« plancton d'ombre »).

ORNITHOCERCUS Stein, 1883 Fig. 64, 87-91

[ornith- : oiseau ; kerkos : queue] Féminin à l'origine (en grec) mais latinisé au masculin, donc masculin.
Type : *O. magnificus* Stein, 1883.
Réf. : Käsler, 1938. Nie, 1943. Abé, 1967c. Sournia, 1967. Norris, 1969. Taylor, 1971, 1973, 1976.

G Corps cellulaire à peu près arrondi en vue latérale, diamètre 30-80 µm, prolongé par des collerettes et ailettes très développées qui doublent les dimensions totales de l'organisme ; ces collerettes et ailettes ordinairement renforcées par des rayons et réticulées marginalement. Epithèque elliptique ou sub-rectangulaire en vue apicale. Cingulum très antérieur, plus large dorsalement que ventralement. Plastes absents ; phaeosomes fréquents (dans le corps cellulaire ou, surtout, entre les deux collerettes). Mers tropicales et tempérées chaudes.

La tabulation est globalement identique à celle de *Dinophysis* (même nombre de plaques, même prédominance des dorsales sur les ventrales) mais elle en diffère par les détails suivants :

— plaques apicales : 1 seulement ou bien 2 (à préciser) ;

— cingulaires dorsales C_2 et C_3 non seulement plus grandes, mais plus larges que les ventrales, d'où l'aspect du cingulum ;

— épithécales E_2 et E_3 relativement plus allongées ;

— hypothécales H_1 et H_4 très étirées, H_4 atteignant ou dépassant l'antapex, leurs ailettes très développées (voir plus bas) ;

— ailette sulcale droite (provenant de H_3) très réduite par rapport à la gauche ;

— ailette gauche, très développée, formée de 2 ou 3 parties : un lobe antérieur originaire de H_1, un lobe postérieur originaire de H_4 ; éventuellement, un lobe postéro-dorsal originaire de H_3 et qui peut faire remonter l'ailette gauche sur la face dorsale jusqu'au contact de la collerette inférieure.

SP Environ 22 espèces, dont la moitié sont douteuses ou très mal connues. Les critères portent surtout sur l'ailette sulcale gauche : forme, nombre de lobes, extension, rayons, réticulation.

HISTIONEIS Stein, 1883 Fig. 74-75, 93-94

[histion : voile ; naus : navire] Féminin.
Type : *H. remora* Stein, 1883.

Syn. : *Parahistioneis* Kofoid & Skogsberg.
Réf. : Kofoid & Skogsberg, 1928. Kasler, 1938. Rampi, 1947. Abé, 1967c. Norris, 1969. Balech, 1971a. Taylor, 1976.

[G] Corps cellulaire, le plus souvent tronqué ou déprimé antérieurement ou réniforme ; diamètre 15-90 µm. Epithèque minuscule. Cingulum très élargi dorsalement ; sa collerette antérieure en entonnoir ou même tubulaire, souvent renforcée par des côtes longitudinales et une réticulation ; collerette postérieure renflée en forme de jabot, plutôt ondulée (et non circulaire) à sa base, souvent renforcée par des côtes longitudinales, par une côte transversale et par une réticulation. Le grand développement des deux collerettes et l'élargissement dorsal du cingulum, ainsi que la fréquente dépression antérieure du corps cellulaire, contribuent à former une véritable chambre à phaeosomes. Ailette sulcale droite très peu visible (mais présente) ; ailette gauche très développée, avec côtes et souvent une réticulation complexe. Tabulation inconnue. Plastes absents, phaeosomes présents. Mers tropicales et mers tempérées-chaudes.

Comme Balech (1971a), nous incluons ici le genre *Parahistioneis*, qui contient les espèces les moins « spécialisées » : collerette antérieure évasée et non tubulaire, collerette postérieure sans côte transversale (Fig. 75). Les tabulations, quand elles seront connues, conduiront peut-être à d'autres subdivisions génériques ; notons que la structure du cingulum semble aberrante : que représente cet élargissement dorsal, où est le flagelle transversal (une portion de flagelle a été mentionnée une fois...) ?

[SP] Près de cent espèces, au total, sont connues (*Parahistioneis* inclus), les caractères distinctifs portant sur la forme du corps cellulaire et sur la constitution des deux collerettes et de l'ailette gauche (forme, dimension, réticulation, côtes). Cette classification est particulièrement superficielle — on pourrait dire : philatéliste — et le tiers environ des espèces ne sont connues que par leur description originelle.

Famille des Citharistaceae Kofoid & Skogsberg, 1928

[F] Corps cellulaire excavé dorsalement, formant la lettre « C » en vue latérale droite. Organisation générale et tabulation de type *Dinophysis*, mais deux plaques hypothécales supplémentaires qui contribuent, avec l'excavation dorsale, à former une vaste chambre à phaeosomes.

Modification notable à la diagnose de Kofoid & Skogsberg : à la suite du travail de Balech (1971a), on sait que la chambre à phaeosomes n'est pas formée par l'élargissement du cingulum ni par l'extension des collerettes cingulaires, mais par une évolution particulière de l'hypothèque.

Un seul genre.

CITHARISTES Stein, 1883 — Fig. 76

[kitharistès : joueur de cithare] Masculin.
Type : *C. regius* Stein, 1883.
Réf. : Kofoid & Skogsberg, 1928. Balech, 1962, 1971a, 1980b. Abé, 1967c. Taylor, 1976.

[G] Hauteur du corps cellulaire sans les collerettes : 35-70 µm. Epithèque réduite ; pore apical bien marqué. Collerettes cingulaires toutes deux soutenues par des côtes. Ailette sulcale gauche soutenue par des côtes et ne dépassant pas en largeur la largeur du corps cellulaire ; ailette droite beaucoup plus réduite. L'hypothèque comporte deux plaques supplémentaires, tout à fait dorsales, très allongées (elles forment l'intérieur du « C » en vue latérale). A cette particularité près, même tabulation que *Dinophysis*, notamment pour la région sulcale. Phaeosomes présents ; plastes absents. Mers tropicales et tempérées-chaudes.

On peut, avec Balech (1971a), appeler « intercalaires » les deux plaques hypothécales supplémentaires ; c'est sans doute par erreur que Taylor (1976) les appelle cingulaires. Il reste à préciser de quelles plaques sont issues les côtes et les membranes qui limitent dorsalement la chambre à phaeosomes.

[SP] Deux espèces, bien distinctes par : leurs dimensions générales, les dimensions relatives de la chambre et du corps cellulaire, le nombre de rayons de la collerette antérieure, les détails de l'ailette gauche et la forme de la plaque sulcale S_p.

Famille des Oxyphysaceae Sournia, 1984

[F] Cellules allongées antéro-postérieurement et comprimées latéralement. Epithèque représentant le tiers environ de la hauteur totale. Plaque épithécale ventrale gauche (E_1) très allongée, occupant toute la hauteur de l'épithèque ; pore apical tout à fait apical (et non à proximité du cingulum). Sulcus court ; l'une des plaques sulcales (S_a) ne borde pas le pore flagellaire. Collerettes cingulaires et ailettes sulcales très réduites. Epines apicale et antapicale souvent (toujours ?) présentes.

Cette famille, constituée actuellement par le seul genre *Oxyphysis*, représente un compromis morphologique — ou une convergence évolutive : d'une part, la forme générale est celle d'un *Oxytoxum* (ordre des Peridiniales), d'autre part le squelette est celui des Dinophysales, à une différence près (la plaque épithécale E_1).

OXYPHYSIS Kofoid, 1926 Fig. 77-78, 92

[oxy- (cf. g. *Oxytoxum*) ; physis (cf. g. *Dinophysis*)] Féminin.
Type : *O. oxytoxoides* Kofoid, 1926.
Réf. : Tai & Skogsberg, 1934. Abé, 1967c.

[G] Cellule grossièrement fusiforme, environ 4-5 fois plus longue que large ; longueur : 60-70 µm. Epithèque formant un cône dissymétrique ; plaque épithécale E_1 très allongée, joignant l'apex au cingulum ; pore apical (1 ou 2 plaques ?) tout à fait apical. Cingulum large et cavizone ; collerettes très réduites, sans côtes. Sulcus court, l'une des plaques sulcales (S_a), légèrement décalée vers l'avant, est séparée du pore flagellaire par les deux plaques S_d et S_s ; plaque S_p relativement petite ; ailettes sulcales très réduites, la gauche à peine plus marquée que la droite. Une dent (quelquefois 2) à l'apex, une autre (quelquefois 2) à l'antapex, plus ou moins bien visibles. Plastes et phaeosomes non mentionnés.

[SP] Une seule espèce signalée très rarement mais sous les latitudes les plus diverses (dans les 3 grands océans et en Méditerranée).

Ordre des ACTINISCALES Sournia, 1984

[O] Cellules de contour simple : arrondi ou elliptique ou biconique ou piriforme (sans expansions d'aucune sorte), de taille plutôt réduite (80 µm au maximum). Cingulum présent, situé à l'équateur ou au tiers antérieur de la cellule ; sulcus douteux. Flagelles absents ou non observés. Amphiesma sans tabulation apparente. Un squelette interne, de composition (siliceuse ou non) et de structure variables. Chloroplastes très probablement présents dans certains cas, absents ou non observés dans d'autres cas. Ordre exclusivement marin.

Les quatre genres ici rassemblés ont en commun cette particularité de posséder un squelette interne. Néanmoins, ils diffèrent entre eux par divers caractères : nature chimique de ce squelette et son architecture, présence ou absence du sulcus, d'une capsule périnucléaire et de chloroplastes. Si l'on considère que ces caractères sont, dans l'ensemble, très mal définis chez les quatre genres, il est probable que ceux-ci seront, dans l'avenir, séparés dans plusieurs familles et, peut-être, dans des ordres distincts. Il serait trop aventureux aujourd'hui d'entrer dans ces détails ; par contre, les organismes en cause nous semblent trop différer des Gymnodiniales pour que l'on puisse les maintenir, comme on l'a fait jusqu'ici, dans cet ordre. D'où la présente proposition d'un ordre séparé et, pour simplifier, d'une seule famille.

Famille des Actiniscaceae Kützing, 1844

[F] Diagnose de l'ordre.

ACTINISCUS Ehrenberg, 1843 Fig. 84-85, 96

[aktis : rayon] Masculin.
Type : *A. pentasterias* (Ehrenberg) Ehrenberg, 1854
Syn. : *Diaster* Meunier.
Gymnaster Schütt.
Réf. : Zanon, 1946. Bursa, 1969. Orr & Conley, 1976. Sous le nom de « *Gymnaster* » : Schütt, 1891. Meunier, 1919. Zimmermann, 1930. Hovasse, 1932a.

[G] Cellules arrondies ou légèrement aplaties antéro-postérieurement, diamètre 30-70 µm. Thèque apparemment hyaline. Cingulum équatorial, sulcus sinueux. Squelette interne siliceux, plein, en deux parties distinctes et symétriques, chacune d'elles constituant une étoile incurvée à cinq (4-8) branches. Noyau contenu dans une capsule centrale peut-être cellulosique. Plastes douteux.

Il y a tout lieu de supposer que le « gros noyau » décrit par Meunier dans ses *Diaster* n'est autre que la capsule périnucléaire.

[SP] La principale espèce actuelle (le type) est rare, mais cosmopolite. Pour les quelques autres espèces, peu sûres, voir Meunier (1910) et Zanon (1946).

ACHRADINA Lohmann, 1903 Fig. 79, 105

[Akhradinè : les beaux quartiers de l'antique Syracuse (localité-type)] Féminin.
Type : *A. pulchra* Lohmann, 1903.
Réf. : Lohmann, 1920. Nival, 1969.

[G] Cellules de contour ovoïde ou bien légèrement atténué antérieurement et légèrement comprimé transversalement ; hauteur : 15-55 µm. Cingulum bien visible, situé au tiers antérieur de la cellule ; sulcus non observé. Squelette interne peut-être silicieux, composé d'une sorte de coque réticulée formant 2-3 loges. Cytoplasme incolore ou jaunâtre, mais plastes absents.

A noter que le « squelette interne » renferme la majeure partie du cytoplasme et qu'il serait donc, fonctionnellement, semi-externe.

SP Quatre espèces selon Lohmann, ou bien une seule espèce et huit formes selon Nival ; pas de référence, semble-t-il, en dehors de la Méditerranée et de l'Atlantique, mais une observation inédite de M. Elbrächter (comm. pers.) en Californie.

AMPHITHOLUS Schütt, 1895 Fig. 80

[amphi : des deux côtés ; tholos, *tholus* : coupole] Masculin.
Type : *A. elegans* Schütt, 1895.
Syn. : *Amphilothus* Poche.
Monaster Schütt.
Réf. : Kofoid, 1907. Sournia, 1984.

G Cellule ovoïde ou biconique, hauteur 30-70 µm. Cingulum équatorial ; sulcus douteux (non observé ou bien très long). Squelette interne non siliceux (peut-être cellulosique) composé de deux demi-coques : l'une (inférieure ou supérieure ?) à larges alvéoles, l'autre (supérieure ou inférieure ?) à rayons longitudinaux et réticulation. Chloroplastes probablement présents mais à confirmer.

Le genre *Monaster* (Fig. 81) nous paraît très hypothétique. Ses caractères distinctifs seraient les suivants : hauteur 80 µm ; sulcus non observé ; deux demi-coques du squelette formées, l'une par 5 rayons longitudinaux convergents, l'autre de rayons et d'une réticulation ; plastes absents. On ne connaît cet organisme que par l'unique spécimen de la description originelle.

SP Deux espèces, très énigmatiques. L'une, le type, jamais retrouvée, semble-t-il, depuis sa découverte ; l'autre retrouvée et figurée par Durán *et al.* (1956).

DICROERISMA Taylor & Cattell, 1969 Fig. 83

[dikros : fourchu ; ereisma : étai (et non erisma : sujet de discorde)] Neutre.
(« *Discroerisma* » est une erreur typographique).
Type : *D. psilonereiella* Taylor & Cattell, 1969.
Réf. : Taylor, 1976.

G Cellule grossièrement piriforme, légèrement comprimée dorso-ventralement ; hauteur 23-32 µm. Cingulum équatorial oblique et descendant ; sulcus très réduit. Thèque relativement ferme (mais non tabulée). Squelette interne de composition inconnue, tubulaire et creux, en forme d'« Y » renversé et bifurqué aux extrémités. Plastes absents.

SP Une seule espèce, connue seulement de ses auteurs.

Ordre des DINOTHRICHALES Pascher, 1914

O Un stade immobile (benthique ou épiphyte), sans sillons ni flagelles, filamenteux, contenu dans une paroi peut-être cellulosique ; plastes présents. Un stade libre, gymnodinioïde, apparemment dépourvu de thèque.

Les deux genres qui composent actuellement cet ordre sont monospécifiques et très peu connus. Comme ils semblent peu différer l'un de l'autre, nous les réunissons dans une famille unique en abandonnant la famille des Dinocloniaceae.

Famille des Dinothrichaceae Pascher, 1914

F Diagnose de l'ordre.

DINOTHRIX Pascher, 1914 Fig. 86

[dino- ; thrix : poil] Féminin.
Type : *D. paradoxa* Pascher, 1914.
Réf. : Pascher, 1927.

G Filaments de quelques cellules (pas plus de dix ?), un peu ramifiés ; cellules arrondies ou en tonnelet, 12-20 µm ; plastes petits et nombreux ; gros noyau excentrique. Spores gymnodidnioïdes, 8-15 µm.

SP Une seule espèce, sans doute marine mais de provenance incertaine (Méditerrannée ou mer du Nord ?) et d'habitat incertain (épiphyte ?), connue seulement de son auteur.

DINOCLONIUM Pascher, 1927 Fig. 82

[dino- ; klôn : rameau] Masculin à l'origine, latinisé au neutre.
Type : *D. conradii* Pascher, 1927.

G Filaments « rampants » (mobiles ?) sur d'autres algues, divisés ; des rameaux dressés, non divisés, rétrécis vers les extrémités ; dimensions cellulaires : 5-15 µm ; plastes petits et nombreux. Spores gymnodinioïdes, 8-12 µm.

SP Une seule espèce, qui semble n'avoir jamais été retrouvée.

Ordre de DINAMOEBALES Loeblich, 1970

[O] Cycle de développement à trois stades : l'un amoeboïde, avec pseudopodes, sans sillons ni flagelles ; un autre enkysté sous une membrane cellulosique, en croissant ; un troisième gymnodinioïde. De ces trois stades, seul le dernier est planctonique. Plastes absents.

Une seule famille et un seul genre.

Famille des Dinamoebaceae Pascher, 1916a

[F] Diagnose de l'ordre.

Un seul genre connu actuellement, marin.

DINAMOEBIDIUM Pascher, 1916b Fig. 97

[dino- ; *Amoeba*, l'Amibe (amoibè : échange, transformation)] Neutre.
Type : *D. varians* (Pascher) Pascher, 1916b.
Syn. : *Dinamoeba* Pascher.

[G] Stades amoeboïdes, 40-60 µm et kystes en croissant, cellulosiques, 20-70 µm. Epiphyte sur des revêtements de Cyanophycées benthiques. Spores gymnodinioïdes, 8-14 µm.

Dinamoeba Pascher (1916a) est homonyme d'un nom de protozoaire publié antérieurement. Il est donc sage d'utiliser pour le dinoflagellé le synonyme *Dinamoebidium* introduit par Pascher lui-même (cf. Silva, 1980b). A noter que si cette proposition est retenue (par le Comité de Nomenclature compétent), la désignation de la famille devra être reconsidérée (cf. Silva, 1980a).

[SP] Une seule espèce, jamais retrouvée, semble-t-il. Bursa (1970) en a proposé une seconde qui possède simultanément : pseudopodes, flagelles et chloroplastes ; cette observation demande à être confirmée mais, quoi qu'il en soit, un tel organisme s'exclut du genre considéré ainsi que de l'ordre.

Ordre des DINOCOCCALES Pascher, 1914

[O] Cellules immobiles, libres ou épiphytes ou (exceptionnellement) parasites, soit solitaires soit réunies en amas palmelloïdes. Sillons et flagelles apparemment absents, sauf chez une espèce ou un genre (voir : *Stylodinium*), où ces éléments sont présents mais rudimentaires et atypiques. Présence fréquente d'inclusions lipidiques rougeâtres. Chloroplastes présents (sauf une exception). Spores de divers types : généralement biflagellées et plus ou moins gymnodinioïdes, quelquefois tabulées, ou enfin amoeboïdes.

Les Dinococcales — auxquelles nous réunissons les Dinocapsales, comme le fait Bourrelly (1970), ainsi que les Gloeodiniales et les Phytodiniales — constituent un ensemble taxinomique particulièrement précaire, qu'une meilleure connaissance des cycles de développement viendra, tôt ou tard, bouleverser. D'une part, l'ancienne hypothèse de Killian (1924) selon laquelle les spores de *Gloeodinium* sont des *Hemidinium* apparaît de mieux en mieux fondée ; des spores hémidinioïdes viennent d'ailleurs d'être décrites chez un autre genre, *Stylodinium*. D'autre part, deux genres dulcicoles forment des spores amoeboïdes... (Pfiester & Popovský, 1979).

Dans sa présente acception, l'ordre se compose de diverses familles (Cystodiniaceae, Hypnodiniaceae, Phytodiniaceae, Gloeodiniaceae et Stylodiniaceae) dont seules les deux dernières possèdent des représentants dans les eaux marines, si l'on omet une ou deux identifications incertaines. En outre, nous inclurons ici les Thoracosphaeraceae, habituellement placées dans une autre classe.

Famille des Gloeodiniaceae Pascher ex Schiller, 1937

[F] Stade végétatif, palmelloïde (libre ou fixé), dans une enveloppe mucilagineuse et cellulosique. Pour le reste, voir la diagnose de l'ordre.

Un seul genre, connu essentiellement dans les eaux douces.

GLOEODINIUM Klebs, 1912 Fig. 100

[gloios : glu ; dino-] Neutre.
Type : *G. montanum* Klebs, 1912 (eau douce).
Syn. : ? *Rufusiella* Loeblich III.
Réf. : Bouquaheux, 1971. Taylor, 1976.

[G] Stade palmelloïde : cellules arrondies ou ovoïdes, 20-55 µm, entourées d'une épaisse membrane cellulosique et d'un revêtement mucilagineux ; les thèques se conservant au cours des divisions successives, les colonies peuvent avoir une enveloppe multiple ou stratifiée ; plastes petits et nombreux, plus ou moins distincts parmi les inclusions cytoplasmiques (grains d'amidon, gouttelettes lipidiques rougeâtres). Stade mobile : spores « gymnodinioïdes » (?), 10-30 µm, de morphologie mal connue, peut-être pourvues d'un tabulation (voir plus haut).

Le genre *Rufusiella* semble très voisin, pour autant que l'on connaisse le cycle de ces deux genres (références in Loeblich III, 1967b).

SP Le premier *Gloeodinium* marin a été décrit par Bouquaheut (1971) mais serait, en fait, assez répandu (Taylor, 1976). *Rufusiella*, aussi originaire des eaux douces, est signalé comme épiphyte en milieu marin par Christensen (1975).

Famille des Stylodiniaceae Pascher ex Sournia, 1984

F Stade végétatif : ovoïde ou fusiforme ou réniforme ou polygonal, avec ou sans épines, fixé par un pédicelle à divers substrats vivants ou inertes ; tabulation très peu apparente et mal connue, chloroplastes présents (sauf exception). Spores : selon les auteurs et selon les espèces, spores gymnodinioïdes ou péridinioïdes ou amoeboïdes. Libres ou parasites, habitat essentiellement continental.

Mentionnons, à toutes fins utiles, la révision de Baumeister (1968) car ce travail doit être considéré comme manuscrit. Selon l'auteur, la famille comporte 11 genres dont 6 nouveaux, issus du démantèlement de *Stylodinium* ; aucune des espèces traitées n'est d'ailleurs marine.

STYLODINIUM Klebs, 1912 Fig. 101

[stulos : colonne ; dino-] Neutre.
Type : *S. globosum* Klebs, 1912 (eau douce).
Syn.? : *Dinopediella* Pascher.
Réf. : Horiguchi & Chihara, 1983a. Pour les eaux douces : Pascher, 1927, Baumeister, 1943. Bourrelly, 1968c. Pfiester & Popovský, 1979.

G Cellule généralement globulaire ou ovoïde, de petite ou moyenne taille (diamètre maximal de la cellule : 20-100 µm), fixée par un pédicule émis par le pore apical et renflé ou élargi aux deux extrémités. Cingulum à peu près équatorial, rigoureusement planizone (ne formant pas un « sillon »), descendant, incomplet ; son flagelle non observé. Région sulcale mal définie. Thèque mince mais résistante, à tabulation très peu visible et mal définie. Chloroplastes présents (sauf chez une espèce), nombreux, discoïdes, de disposition variable. Spores gymnodonioïdes ou péridinioïdes, à cingulum toujours ?) incomplet, chlorophylliennes (sauf exception ?) ; chez une espèce au moins, spores amoeboïdes. Genre essentiellement dulcicole ou épiphyte.

La tabulation des stades fixés est très mal connue et, manifestement, aberrante. Horiguchi & Chihara (1983a) donnent, pour la seule espèce marine et autotrophe connue, la formule suivante : P 5′ 2a 7″ *x* 5c 6s 5‴ 1p 1⁗, où *x* désigne une grande plaque d'attribution incertaine ; cette disposition diffère des deux cas observés en eau douce (Baumeister, 1943). A noter que, le pédicule étant d'origine apicale, les stades fixés sont, en quelque sorte, posés « à l'envers ». Quant aux spores — si elles sont toujours tabulées — leur tabulation reste à décrire ; leur aspect est, selon les cas, celui d'un *Gymnodinium* ou d'un *Hemidinium*.

Au sujet de la synonymie possible de *Dinopediella* (exclusivement continental), voir Bourrelly (1968c).

SP On ne connaît à ce jour dans le milieu marin que deux espèces : l'une parasite de Siphonophores (Cachon *et al.*, 1965), l'autre chlorophyllienne et épipsammique (Horiguchi & Chihara, 1983a).

Famille des Thoracosphaeraceae Schiller, 1930

F Stade végétatif : coccoïde et calcifié. Spores : gymnodinioïdes, chlorophylliennes. Pour le reste, voir la diagnose de l'ordre.

Cette famille ne compte qu'un seul genre, naguère considéré comme un coccolithophoride. Fütterer (1976) a, en effet, souligné ses affinités avec certains dinoflagellés. Tout récemment, deux études réalisées indépendamment par Tangen *et al.* (1982) et par Inouye & Pienaar (1983), avec mise en culture unispécifique et microscopie électronique dans les deux cas, ont résolu la question. Dans les deux travaux, on insiste sur le fait que la cellule coccoïde constitue le stade végétatif et non le kyste.

Selon Tangen *et al.* (1982) encore, il s'agit là d'un ordre distinct, les Thoracosphaerales. Inouye & Pienaar (1983), de leur côté, hésitent entre les Phytodiniales et les Gymnodiniales. En l'état actuel des connaissances sur le genre (son cycle n'est pas totalement décrit) et sur les autres dinoflagellés coccoïdes, nous préférons placer cette famille dans l'ordre des Dinococcales.

THORACOSPHAERA Kamptner, 1927 Fig. 95

[thorako- : cuirassé ; sphaira : boule, sphère] Féminin.
Type : *T. pelagica* Kamptner, 1927.
Réf. : Kamptner, 1967, partim. Fütterer, 1976. Tangen *et al.*, 1982. Inouye & Pienaar, 1983.

G Cellule sphérique, de petite taille (diamètre 10-45 µm). Thèque calcifiée, d'aspect poreux, éventuellement déhiscente. Noyau : dinocaryon typique, de forme variable, remplissant le tiers de la cellule. Chloroplastes présents (nombreux, souvent anastomosés entre eux). Spores gymnodinioïdes typiques, de diamètre 10 µm environ, également chlorophylliennes. Genre exclusivement marin, d'eaux chaudes et tempérées sinon cosmopolite.

La déhiscence de la thèque se fait par une sorte d'opercule (non permanent, aux limites indifférenciées) qui n'est pas un archéopyle. D'autre part, le cycle comporte peut-être aussi un stade non flagellé et non calcifié qui pourrait être sexué.

[SP] Une espèce assez commune dans le plancton marin (*T. heimii*), la présence d'autres taxons étant à vérifier. Par ailleurs, certaines des espèces attribuées à *Thoracosphaera* pourraient être d'authentiques coccolithophorides — et devront alors changer de nom générique.

Ordre des PYROCYSTALES Apstein, 1909

[O] Un cycle biologique complexe caractérisé par les deux phases suivantes, dont la première prédomine : une phase non flagellée, essentiellement planctonique, composée d'un kyste ou de plusieurs générations de kystes de forme variable ; une phase flagellée, représentée par des spores nues (type *Gymnodinium*) ou tabulées (type *Gonyaulax*). Eventuellement : stade parasite ; spores non flagellées ; kystes de résistance. Chloroplastes présents (sauf, éventuellement à certains stades du cycle). Exclusivement marins.

L'existence, entrevue dès les premières descriptions, d'une alternance de générations qui diffèrent radicalement par leur morphologie et, souvent, par leur mode de vie, fait de ce groupe l'un des plus intéressants de la classe mais rend aussi sa taxinomie des plus complexes. Aussi longtemps que les études expérimentales sur cultures monospécifiques n'avaient pas été entreprises, on pouvait parler de « nœud gordien » (Sournia, 1967). Curieusement, maintenant que sont acquises ces données et que plusieurs cycles complets ont pu être établis, la situation demeure aussi complexe — sinon davantage, puisque les principes mêmes de la classification des dinoflagellés se trouvent mis en cause ; voici les faits essentiels.

1. Tout d'abord, chacun des cycles reconstitués est complexe, se composant de plusieurs stades morphologiques (rarement deux seulement) très distincts et doués eux-mêmes de duplication.

2. Les cycles de deux espèces distinctes peuvent « interférer » en présentant deux stades très ressemblants : ainsi, les kystes en croissant de *Dissodinium pseudolunula* et de *Pyrocystis lunula* ; ainsi encore, plusieurs « espèces » de *Pyrocystis* pourraient être, en fait, des formes de résistance de *Dissodinium*.

3. Les stades parasites (chez *Dissodinium*) possèdent, sauf exception, des chloroplastes.

4. Une même espèce, chez *Pyrocystis*, peut produire des spores de type *Gymnodinium* et des spores de type *Gonyaulax*.

5. Toutes les successions connues à ce jour résultent de divisions asexuées : la reproduction sexuée nous réserve ses surprises.

Dans ces conditions, il est remarquable que deux travaux modernes — ceux d'Elbrächter & Drebes (1978) et de Pincemin & Gayol (1978) — aient abouti, simultanément et indépendamment, à la même délimitation des deux genres en cause, *Dissodinium* et *Pyrocystis*. Pour ce qui est diagnoses génériques, c'est à cette conception... franco-germanique que nous souscrivons, et non à celle de Taylor (1972, 1976), laquelle se trouve aujourd'hui contredite par les faits (point « 4 » ci-dessus). Quant au choix d'une famille et d'un ordre, il a été, lui aussi, résolu très diversement jusqu'ici. Ainsi, Taylor (1976) place-t-il les deux genres dans la famille des Pyrocystaceae et l'ordre des Peridiniales, tandis qu'Elbrächter & Drebes (1978) rangent *Dissodinium* dans les Blastodiniales et font de *Pyrocystis* le seul représentant des Pyrocystales... Les considérations précédentes nous incitent à la prudence, donc au conservatisme, car trop de concepts taxinomiques sont impliqués et trop d'inconnues subsistent. Les deux genres composeront donc ici la famille des Pyrocystaceae et l'ordre des Pyrocystales, à proximité immédiate de l'ordre des Dinococcales.

Famille des Pyrocystaceae (Schütt) Lemmermann, 1899

[F] Diagnose de l'ordre.

PYROCYSTIS Murray ex Haeckel, 1890

Fig. 102-103, 106-109

[pur : feu ; kustis : poche, vessie] Féminin.
Type : *P. noctiluca* Murray ex Haeckel, 1890.
Syn. : *Dissodinium* Klebs in Pascher, partim.
Gymnodinium Stein, partim.
Réf. : Pavillard, 1931, Matzenauer, 1933 (« *Dissodinium* »). Sournia, 1967. Swift & Remsen, 1970. Swift & Durbin, 1971. Bouquaheux, 1972. Swift & Wall, 1972. Taylor, 1972. Swift, 1973. Taylor, 1976 (incl. « *Dissodinium* » partim). Meunier & Swift, 1977. Elbrächter & Drebes, 1978. Pincemin & Gayol, 1978. Kuo & Shou Hangiu, 1979. Pincemin *et al.*, 1981, 1982. Sournia, 1984.

[G] Kyste : sphérique ou fusiforme ou lancéolé ou en croissant ; dimension maximale 100-1 000 µm environ. Spores : formées dans les kystes une par une ou bien par paire, soit nues ou biflagellées (ou uniflagellées quelquefois) et ressemblant à un *Gymnodinium*, soit

mes ou immobiles, soit tabulées selon le type de *Gonyaulax*. Chloroplastes présents. Noyau allongé ou réniforme (non sphérique). Bioluminescence fréquente. Mode de vie exclusivement planctonique et libre (non parasite) ; habitat exclusivement marin, plutôt océanique et plutôt tempéré-chaud.

SP Une quinzaine de noms d'espèce sont disponibles dans la littérature, mais peu d'entre eux, vraisemblablement, méritent le rang spécifique. Elbrächter & Drebes (1978) ont récemment établi ou reconstitué les cycles de cinq espèces. Dans la pratique, l'identification d'une cellule isolée est le plus souvent hasardeuse puisque, comme on l'a vu, le même cycle peut suivre diverses voies et que deux cycles distincts peuvent comporter un stade morphologiquement commun. Une confusion générique est même possible (avec *Dissodinium*) dans le cas des kystes en croissant. A noter que le nom de « *P. pseudonoctiluca* », si souvent utilisé, est un synonyme antérieur mais illégitime de *P. noctiluca* (cf. Sournia, 1984).

DISSODINIUM Klebs in Pascher, 1916a Fig. 104, 110

[dissos : double, divisé ; dino-] Neutre.
Type : *D. lunula* (Schütt) Klebs in Pascher, 1916a.
Syn. : *Diplodinium* Klebs.
Sporodinium Gönnert.
Gymnodinium Stein, partim.
Pyrocystis Murray ex Haeckel, partim.
Réf. : Drebes, 1969, 1974, 1978, 1981. Taylor, 1972, 1976. Swift, 1973. Elbrächter & Drebes, 1978. Pincemin & Gayol, 1978.

G Kystes : succession de deux générations, la première (kystes primaires) de forme sphérique, la seconde (kystes secondaires) ovale ou en croissant ; noyau central ; grande vacuole ; chloroplastes présents ou absents ; dimension maximale : 60-150 µm environ. Spores : formées dans les kystes secondaires par multiple de 2 (de 4 à 32), nues, de type *Gymnodinium* ou *Gyrodinium*, avec ou sans chloroplastes. Ces spores se fixent sur un œuf de crustacé planctonique qu'elles parasitent jusqu'au moment où elles s'en détachent sous la forme d'un kyste primaire. Eventuellement, formes de résistance en croissant. Pas de bioluminescence (sauf exception ?). Exclusivement marin, peut-être préférentiellement néritique et tempéré chaud.

La prise en compte du genre *Dissodinium* dans cet Atlas tend à remettre en cause une option arrêtée dans l'introduction : ne pas traiter les parasites... Certes, *Dissodinium* comporte un stade parasite, mais il se rencontre également sous une forme libre et chlorophyllienne et, surtout, risque d'être souvent confondu avec *Pyrocystis*. Il importait donc de présenter et de comparer les deux genres, tout en laissant de côté l'ensemble des péridiniens parasites. A ce sujet, des genres tels que *Paulsenella* (voir Drebes & Schnepf, 1982) ou *Myxodinium* (voir Cachon *et al.*, 1970), s'ils évoquent quelque peu *Dissodinium*, sont des parasites « à part entière » : chloroplastes absents ou fugaces, sporogenèse chez l'hôte même.

SP Les deux espèces connues diffèrent nettement l'une de l'autre par deux points du cycle biologique (formes des kystes secondaires, spores gymnodinioïdes ou bien péridinioïdes) et par la présence ou l'absence de chloroplastes.

Ordre des BRACHYDINIALES A. R. Loeblich III ex Sournia, 1984

O Dinoflagellés apparemment dépourvus de tabulation. Un corps central réduit, rempli en majeure partie par le noyau qui est volumineux et ovoïde. Bras rayonnants, dont certains mobiles (caractère à rechercher chez toutes les espèces). Cingulum peut apparent, sulcus inconnu. Flagelles : peut-être un seul, qui serait cingulaire. Chromatophores très particuliers, montrant une évolution vers la constitution d'un squelette interne supportant les bras. Planctoniques, libres.

Cet ordre rassemble un petit nombre de dinoflagellés très « curieux » (mais les curiosités sont courantes chez les dinoflagellés...), pourvus d'appendices mobiles. Tous les organismes en cause ont été décrits dans le cours des 20 dernières années ; si l'un des genres (*Brachydinium*) s'est avéré assez répandu, l'autre (*Asterodinium*) n'a pas été retrouvé depuis sa découverte. Le mode de reproduction étant inconnu, il pourrait s'agir ici de stades de développement d'autres dinoflagellés plus notoires.

Famille des Brachydiniaceae Sournia, 1972b

F Diagnose de l'ordre.

BRACHYDINIUM Taylor, 1963 Fig. 98, 119-120

[brachus : court (erreur pour brachion : bras) ; dino-] Neutre.
Type : *B. capitatum* Taylor, 1963.
Réf. : Taylor, 1963, 1967. Léger, 1971. Sournia, 1972b. Kruger, 1979.

G Cellules étirées, aplaties (dorso-ventralement ou latéralement ?) ; dimension maximale, entre les extrémités les plus distantes : 120 µm. Cingulum présent

mais peu visible, peut-être incomplet ; sulcus inconnu. Un flagelle, au moins, présent dont l'insertion reste à préciser. Epithèque très réduite, terminée par une protubérance apicale. Hypothèque prolongée par 2 bras latéraux et 2 bras ou appendices postérieurs ; les bras semblent articulés à leur base et sont mobiles. Thèque apparemment indifférenciée, ou bien couverte de fines crêtes. Gros noyau, très visible. Plastes nombreux, de formes diverses.

La diagnose originelle a été amendée sur plusieurs points par Sournia (1972b).

SP Quatre espèces différant entre elles par le contour et l'aspect général ; l'espèce-type apparaît aujourd'hui comme assez répandue et même localement abondante (Margalef, 1975).

ASTERODINIUM Sournia, 1972a Fig. 99

[astèr : étoile ; dino-] Neutre.
Type : *A. gracile* Sournia, 1972a.
Réf. : Sournia, 1972b.

G Diffère de *Brachydinium* par les caractères suivants.

Dimension maximale : 80 µm. Epithèque pourvue de 3 bras (l'un apical, deux latéraux), hypothèque de 2 bras. Ces bras peuvent être effilés ou tronqués à leur extrémité, rectilignes ou flexueux, épineux ou lisses. Plastes moins nombreux, alignés, ressemblant à des éléments squelettiques.

SP 2-3 espèces, apparemment jamais retrouvées depuis leur découverte.

Ordre des NOCTILUCALES Haeckel, 1894

O Cellules de moyenne ou grande taille, de forme très diverse selon les genres. Sillons et flagelles de conformation très variable selon les genres, éventuellement réduits ou absents. Amphiesma déformable, sans tabulation apparente ; cytoplasme contractile (myofibrilles) et très vacuolaire. Eventuellement : tentacule, pharynx, coque. Un système « bucco-pharyngien » complexe (cytostome, pharynx, etc.) à la croisée des sillons. Trichocystes ou mucocystes fréquents, ocelle absent. Noyau capsulé ou entouré d'une membrane particulière. Chloroplastes absents (à une exception près ?) mais symbiontes chlorophylliens chez deux genres. Ordre exclusivement marin.

Cet ordre comprend des types d'organisation extrêmement spécialisés qui offrent des exemples de convergence avec divers invertébrés. C'est ainsi que les flagelles tendent à perdre leur rôle locomoteur pour contribuer à la capture des proies, la mobilité de la cellule étant assurée par des fibrilles contractiles. Des différenciations particulières s'observent : tentacule (de divers types), puits flagellaire, coque transparente, velum, sans parler de l'appareil buccopharyngien ; à noter que ce que l'on appelle « velum » chez les Noctilucales constitue, cytologiquement, une catégorie tout à fait composite. Le cycle de développement, rarement connu dans sa totalité, est toujours complexe et l'on peut reconnaître, dans le cycle d'un genre donné, des stades proches d'un genre voisin — ce qui renforce l'unité de l'ordre. A l'exception de la noctiluque elle-même, tous les genres sont mal connus (étant souvent, d'ailleurs, de découverte récente), du fait de leur fragilité, de leur transparence et de leur polymorphisme.

Nous adoptons le découpage en 3 familles (J. & M. Cachon ; F. J. R. Taylor) tout en ajoutant, au titre d'« incertae sedis », les Pronoctilucacées. Au total, 12 genres sont concernés, dont les caractéristiques sont rassemblées dans le Tableau VI.

Famille des Noctilucaceae Kent, 1881

F Forme globuleuse. Cingulum rudimentaire ou absent ; sulcus présent mais aberrant. Tentacule présent ; velum et coque absents.

Un seul genre, car nous plaçons ailleurs *Pronoctiluca* d'une part (voir p. 54), *Pavillardia* d'autre part (p. 58).

NOCTILUCA Suriray ex Lamarck, 1816 Fig. 124

[*noctiluca* : qui brille la nuit] Féminin.
Type : *N. miliaris* Lamarck, 1816.
Réf. : Kofoid, 1920. Kofoid & Swezy, 1921. Pratje, 1921. Pavillard, 1922. Le Fèvre & Grall, 1970. Soyer, 1970. Zingmark, 1970. Taylor, 1976. Sweeney, 1978. Lucas, 1982.

G Cellule ovoïde ou sub-sphérique, son contour pouvant varier selon le stade de développement et l'état de contraction ; diamètre 200-2 000 µm. Epithèque quasi absente. Sillons atypiques ; cingulum incomplet et peu visible, pourvu d'une sorte de dent mobile de forme variable ; sulcus : à préciser (voir ci-dessous). Un seul flagelle, associé au sulcus ou au cingulum (?), hélicoïdal, court, non locomoteur, à rôle plutôt alimentaire. La région buccale, complexe, montre extérieurement un cytostome et un organe particulier, le stylet. Tentacule : strié, mobile, porteur de nombreux mucocystes, spatulé à son extrémité, servant à la cap-

Tableau VI. Identification des genres chez les Noctilucales.

Forme générale	Cingulum	Sulcus	Particularités	
globulaire	aberrant	aberrant	court tentacule, stylet, etc.	*Noctiluca*
sub-discoïde	+	+	velum, coque	*Kofoidinium*
aspect d'un gastropode	+	+	hypothèque turgescente ;	*Pomatodinium*
discoïde	+	+	coque long tentacule, coque	*Spatulodinium*
aspect d'une larve Veliger	incomplet	+	velum	*Cymbodinium*
discoïde (souvent contractée en cloche)	sillons absents ? (mais gouttière)			*Leptodiscus*
foliacé	un sillon présent		très court tentacule	*Cachonodinium*
foliacé et incurvé	?	?	2 protubérances opposées l'une bilobée)	*Scaphodinium*
foliacé (éventuellement, roulé en boule)	?	?	tentacule	*Leptophyllus*
idem	?	?		*Petalodinium*
médusoïde	probablement absents		velum	*Craspedotella*
piriforme	–	+ (?)	tentacule ; flagelles antérieurs ; gros corps de réserve	*Pronoctiluca*

ture de la nourriture. Cytoplasme en trabécules qui parcourent une grande vacuole centrale. Noyau à chromosomes non condensés (cas rare parmi les dinoflagellés) ; globules lipidiques, trichocystes et mucocystes présents. Reproduction sexuée par gamètes uniflagellés ? (à confirmer). Chloroplastes absents mais symbiontes (Prasinophycées) parfois présents.

La noctiluque est sans doute, de toutes les Dinophycées, à la fois la plus anciennement connue (sous divers noms), la plus célèbre et la plus aberrante (pour un historique depuis le 18e siècle, voir par exemple Vignal, 1878). Ses particularités ont trait à : l'ultrastructure du noyau et de divers autres organites, les fréquentes manifestations d'« eaux rouges », la bioluminescence et la présence éventuelle de symbiontes photosynthétiques. Quant au cycle de développement, que l'on dit hétérothallique, isogamique et diploïde, il est, en fait, très incertain.

Selon des recherches en cours (B. M. Sweeney), la thèque serait constituée de plaquettes hexagonales perforées. On peut (ou non...) considérer comme un sulcus la dépression courte, large et profonde délimitée par la région buccale d'une part et le tentacule d'autre part ; le flagelle unique est peut-être sulcal.

SP Une seule espèce, qui doit s'appeler *scintillans* et non *miliaris* (Taylor, 1976 ; Sournia, 1984), largement répandue et souvent abondante. La noctiluque est préférentiellement néritique et connue sous toutes les latitudes (mais peut-être pas encore signalée dans l'Antarctique).

Famille des Kofoidiniaceae Taylor, 1976

F Corps cellulaire aplati latéralement (sauf chez *Cymbodinium*). Epithèque petite ou très réduite mais toujours reconnaissable. Cingulum présent, sulcus très développé. Un voile (velum) ou une coque translucide ou les deux. Tentacule chez un seul genre (*Spatulodinium*).

KOFOIDINIUM Pavillard, 1928 Fig. 115, 125-126

[genre dédié à C. A. Kofoid ; dino-] Neutre.
Type : *K. velelloides* Pavillard, 1928 (la graphie *velleloides* de la première publication était erronée et a été corrigée par Pavillard lui-même).
Réf. : Fenaux, 1958. Cachon & Cachon, 1968a, 1974. Halim, 1968. Balech, 1971a-b. Taylor, 1976.

G Morphologie variable selon le stade de développement et le degré de contraction (la présente diagnose est celle du stade végétatif réputé adulte) ; dimension maximale : 100-800 µm. Epithèque réduite. Cingulum complet, avec flagelle ondulant. Sulcus très développé, remontant sur la face dorsale de l'hypothèque en deux arcs de cercle presque perpendiculaires l'un à l'autre, ces deux arcs sous-tendant un velum. Coque hémisphé-

rique, extrêmement transparente, finement réticulée, fixée par 2 points sur la cellule et pouvant, par pivotement, coiffer celle-ci de diverses manières. Mucocystes au bord du velum. Plusieurs stades de spores gymnodinioïdes. Inclusions colorées fréquentes, xanthelles symbiotiques chez une espèce, mais plastes absents ou exceptionnels.

Le cycle de développement est complexe et incomplètement élucidé ; pour la description des autres stades communs, voir Cachon & Cachon (1968a). Naguère réputé tropical, ce genre est tout aussi bien représenté dans les mers tempérées et même « fraîches »...

[SP] 3-4 espèces, thermophiles dans l'ensemble, souvent signalées à quelques centaines de mètres de profondeur. On les distingue, notamment, par la forme de l'épithèque et le trajet du sulcus le long de l'hypothèque.

POMATODINIUM J. Cachon & Cachon-Enjumet, 1966
Fig. 111, 121

[pôma : couvercle ; dino-] Neutre.
Type : *P. impatiens* J. Cachon & Cachon-Enjumet, 1966.
Réf. : Cachon & Cachon, 1968a.

[G] Aspect général d'un mollusque gastropode, mais forme très variable ; dimensions : 90-200 µm. Epithèque réduite, bosselée. Cingulum complet, avec flagelle ondulant. Sulcus complet, faisant tout le tour de l'hypothèque, et long flagelle sulcal. Au repos, une partie de l'hypothèque (supposée être la moitié gauche) se gonfle en un énorme lobe. Une coque hémisphérique, extrêmement délicate, aréolée, fixée au sulcus par 2 paires de crochets. La cellule peut se contracter (longues myofibrilles) et prendre alors la forme d'une cloche, d'une méduse ou d'un *Kofoidinium*. Un stade gymnodinioïde, mal connu.

[SP] Une seule espèce, retrouvée après ses auteurs en deux autres stations méditerranéennes.

SPATULODINIUM J. & M. Cachon, 1968a
Fig. 116, 123

[*spatula* : spatule ; dino-] Neutre.
Type : *S. pseudonoctiluca* (Pouchet) J. & M. Cachon ex A. R. Jr & A. R. Loeblich III, 1969.

[G] Corps cellulaire discoïde et incurvé, prolongé d'un long tentacule ; diamètre : 100 µm environ, sans le tentacule. Epithèque très réduite. Cingulum replié en deux branches parallèles et inégales, avec flagelle ondulant. Sulcus très développé, avec long flagelle issu d'un puits flagellaire. Coque hémisphérique déformable, recouvrant l'hypothèque sans adhérer à celle-ci. Tentacule tubuliforme, permanent, non rétractile mais mobile. L'organisme ne serait pas contractile. Stades gymnodinioïdes. Cytoplasme éventuellement coloré, mais plastes absents.

[SP] Une seule espèce (Atlantique N. E., Méditerranée, côte de Corée).

CYMBODINIUM J. & M. Cachon, 1967
Fig. 114, 122

[cymbo- : ressemblance avec le mollusque *Cymbulia* (kumbê : objet creux) ; dino-] Neutre.
Type : *C. elegans* J. & M. Cachon, 1967.
Réf. : Cachon & Cachon, 1969.

[G] Corps cellulaire ovoïde ou sphérique de 200 µm de diamètre environ, dans une sorte de cape ou coiffe (velum) insérée apicalement ; dimension totale : 500 µm environ. Cingulum très antérieur, incomplet, confondu en partie avec l'insertion du velum ; sulcus bien développé. Un flagelle au moins, supposé transversal, rubané, non inclus dans un sillon mais solidaire, à sa base, du velum, et dirigé vers la gauche. Le velum, contractile, est inséré immédiatement sous le cingulum, échancré ventralement et pourvu d'un lobe ventral gauche (qui contient la base du flagelle). Noyau capsulé ; trichocystes de grande taille ou absents. Cytoplasme coloré mais plastes absents.

La convergence morphologique de ce dinoflagellé avec la larve des mollusques pélagiques est frappante. Par ailleurs, la disposition du flagelle transversal est tout à fait aberrante. Pour l'ensemble de ses caractères, *Cymbodinium* répond mieux à la diagnose des Kofoidiniacées qu'à celle de la famille suivante (où il est habituellement placé).

[SP] Une seule espèce, connue seulement de ses auteurs (Méditerranée).

Famille des Leptodiscaceae Kofoid, 1905

[F] Corps cellulaire aplati antéro-postérieurement, ou bien dorso-ventralement (voir plus bas), éventuellement creusé en cloche. Sillons réduits ou absents. Tentacule ou protubérance ou velum chez quelques genres. Les flagelles (éventuellement réduits ou absents) n'assurent pas la mobilité, celle-ci étant le fait des contractions cytoplasmiques. Chloroplastes (toujours ?) absents.

L'interprétation des diverses différenciations cellulaires (gouttière, sillons, puits flagellaire, tentacule...) ne nous semble pas réglée. L'orientation, surtout, est sujette à caution : Cachon & Cachon (1969) donnent

[illegible] pour antéro-postérieur, mais on peut aussi bien le concevoir comme dorso-ventral ; on ne peut guère, toutefois, le considérer comme latéral — ce par quoi cette famille s'oppose à la précédente.

LEPTODISCUS Hertwig, 1877 Fig. 112

[leptos : mince ; *discus* : disque] Masculin.
Type : *L. medusoides* Hertwig, 1877.
Syn. : ? *Clipeodinium* Pascher.
? *Pratjetella* Lohmann.
Réf. : Cachon & Cachon, 1969.

G Cellule discoïde et amincie vers les bords, transparente et particulièrement fragile ; diamètre : 600-2 000 µm. Se présente le plus souvent sous une forme contractée, en cloche ou en parapluie. Sillons absents ? (mais une « gouttière »). Un flagelle rubané, issu d'un long puits flagellaire mais non inclus dans un sillon ; l'autre flagelle rudimentaire ou absent. Cytostome tronc-conique, très apparent, ouvrant sur la face supérieure. Gros noyau ovoïde dans une capsule protéique. Cytoplasme différencié en deux régions, l'une centrale à réticulation rayonnante, l'autre périphérique à réticulation non rayonnante. Trichocystes ? Locomotion à la manière des méduses. Spores gymnodinioïdes (qui sont peut-être des gamètes). Plastes absents.

L'organisme décrit sommairement sous le nom de *Clipeodinium* — et jamais retrouvé, semble-t-il, depuis Pascher — a une forme régulièrement conique (Fig. 113), tout comme le *Leptodiscus* (présumé) de la Figure 10d de Cachon & Cachon (1969) ; son flagelle transversal fait le tour de la cellule et l'auteur a cru voir un sulcus.

Lohmann (1919) inclut sous le nouveau nom générique *Pratjetella*, sans utiliser de nom spécifique, trois organismes qu'il avait antérieurement attribués à *Leptodiscus medusoides*. Ses descriptions sont sommaires, troublantes sur un point au moins (l'existence d'une rangée de flagelles marginaux !) et non accompagnées d'illustrations. Les *Pratjetella* de Lohman restent donc énigmatiques. La combinaison *P. medusoides* (Hertwig) Loeblich Jr & Loeblich III, 1966 apparaît à la fois comme inutile et risquée. Elle fait peser un doute non justifié sur la légitimité de *Leptodiscus medusoides* Hertwig, car ce dernier nom satisfait à toutes les règles (les trois homonymes de *Leptodiscus* sont postérieurs à 1877). De plus, pour particulier qu'il soit, *Leptodiscus* Hertwig a été décrit avec minutie, non seulement par son auteur, mais par deux spécialistes contemporains (Cachon & Cachon, 1969).

SP Une seule espèce, ou bien trois genres ? Quoi qu'il en soit, ces dinoflagellés médusoïdes ont été récoltés sous toutes les latitudes de l'Atlantique et en Méditerranée ; ils seraient même abondants (Cachon & Cachon, 1969).

CACHONODINIUM A. R. Loeblich III, 1980 Fig. 132, 140

[genre dédié à J. & M. Cachon ; dino-] Neutre.
Type : *C. caudatum* (J. & M. Cachon) A. R. Loeblich III, 1980.
Syn. : *Leptodinium* J. & M. Cachon.
Réf. : Cachon & Cachon, 1969.

G Cellule extrêmement aplatie (épaisseur : 8 µm, davantage au centre), plus longue (600 µm) que large (450 µm). Extrémité antérieure pourvue d'un court appendice ou tentacule, extrémité postérieure arrondie. Un sillon (cingulum ou sulcus ?) joignant le centre de la cellule à l'appendice antérieur ; un flagelle (lacinié ?) partiellement logé dans ce sillon, l'autre flagelle non observé ou absent. Cytoplasme à réticulation rayonnante et bordé à la périphérie par une sorte d'ourlet. Trichocystes absents. Déplacement par ondulation de toute la partie distale de la cellule. Plastes absents.

La morphologie générale et le mode de déplacement évoquent les turbellariés.

SP Une seule espèce, seulement connue par la description de Cachon & Cachon, 1969 (Méditerranée).

SCAPHODINIUM Margalef, 1963 Fig. 118, 143

[scaph- : creusé ; dino-] Neutre.
Type : *S. mirabile* Margalef, 1963.
Syn. : *Leptospathium* Cachon & Cachon-Enjumet.
Réf. : Cachon & Cachon-Enjumet, 1964. Cachon & Cachon, 1969. Léger, 1971.

G Cellule extrêmement aplatie (épaisseur : 5 µm), reployée sur l'une de ses faces (la face ventrale ?), allongée, terminée à chaque extrémité par une protubérance ; l'une de ces protubérances plus courte, bilobée et plus large que l'autre. Hauteur ou longueur totale : 160-450 µm. Sillons : à préciser. Deux flagelles, dont l'un rubané, qui contournent chacun le noyau dans un long puits ou gouttière. Cytoplasme parcouru uniformément d'un réseau de myofibrilles ; la cellule peut se replier sur elle-même, soit bord contre bord, soit extrémité contre extrémité. Gros noyau ovoïde, capsulé. Trichocystes absents. Plastes absents.

SP Une seule espèce, qui ne reste connue qu'en Méditerranée.

LEPTOPHYLLUS J. Cachon & Cachon-Enjumet, 1964 Fig. 133, 141

[leptos : mince ; phyllon : feuille] Etymologiquement neutre mais latinisé au féminin.
Type : *L. dasypus* J. Cachon & Cachon-Enjumet, 1964.
Syn. : *Abedinium* Loeblich Jr & Loeblich III (ce nom doit prévaloir dans la nomenclature zoologique).

Silva (1980b) propose de le retenir également dans la classification botanique au titre de « nomen conservandum ».
Réf. : Cachon & Cachon, 1969.

G Diffère de *Scaphodinium* par les caractères suivants.

Protubérances terminales absentes, mais un tentacule annelé et mobile (mais non contractile). Hauteur ou longueur totale : 260 µm. L'un des flagelles inclus dans le cytoplasme et servant d'axe au tentacule. Myofibrilles en plusieurs systèmes selon les parties de la cellule ; celle-ci peut se rouler en boule. Trichocystes de grande taille, mucocystes.

Voici encore un dinoflagellé « aberrant », en particulier du fait de cette sorte de flagelle intracytoplasmique.

SP Une seule espèce, connue seulement de ses auteurs (Méditerranée).

PETALODINIUM J. & M. Cachon, 1969 Fig. 117, 142

[petalon : feuilles ; dino-] Neutre.
Type : *P. porcelio* J. & M. Cachon, 1969.

G Diffère de *Scaphodinium* par les caractères suivants.

Protubérances terminales absentes, mais une extrémité effilée et l'autre obtuse (et épaissie par des sortes de vacuoles) ; dimension maximale : 230-500 µm. Myofibrilles formant un quadrillage ; la cellule peut se ramasser en boule sur elle-même. Appareil flagellaire peut-être différent dans ses détails.

SP Une seule espèce, connue seulement de ses auteurs (Méditerranée).

CRASPEDOTELLA Kofoid, 1905 Fig. 127, 147

[ressemblance avec les méduses Craspédotes (kraspedon : bordure)] Féminin.
Type : *C. pileolus* Kofoid, 1905.
Réf. : Cachon & Cachon, 1969.

G Forme d'une cloche aplatie, s'amincissant vers les bords et se terminant, à la partie inférieure, par un velum horizontal ; diamètre : 100-180 µm. Face supérieure (épithèque ?) de la cloche légèrement surélevée selon un diamètre. Sillons probablement absents. Un flagelle, issu d'un puits flagellaire, ou bien aucun flagelle. Cytostome ouvrant dans la cavité de la cloche, à la face inférieure. Cytoplasme parcouru de fibrilles et de chapelets de granulations. Locomotion à la manière des méduses. Noyau capsulé, relativement petit. Plastes probablement absents.

Les deux seules observations dont on dispose concernant ce genre divergent sensiblement. Le cycle étant inconnu, l'avenir réserve peut-être des surprises. A noter cette autre convergence fonctionnelle avec les méduses.

SP Une seule espèce (Pacifique tropical et Méditerranée).

Famille des Protodiniferaceae Kofoid & Swezy, 1921 (incertae sedis)

F Cellules de taille moyenne ou petite, plus hautes que larges. Thèque plus ou moins rigide, sans tabulation apparente. Sillons rudimentaires ou absents. Deux flagelles, insérés antérieurement, différant l'un de l'autre par leur structure et leur orientation. Un tentacule apical tubulaire. Chloroplastes absents.

Un seul genre, marin, imparfaitement connu : *Pronoctiluca* (voir les remarques qui suivent sa diagnose). Deux genres souvent inclus dans cette famille sont ici traités séparément : *Entomosigma* d'une part (voir p. 37) et *Oxyrrhis* (p. 37).

PRONOCTILUCA Fabre-Domergue, 1889 Fig. 139, 144

[pro- ou *pro-* : avant ; *Noctiluca*] Féminin.
Type : *P. pelagica* Fabre-Domergue, 1889.
Syn. : *Pelagorhynchus* Pavillard.
Protodinifer Kofoid & Swezy.
Réf. : Pavillard, 1917a (« *Pelagorhynchus* ») ; Kofoid & Swezy, 1921 (« *Protodinifer* ») ; Pavillard, 1922. Kofoid, 1931. Taylor, 1976. Elbrächter, 1979.

G Cellule fusiforme ou piriforme, longueur 15-80 µm sans le tentacule. Thèque plutôt souple, sans tabulation visible mais souvent granulée ou ponctuée. Cingulum probablement absent ; sulcus antérieur, très court (s'il s'agit bien d'un sulcus). Deux flagelles, insérés antérieurement ; l'un plus ou moins aplati et ondulant et dirigé transversalement ; l'autre dirigé postérieurement. Un tentacule apical tubulaire, mobile (mais non rétractile). Antapex arrondi ou bosselé ou rostré. Noyau (dinocaryon) antérieur ; un volumineux corps de réserve (?), strié concentriquement. Cytoplasme coloré ou non, chloroplastes absents. Kystes piriformes, pouvant conserver les flagelles (?).

Plusieurs points d'importance restent litigieux. Existe-t-il bien un court sulcus, ou bien les deux flagelles sont-ils insérés dans un puits à la base du tentacule ? Pour ce qui est du cingulum (cf. Kofoid & Swezy), il semble bien manquer. L'orientation, non plus, n'est pas certaine puisque ce protiste serait capa-

lle de nager dans les deux directions ; Kofoid (1931) envisage donc que le tentacule pourrait être postérieur... Enfin, le cycle de développement réserve certainement des surprises : ainsi, selon Cachon & Cachon (1967a), « certaines formes décrites comme des *Pronoctiluca* ne sont que des stades évolutifs de *Kofoidinium* ».

SP Trois ou quatre espèces, mais sans doute moins lorsque leurs cycles seront connus. Critères distinctifs : dimension, forme du tentacule et forme de l'antapex.

Ordre des GYMNODINIALES Lemmermann, 1910

O Cellules généralement globulaires ou ovoïdes, de diverses tailles (5-200 µm). Type d'organisation gymnodinioïde et appareil flagellaire caractéristiques de la classe. Cingulum fermé ou croisé ou effectuant plusieurs fois le tour de la cellule ou encore (exceptionnellement) incomplet ; sulcus rectiligne ou flexueux ou spiralé. Thèque plus ou moins déformable, éventuellement striée mais ne montrant jamais, en microscopie optique et dans les conditions habituelles d'observation, de tabulation ; toutefois, les techniques de coloration et la microscopie électronique révèlent, chez certains genres, un réseau formé de mailles identiques entre elles et de nombre variable (ces mailles correspondent à des vésicules de l'amphiesma, non à des plaques). Eventuellement, diverses différenciations, selon les familles et selon les genres : ocelloïde, tentacule, nématocystes, capsule périnucléaire. Cytoplasme souvent coloré par divers pigments ; chloroplastes présents ou absents.

Cet ordre contient la grande majorité des dinoflagellés dits « nus ». Cytologiquement, on le sait, cette expression est erronée mais, concrètement, elle signifie que les Gymnodiniales sont des organismes fragiles, résistant mal à la fixation et à la conservation — donc, en général, mal connus ; concrètement encore, cette malléabilité a suscité la création d'un nombre de taxons certainement excessif.

Considéré dans son ensemble, l'ordre paraît déployer simultanément plusieurs potentialités ou lignées évolutives :

— migration du cingulum, entre une position tout à fait apicale et une position tout à fait antapicale,

— déplacement du cingulum et flexion du sulcus, ces deux caractères reflétant une torsion de la cellule selon son axe longitudinal,

— fluctuation du mode de nutrition, entre l'auto- et l'hétérotrophie (la présence de plastes chez une espèce donnée n'excluant pas, d'ailleurs la phagotrophie),

— allègement ou consolidation de la thèque,

— différenciations cellulaires en pseudo-organes (ocelloïde et tentacule principalement).

Nous distinguerons 19 genres (Tabl. VII) répartis en quatre familles.

Famille des Gymnodiniaceae Lankester, 1885

F Les caractères de l'ordre, sans tentacule (sauf *Pavillardia*), sans ocelloïde et sans nématocystes. Exceptionnellement : sillons incomplets ou indiscernables. Exceptionnellement : pseudopodes. Chloroplastes présents ou absents.

Les Gymnodiniacées sont essentiellement planctoniques (soit en mer, soit en eau douce) mais contiennent quelques représentants benthiques, parmi lesquels les « zooxanthelles » symbiotiques (non traitées dans cet Atlas).

GYMNODINIUM Stein, 1878 Fig. 128-131, 148-149

[gumnos : nu ; dino-] Neutre.
Type : *G. fuscum* (Ehrenberg) Stein, 1878 (eau douce).
Syn. : *Aureodinium* Dodge.
Balechina Loeblich Jr & Loeblich III.
Ceratodinium Conrad.
Woloszynskia Thompson, partim.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Schiller, 1928b. Kofoid, 1931. Biecheler, 1952. Conrad & Kufferath, 1954. Norris, 1961. Van Meel, 1969. Campbell, 1973. Elbrächter, 1979. Dodge, 1982. Throndsen, 1983.

G Cellule de contour globulaire, ovale ou autre, éventuellement comprimée dorso-ventralement. Thèque plus ou moins fine et plus ou moins déformable, souvent striée, exceptionnellement ponctuée ; longueur 10-150 µm, exceptionnellement 200 µm. Cingulum fermé ou ouvert (en ce cas, légèrement descendant, de moins du cinquième de la longueur de la cellule), équatorial ou légèrement antérieur ou légèrement postérieur. Sulcus droit (non tordu), joignant l'apex à l'antapex ou bien incomplètement développé sur l'hyposome ou sur l'épisome ou sur les deux. Cytoplasme souvent coloré ; chloroplastes présents ou absents.

Deux délimitations plutôt arbitraires font différer ce genre, d'une part d'*Amphidinium* dont le cingulum est nettement antérieur, d'autre part de *Gyrodinium* dont le cingulum est nettement déplacé. Contrairement à Taylor (1976), nous ne pensons pas que l'existence

Tableau VII. Identification des genres chez les Gymnodiniales.

Ni nématocystes, ni ocelloïde, ni tentacule	
Sillons non discernables	*Protodinium*
Cingulum situé vers le tiers antérieur, quasi fermé, en V sur la face ventrale	*Amphidinium*
Cingulum équatorial ou presque, fermé ou un peu descendant (ouvert au plus de 1/5 de la longueur de la cellule). Sulcus droit	
Thèque apparemment non différenciée	*Gymnodinium*
Un réseau de très fines plaquettes hexagonales	*Woloszynskia*
Cingulum descendant (de 1/5 à 1/2 de la longueur de la cellule), éventuellement croisé ; sulcus droit ou flexueux	*Gyrodinium*
Cingulum descendant et croisé, effectuant 1,5 à 4 tours de la cellule. Sulcus sinueux ou spiralé	*Cochlodinium*
Cingulum situé vers le tiers postérieur ou près de l'antapex, fermé ou un peu descendant	*Katodinium*
Cingulum tout à fait postérieur. Cellule étirée antéro-postérieurement	*Torodinium*
Cingulum équatorial, incomplet (un demi-tour environ de la cellule)	
Cellule globulaire à piriforme	*Bernardinium*
Cellule aplatie, contour arrondi, apex denté	*Herdmania*
Cingulum antérieur, ouvert. Pseudopodes ramifiés	*Filodinium*
Cellule aplatie antéro-postérieurement en forme de toupie	*Ptychodiscus*
Aspect général d'un bracelet	*Pseliodinium*
Un tentacule postérieur. Ni nématocystes, ni ocelloïde	*Pavillardia*
Nématocystes fréquents. Ni ocelloïde, ni tentacule. Organisation syncitiale (à première vue, plusieurs cingulums par « cellule » ; voir texte)	*Polykrikos*
Ocelloïde présent. Nématocystes présents ou non. Tentacule absent. Cingulum descendant, effectuant plus d'un tour de la cellule. Sulcus souvent spiralé	
Nématocystes absents. Ocelloïde médian ou postérieur. Eventuellement, protutubérance antapicale	*Warnowia*
Nématocystes présents. Ocelloïde postérieur	*Nematodinium*
Ocelloïde présent. Tentacule (un long « piston » postérieur) présent. Nématocystes probablement absents	
Ocelloïde antérieur ou médian	*Erythropsidinium*
Ocelloïde apical, multiple, incolore. Cellule en forme de doigt de gant	*Greuetodinium*

d'une thèque relativement rigide justifie l'autonomie du genre *Balechina*. Par ailleurs, l'une au moins des espèces attribuées à *Woloszynskia* (genre traité p. 63), le « *W. micra* » de Leadbeater & Dodge (1966), est sans doute un *Gymnodinium* (cf. Loeblich III, 1970 ; Dodge, 1982) — qui possède, notons-le, des chloroplastes. Pour ce qui est de l'*Aureodinium* de Dodge (1967, 1982), nous suivons également la synonymie proposée par Loeblich III (1970) ; il s'agit d'une petite espèce (10 µm à peine) typiquement gymnodinioïde, au réseau assez apparent, chlorophyllienne et dont la composition pigmentaire différerait de celle (bien peu étudiée) de l'ensemble des *Gymnodinium*.

SP Un peu plus de 200 espèces (sur la valeur de celles-ci, voir à propos de l'ordre). Principaux critères : contour cellulaire, striation, position et déplacement éventuel du cingulum, trajet du sulcus, chloroplastes. Deux ou trois espèces sont bioluminescentes. Quelques espèces sont productrices de toxine, ou, du moins, ont été impliquées dans des phénomènes de mortalité de la faune marine.

GYRODINIUM Kofoid & Swezy, 1921
Fig. 136, 164-165

[gyros : cercle ; dino-] Neutre.
Type : *G. spirale* (Bergh) Kofoid & Swezy, 1921.
Syn. : *Sclerodinium* Dodge.
Spirodinium Schütt.
? *Plectodinium* Biecheler.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Schiller, 1928b. Biecheler, 1952. Hulburt, 1957. Campbell, 1973. Elbrächter, 1979. Dodge, 1982. Sournia, 1984.

G Cellules généralement globuleuses ou fusiformes, à thèque souvent striée ; longueur 15-200 µm, le plus souvent 50-100 µm. Cingulum descendant, nettement déplacé (du cinquième à la moitié de la longueur de la cellule), prenant son origine dans la moitié antérieure de la cellule et se terminant dans la moitié postérieure ; lorsqu'il est très déplacé, le cingulum effectue un peu plus d'un tour de la cellule. Sulcus droit ou légèrement sinueux, joignant (sauf exception) l'apex à l'antapex. Cytoplasme souvent coloré ; chloroplastes rarement présents.

Voir remarque sur *Gymnodinium*.

Le genre *Sclerodinium* a été tout récemment établi par Dodge (1981) pour deux espèces qui répondent à la diagnose ci-dessus mais possèdent une thèque relativement rigide (ce qui n'a pas retenu l'attention des auteurs précédents) ; cette distinction ne nous semble pas sûre.

Spirodinium détient la priorité dans la nomenclature botanique mais l'homonymie avec un Cilié est source de confusion ; de plus, l'usage a consacré l'emploi de *Gyrodinium*. Il faut donc souhaiter que ce dernier genre soit retenu comme « nomen conservandum » (proposition de Silva, 1980a).

La position du *Plectodinium* de Biecheler, 1934 (une seule espèce, Fig. 137) est ambiguë : son aspect général est celui d'un *Gyrodinium* (forme, striation, déplacement cingulaire), mais son cingulum, qui parcourt un tour et demi de la cellule, le rapproche de *Cochlodinium* ; sa capsule périnucléaire, connue également chez quelques *Gymnodinium* et *Gyrodinium* typiques ainsi que chez d'autres genres (Kofoid & Swezy, 1921 ; Greuet, 1972) justifie difficilement, à elle seule, la reconnaissance d'un genre distinct. Deux particularités de *Plectodinium*, enfin, sont à confirmer : dédoublement du flagelle postérieur, baguettes squelettiques à l'apex. Taylor (1980) attire l'attention sur la similitude de cet organisme avec le *Cochlodinium miniatum* de Kofoid & Swezy (1921).

SP Près de cent espèces (voir à propos de l'ordre), sur la foi des caractères suivants : forme et dimension de la cellule, type de striation, déplacement du cingulum et torsion éventuelle du sulcus, coloration cytoplasmique, chloroplastes. Une seule espèce est réputée toxique.

PROTODINIUM Lohmann, 1908 Fig. 138

[protos : premier, primitif ; dino-] Neutre.
(A ne pas confondre avec le dinoflagellé parasite *Protoodinium* Hovasse).
Type : *P. simplex* Lohmann, 1908.
Syn. : *Gymnodinium*, Stein, partim.
Réf. : Schiller, 1928b. Elbrächter, 1979. « *Gymnodinium* » : Dodge, 1974.

G Contour arrondi ou sub-elliptique, seulement légèrement comprimé dans le plan équatorial ; longueur : 5-25 µm. Deux flagelles, mais sillons absents ou indiscernables en microscopie optique. Noyau volumineux. Stigma. Chloroplastes présents. Exclusivement marin.

Quelles que soient les incertitudes et les divergences à propos de l'espèce-type (souvent appelée *Gymnodinium simplex*), plusieurs auteurs ont, postérieurement à Lohmann, confirmé l'existence d'organismes gymnodinioïdes apparemment dépourvus de sillons. Contrairement à l'avis général mais conformément à celui d'Elbrächter, nous conservons ce genre — du moins provisoirement, car cet auteur suggère qu'il pourrait s'agir là du stade de développement d'un autre dinoflagellé.

SP 5-6 espèces, très rarement signalées, reconnaissables par leur contour général et leur dimension.

AMPHIDINIUM Claparède & Lachmann, 1859
Fig. 134-135, 145-146

[amphi : autour, des deux côtés ; dino-] Neutre.
Type : *A. operculatum* Claparède & Lachmann, 1859.
Syn. : *Trochodinium* Conrad.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Schiller, 1928b. Biecheler, 1952. Conrad & Kufferath, 1954. Dragesco, 1965. Cao Vien, 1967. Taylor, D. L., 1971. Dodge, 1982.

G Cellule généralement globulaire (sinon : fusiforme, ou autre) souvent comprimée dorso-ventralement. Thèque déformable et fragile, éventuellement striée longitudinalement. Longueur 10-100 µm, généralement moins de 50 µm. Cingulum situé dans le tiers antérieur de la cellule, peu ou pas déplacé, formant habituellement un « V » sur la face ventrale, la pointe du V dirigée postérieurement. Epithèque réduite, de forme variable, plus ou moins escamotable. Sulcus droit (non tordu), joignant le cingulum à l'antapex et se prolongeant parfois jusqu'à l'apex. Chloroplastes présents (de taille, forme, nombre et disposition variables) ou absents.

La principale différence avec *Gymnodinium* est la position antérieure du cingulum ; les cas-limites sont donc litigieux et les spécialistes actuels divergent d'opinion sur la validité de cette séparation.

SP Environ 90 espèces, nombre d'entre elles signalées par un seul ou par quelques auteurs ; cette apparente diversité résulte probablement de la plasticité morphologique. Principaux critères utilisés : contour général, proportions de l'épisome, striation, chloroplastes. A noter que plusieurs espèces sont benthiques ou symbiotiques ; deux ou trois espèces planctoniques se sont avérées toxiques.

PSELIODINIUM Sournia, 1972b Fig. 150, 166

[pselion : bracelet ; dino-] Neutre.
Type : *P. vaubanii* Sournia, 1972b.
Réf. : Jacques & Soyer, 1977. Marasović, 1983.

G Forme d'un bracelet plus ou moins ouvert et renflé dans sa partie médiane. Thèque très mince, sans ornementation ni tabulation visibles en microscopie optique. Cingulum peu marqué, médian (équatorial ou oblique), interrompu par une sorte d'aire ventrale ou par un large sulcus (à préciser). Flagelles non observés. Episome et hyposome symétriques, chacun prolongé par un long bras recourbé et spiralé et renflé à son extrémité. Diamètre cingulaire : 18-30 µm. Un gros dinocaryon central et, peut-être, un second noyau plus petit, de type eucaryotique. Chloroplastes ou granulations colorées (à préciser). Exclusivement marin.

Contrairement à Jacques et Soyer (1977), nous ne trouvons guère à ce genre d'affinités avec les Noctilucales ; en revanche, on connaît un ou deux *Gymnodinium* dont l'épisome et l'hyposome sont curieusement prolongés (par exemple : Pouchet, 1885, pl. 2, Fig. 4a). Aucune observation n'ayant été faite, à ce jour, sur le vivant, on ignore si cet organisme possède des flagelles et si ses bras sont mobiles.

SP Une seule espèce, connue en quelques localités seulement (Canal de Mozambique, Méditerranée, Brésil).

PAVILLARDIA Kofoid & Swezy in Kofoid, 1920 Fig. 151

[dédié à J. Pavillard] Féminin.
Type : *P. tentaculifera* Kofoid & Swezy in Kofoid, 1920.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921.

G Cellule sub-ovoïde, à thèque finement striée ; longueur 60 µm. Cingulum situé sensiblement au-dessus du plan équatorial, descendant. Sulcus s'étendant presque de l'apex à l'antapex, peut-être dépourvu de flagelle. Un tentacule antapical tubulaire, très coloré (brun-orange). Cytoplasme coloré ; chloroplastes probablement absents. Exclusivement marin.

Il s'agit, en quelque sorte, d'un *Gyrodinium* à [illegible] cule... De ce fait, il semble mieux placé [illegible] l'ordre des Noctilucales où on le range hab[illegible] Ce genre est, au demeurant, très mal connu. La présence d'un flagelle sulcal est indiquée par Kofoid (192[illegible] — dont nous reproduisons l'illustration (Fig. 151), mais Kofoid & Swezy (1921) semblent, peu après, démentir ce fait.

SP Une seule espèce, connue seulement de ses auteurs (Californie).

COCHLODINIUM Schütt, 1896 Fig. 152-154, 170

[kokhlos : coquillage en spirale ; dino-] Neutre.
Type : *C. strangulatum* (Schütt) Schütt, 1896.
Syn. : ? *Schillingia* Schiller.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Kofoid, 1931.

G Contour arrondi, ovoïde ou fusiforme ; parfois une striation superficielle ; longueur 25-200 µm. Torsion d'au moins 180° et jusqu'à plusieurs tours selon l'axe longitudinal. Cingulum nettement déplacé, descendant, effectuant de 1,5 à 4 tours de la cellule. Sulcus sinueux ou spiralé, terminé ou non par deux boucles apicale et antapicale. Capsule périnucléaire (toujours ?) présente. Cytoplasme généralement coloré, chloroplastes exceptionnels. Genre exclusivement marin, non confiné, comme on l'a dit, aux mers tempérées, mais peut-être absent des mers polaires.

Les espèces dont la torsion est peu accentuée font transition avec le genre *Gyrodinium*. Le genre *Schillingia* (Fig. 155) créé assez dubitativement par Schiller (1933) pour le *Spirodinium coeruleum* de Conrad (1926), est énigmatique. Ses caractéristiques tiennent de *Gyrodinium* et de *Cochlodinium* : cellule régulièrement ovoïde, non aplatie, longueur 40-50 µm ; cingulum effectuant 1,5 tour, sulcus droit, un court appendice sur le côté gauche du sulcus à la base du cingulum ; chloroplastes présents (colorés en bleu !). Cet organisme n'a pas été retrouvé depuis sa découverte par Conrad.

SP Près de 40 espèces, dont plus de la moitié établies par Kofoid & Swezy (1921). Aucune contribution significative n'ayant été apportée depuis ce travail, c'est à juste titre que Dodge (1982) réclame une révision qui prendrait en compte la variabilité spécifique. Les critères usuels pour la détermination des espèces demeurent : forme et dimension, degré de torsion, striation, coloration.

KATODINIUM Fott, 1957 Fig. 156, 168-169

[kata, katô : en bas ; dino-] Neutre.
Type : *K. nieuportense* (Conrad) Loeblich Jr & Loeblich III, 1966.

Syn. : *Massartia* Conrad.
Amphidinium Claparède & Lachmann, partim.
Gymnodinium Stein, partim.
Réf. : Conrad, 1926. Conrad & Kufferath, 1954 (« *Massartia* »). Hulburt *et al.*, 1960. Christen, 1961 (pour les eaux douces essentiellement). Dodge, 1982.

G Cellule globulaire ou ovoïde, particulièrement déformable, non striée, comprimée ou non dorso-ventralement ; longueur 8-50 µm. Cingulum fermé ou un peu descendant, situé dans le tiers postérieur de la cellule, ou même tout près de l'antapex, d'où : épisome nettement plus haut et plus large que l'hyposome (situation inverse de celle du genre *Amphidinium*). Exceptionnellement : épisome portant une petite encoche apicale. Sulcus joignant le cingulum à l'antapex, se prolongeant rarement dans l'épisome, parfois aussi indistinct. Cytoplasme souvent coloré, chloroplastes rarement présents.

SP Une douzaine d'espèces, dont quelques-unes benthiques. Caractères distinctifs à rechercher : forme générale, disposition du cingulum, présence de plastes.

TORODINIUM Kofoid & Swezy, 1921 Fig. 157, 171

[toros : objet perçant, burin ; dino-] Neutre.
Type : *T. teredo* (Pouchet) Kofoid & Swezy, 1921.
Réf. : Elbrächter, 1979.

G Cellule allongée ou fusiforme, longueur 35-115 µm (le plus souvent 70-100 µm). Cingulum tout à fait postérieur, d'où : hyposome minuscule. Sulcus parcourant tout l'épisome, en partie sinueux et en partie rectiligne. Cytoplasme coloré ; chloroplastes ou « rhabdosomes » présents (voir plus bas). Genre exclusivement marin.

Plusieurs auteurs, depuis Kofoid & Swezy, ont signalé ce genre dans diverses mers, sans apporter de complément à la description originelle. Les « rhabdosomes » semblent être des chloroplastes d'aspect particulier (en forme de baguette) ; ils montrent bien la fluorescence de la chlorophylle (M. Elbrächter, comm. pers.), mais leur structure est inconnue.

SP Deux espèces, distinguées par leur forme générale et par le parcours du sulcus.

Gymnodiniaceae « incertae sedis »

BERNARDINIUM Chodat, 1924 Fig. 162

[de la localité-type, le col du Grand St. Bernard ; dino-] Neutre.
Type : *B. bernardinense* Chodat, 1924 (eaux douces).
Réf. : Javornický, 1962.

G Cellules globulaires ou ovoïdes ou piriformes, aplaties dorso-ventralement ; longueur 15-30 µm. Thèque très fine, sans réseau ni tabulation visibles en microscopie optique attentive. Cingulum équatorial ou presque équatorial, incomplet (il fait à peu près un demi-tour). Sulcus s'élargissant vers l'antapex qu'il atteint ou non, non prolongé sur l'épisome. Chloroplastes absents (sauf un cas douteux). Stade immobile inconnu (différence possible avec *Hemidinium*).

Tel que remanié par Javornický, ce genre peu connu inclut les divers dinoflagellés mobiles de type « *Hemidinium* » et apparemment dépourvus d'une thèque tabulée. Tant que ce point n'aura pas été établi définitivement et que le cycle de développement restera inconnu, on peut, comme le fait Javornický, classer ce genre parmi les Gymnodiniaceae.

SP Deux espèces d'eaux saumâtres ou hyperhalines ; pas de représentant franchement marin (le « *Bernardinium* sp. ? » de Taylor (1976) ne répond pas à la diagnose générique).

HERDMANIA Dodge, 1981 Fig. 161

[genre dédié à E. C. Herdman] Féminin.
Type : *H. litoralis* Dodge, 1981.
Réf. : Dodge, 1982.

G Cellule arrondie, aplatie « dorso-ventralement » (voir plus bas), portant une encoche à l'apex ; longueur 25-37 µm. Thèque relativement résistante, montrant une réticulation ou une fine tabulation (à préciser et à décrire). Cingulum situé immédiatement au-dessus du plan équatorial, incomplet (il ne fait qu'un peu plus d'un demi-tour). Sulcus évasé postérieurement, ne se prolongeant pas sur l'épisome. Chloroplastes absents. Benthique, marin.

Les relations entre sulcus et cingulum, ainsi que l'orientation de la cellule, restent à préciser. Nous placerons ce genre, non pas comme son auteur dans l'énigmatique famille des Lophodiniaceae (dont la diagnose est tout autre), mais dans celle des Gymnodiniaceae, avec les mêmes réserves que celles émises pour *Bernardinium* : tabulation et cycle à élucider.

SP Une seule espèce, connue seulement des côtes de la Grande-Bretagne.

FILODINIUM J. & M. Cachon, 1968b Fig. 163, 167

[*filum* : fil, filament ; dino-] Neutre.
Type : *F. hovassei* J. & M. Cachon, 1968b.

G Cellule de contour variable (grossièrement cordiforme), rétréci postérieurement ; longueur 10-50 µm

selon les stades. Cingulum antérieur, oblique, ouvert ; sulcus et relations entre cingulum et sulcus : à préciser. Des pseudopodes plus ou moins nombreux et issus d'un ou plusieurs troncs, selon les stades de croissance. Chloroplastes présents, au moins au terme du développement. Exclusivement marin.

Bien que fixé (sur des Appendiculaires) et rampant, *Filodinium* a conservé ses flagelles. Pour J. & M. Cachon, les pseudopodes (ou rhizoïdes ?) ne sont nullement des suçoirs et le dinoflagellé est, non pas parasite, mais « phorétique » ; la présence de plastes appuie cette opinion. Mais où placer ce genre ? Ses auteurs le situent « provisoirement » parmi les Gymnodiniales. Nous ferons de même en lui attribuant, plus provisoirement encore, la famille des Gymnodiniaceae ; peut-être, lorsqu'il sera mieux connu, cet organisme devra-t-il donner lieu à l'établissement d'une nouvelle famille.

SP Une seule espèce, connue seulement de ses auteurs (Méditerranée).

Famille des Polykrikaceae Kofoid & Swezy, 1921

F Organismes gymnodinioïdes soudés entre eux (ou incomplètement divisés) par groupes de 2 à 16, en forme de tonnelet. Nématocystes (à filament spiralé) fréquents ; ocelloïde et tentacule absents. Chloroplastes présents ou non. Exclusivement marins. Un seul genre.

Cette famille désigne un type d'organisation cellulaire unique parmi les Dinophyceae ; on peut y voir, ou bien des « chaînes linéaires (somatelles) résultant d'une division transversale inachevée » (Chatton, 1952), ou bien des « colonies permanentes » (Kofoid & Swezy, 1921). Cytologiquement parlant, il s'agit de syncitiums dans lesquels se distinguent plusieurs unités fonctionnelles qu'E. Chatton appelait « synergides », elles-mêmes caractérisées par un appareil flagellaire complet (cingulum + sulcus) ; il y a, d'ordinaire, deux fois moins de noyaux que de synergides (ou, si l'on préfère, deux appareils flagellaires pour un noyau).

POLYKRIKOS Bütschli, 1873 Fig. 160, 184-185

[polus : nombreux ; krikos : anneau] Masculin.
Type : *P. schwartzii* Bütschli, 1873.
Syn. : *Pheopolykrikos* Chatton.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Chatton, 1931, 1952. Hulburt, 1957. Dodge, 1982. Pour les kystes : Reid, 1978. Morey-Gaines & Ruse, 1980. Harland, 1981.

G Groupe de 2 à 16 (généralement 4-8) synergides formant un tonnelet comprimé ou non dorso-ventralement. Longueur 30-200 µm. Thèque déformable, striée longitudinalement ou réticulée ou apparemment lisse. Cingulum fermé ou descendant. Les sulcus des différentes synergides sont en continuité les uns avec les autres ; le flagelle sulcal de la synergide postérieure est habituellement plus long que les autres. Organismes particulièrement actifs et voraces. Nématocystes fréquents. Cytoplasme coloré ; chloroplastes présents ou absents selon les espèces. Kystes ovoïdes, 75-160 µm, à thèque formée d'une réticulation très grossière (peut-être verticillée) éventuellement tuberculée, avec archéopyle apical. Bourgeonnement possible sous la forme de cellules à cingulum très déplacé, de type *Gyrodinium*. Plutôt néritique, sans doute cosmopolite (sauf mers polaires ?).

SP 4-5 espèces plus ou moins sûres parmi les 8 décrites (on exclura résolument le « *P. grassei* » qui relève d'une erreur d'interprétation) ; une espèce, au moins, est connue également sur les sédiments. Critères spécifiques : forme générale, aspect de la thèque, degré d'individualisation des synergides, déplacement du cingulum, présence de plastes. Une espèce, au moins, est bioluminescente.

Famille des Ptychodiscaceae Lemmermann, 1899

F Cellule discoïde résultant d'un aplatissement antéro-postérieur (et non latéral ni dorso-ventral), de taille moyenne (diamètre 100 µm environ). Episome et hyposome plus ou moins aplatis, séparés par un cingulum très marqué. Sulcus présent, sur l'hyposome seulement. Sans différenciations cytologiques particulières. Chloroplastes présents ou absents. Un seul genre, qui est marin.

Cette famille nous semble mieux placée ici que parmi les Peridiniales où on la range habituellement.

PTYCHODISCUS Stein, 1883 Fig. 159, 187

[ptux : pli, repli ; *discus* : disque] Masculin.
Type : *P. noctiluca* Stein, 1883.
Réf. : Paulsen, 1949. Boalch, 1969. Taylor, 1976.

G Cellule en forme de toupie aplatie ; diamètre 60-120 µm, hauteur 30-60 µm. Thèque plutôt rigide mais assez déformable (selon les conditions de conservation des spécimens fixés), sans ornementation ni tabulation visibles. Episome discoïde, portant une carène qui joint le centre au bord ventral. Cingulum profond, fermé. Hyposome un peu plus grand que l'épisome, en forme d'assiette creuse, entamé par un sulcus large et court. Un seul pore pour les deux flagelles (?), bien que ceux-ci ne semblent pas avoir été observés. Chloroplastes généralement (ou toujours ?) présents.

SP Boalch (1969) a réuni en une seule les trois espèces décrites jusqu'à cette date. Plus récemment, un *Gymnodinium (G. breve)* a été transféré dans le genre *Ptychodiscus* par Steidinger (1979) — ce qui nous paraît tout à fait injustifié.

Famille des Warnowiaceae Lindemann, 1928

E Cellules généralement globulaires ou ovoïdes, de taille moyenne (30-150 µm sans l'éventuel tentacule). Un organe photorécepteur, unique parmi les dinoflagellés et parmi l'ensemble des protistes : l'ocelloïde (voir plus bas). Cingulum toujours déplacé (mais plus ou moins), sulcus presque toujours spiralé. Facultativement, selon les genres : tentacules, nématocystes (en sus des trichocystes) et capsule périnucléaire. Cytoplasme vivement coloré mais chloroplastes généralement absents. Famille exclusivement marine.

L'ocelloïde est un organite hautement différencié dans lequel on peut reconnaître, essentiellement : un corps lenticulaire réfringent en saillie sur la cellule, simple ou composite, le « hyalosome », et une masse pigmentée ou « mélanosome », dérivée de l'appareil plastidial ; la description détaillée est beaucoup plus complexe (Greuet, 1968a, 1978, 1982). Cet organite est souvent appelé ocelle, mais l'on peut, avec Greuet, réserver ce terme à l'organe des métazoaires. Le tentacule, quand il existe, est tout aussi différencié. Ce sont les détails de ces deux structures qui ont présidé à la définition des espèces ; cependant, les observations de Greuet (1973) sur le vivant lui laissent à penser que chacun des genres pourrait être monospécifique. Au demeurant, la plupart des Warnowiaceae sont rares ou fragiles (ou les deux), donc peu connues ; il n'est donc pas assuré que leur distribution géographique soit, comme on le dit, préférentiellement tropicale-tempérée et océanique.

WARNOWIA Lindemann, 1928 Fig. 172-174, 183

[étymologie : ?] Féminin.
Type : *W. fusus* (Schütt) Lindemann, 1928.
Syn. : *Pouchetia* Schütt.
Protopsis Kofoid & Swezy.
? *Proterythropsis* Kofoid & Swezy, partim.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921 (« *Pouchetia* »). Greuet, 1973. Elbrächter, 1979.

G Cellule globulaire, ovoïde ou « boudinée » ; longueur : 30-145 µm. Thèque éventuellement striée. Cingulum descendant, effectuant plus d'un tour (jusqu'à 2), sans crêtes cingulaires. Sulcus infléchi ou spiralé sur son parcours intercingulaire, puis formant (souvent) deux boucles apicale et antapicale, effectuant ainsi, au total, de 2 à 5 fois le tour de la cellule. Eventuellement, la partie de l'hyposome entourée par la dernière spire du sulcus forme une protubérance plus ou moins mobile ou même rétractile. Ocelloïde présent, en position médiane ou postérieure. Noyau situé en avant de l'ocelloïde, contenu (toujours ?) dans une capsule périnucléaire. Cytoplasme très coloré. Chloroplastes absents. Spores gymnodinioïdes.

La torsion des sillons, qui rappelle le genre *Cochlodinium*, est ici amplifiée par les boucles apicale et antapicale du sulcus. Les *Protopsis* (5 espèces décrites), à torsion nulle ou peu marquée, ne sont que des stades d'enkystement destinés à redonner des *Warnowia* typiques (Greuet, 1973). Quant au genre *Proterythropsis*, il convient de traiter séparément les deux espèces qui lui ont été attribuées :

— l'espèce-type, *P. crassicaudata* (Fig. 175), est conforme en tous points à la diagnose ci-dessus, si ce n'est que sa protubérance antapicale est un court tentacule. Kofoid & Swezy n'en ont récolté qu'un seul spécimen ; l'espèce est postérieurement mentionnée par Wood (1963) qui la représente dans une sorte de kyste. Il s'agit donc d'un cas litigieux.

— l'autre espèce, *P. vigilans*, pourvue de nématocystes, est devenue le type du genre *Nematopsides* (voir : *Nematodinium*).

SP 25 espèces, très rarement signalées, que l'on distingue par leur ocelle (position, structure, coloration), la torsion du sulcus et la coloration du cytoplasme ; ces caractères sont toutefois, selon Greuet, éminemment variables selon le stade de développement des organismes (voir à propos de la famille).

NEMATODINIUM Kofoid & Swezy, 1921
Fig. 178-179, 186.

[nêma (de : nématocystes) : filament ; dino] Neutre.
Type : *N. partitum* Kofoid & Swezy, 1921.
Syn. : *Nematopsides* Greuet.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Lebour, 1925. Kofoid, 1931. Francis, 1967. Mornin & Francis, 1967. Greuet, 1978. Elbrächter, 1979.

G Cellule ovale ou fusiforme, hauteur 80 (30 ?) - 100 µm. Cingulum très déplacé, effectuant plus d'un tour de la cellule, sans crêtes cingulaires. Sulcus spiralé, avec boucles apicale et antapicale. Ocelloïde simple ou composé, situé très postérieurement. Noyau situé dans la moitié antérieure de la cellule. Nématocystes (à plusieurs filaments courts et rectilignes) présents. Cytoplasme coloré, chloroplastes présents.

Le « *N. armatum* » décrit et figuré par Dodge (1982) ne répond pas à la diagnose générique (il est plus petit, possède des plastes, et son sulcus est droit).

Greuet (1973) considère que le « *Proterythropsis vigilans* » de Marshall (1925), qui possède des nématocystes et un tentacule mobile, ne peut appartenir ni à *Proterythropsis* (genre douteux), ni à *Erythropsis*, ni à *Nematodinium*; d'où le nouveau genre *Nematopsides* établi par Greuet. Cependant, le tentacule en question, incomplètement décrit, est peu développé, et s'apparente plutôt à une brève expansion de la partie postérieure du sulcus (ou du cingulum, selon Marshall). Pour autant que l'on connaisse les cycles de développements de tous ces genres, ce *P. vigilans* (ici, Fig. 176) ressemble fort à un *Nematodinium*. Par ailleurs, Greuet (1973) a décrit et figuré très sommairement un « *Nematopsides tentaculoides* » pourvu de nématocystes et d'un « prolongement postérieur aplati », dont l'étude détaillée reste à faire.

SP Quatre espèces, rarement signalées, distinguées principalement selon la structure de l'ocelle.

ERYTHROPSIDINIUM P. C. Silva, 1960 Fig. 188

[eruthros : rouge ; opsis : vue ; dino-] Neutre.
Type : *E. agile* (Hertwig) P. C. Silva, 1960.
Syn. : *Erythropsis* Hertwig.
Pouchetia Schütt, partim.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921 et Greuet, 1967, 1970 (« *Erythropsis* »). Elbrächter, 1979.

G Corps cellulaire globuleux ; longueur : 50-120 µm (sans le tentacule). Episome réduit, tronqué antérieurement, parfois acuminé ou portant une lamelle apicale (celle-ci, selon les conditions d'observation, peut prendre l'aspect d'une corne). Cingulum descendant, bordé ou non de crêtes. Sulcus rectiligne ; flagelle sulcal souvent absent. Un tentacule (ou « dard », ou « piston ») qui atteint jusqu'à 4 fois la longueur du corps cellulaire, inséré dans une invagination postéro-ventrale de l'hyposome (dans le prolongement du sulcus), en continuelle extension et rétraction sur le vivant ; selon l'état du matériel, ce tentacule se termine, ou non, par une sorte de stylet. Ocelloïde situé antérieurement (quelquefois : médialement) et à gauche du sulcus, très développé, son mélanosome souvent rougeâtre. Un cytostome, un cytopharynx et un appendice buccal à rôle suceur (stomopode) logé dans le sulcus. Nématocystes ? Un système fibrillaire complexe. Noyau souvent contenu dans une capsule à une ou plusieurs couches. Cytoplasme souvent coloré en rouge ; chloroplastes absents. Spores gymnodinioïdes. Peut-être absent des mers froides.

La nature des crêtes cingulaires est incertaine et leur présence pourrait n'être que temporaire. La fonction du tentacule est, selon Greuet, exclusivement locomotrice. La complexité de ce protiste et le développement de l'ocelloïde ont donné lieu, lors de sa découverte à la fin du XIXe siècle, à la querelle historique entre R. Hertwig et C. Vogt, ce dernier interprétant *Erythropsidinium* comme une vorticelle ayant ingéré un ocelle de méduse.

SP Dix espèces décrites, dont 6 réduites récemment par Elbrächter (1979) au rang de synonymes d'*E. agile* (voir aussi remarque à propos de la famille). Les 4 espèces restantes différeraient entre elles par leur ocelloïde, leur tentacule et la forme de l'épisome.

GREUETODINIUM Loeblich III, 1980 Fig. 177, 206

[dédié à C. Greuet ; dino-] Neutre.
Type : *G. cylindricum* (Greuet) Loeblich III, 1980.
Syn. : *Leucopsis* Greuet.
Réf. : Greuet, 1968b (« *Leucopsis* »).

G Corps cellulaire en doigt de gant, longueur 115 µm (sans le tentacule). Cingulum, exceptionnellement ici, dextrogyre ; débutant très antérieurement (épisome réduit), son parcours est d'abord transversal, puis longitudinal, enfin spiralé. Sulcus lui aussi dextrogyre, d'abord longitudinal puis spiralé. Les dernières spires des deux sillons sont confluentes. Ocelloïde occupant tout l'épisome, composé d'une quinzaine de hyalosomes et à peu près incolore. Nématocystes ? Tentacule (ou piston) inséré au fond d'un entonnoir postérieur. Chloroplastes absents.

Compte tenu du trajet particulier des sillons et de la position de l'ocelloïde, l'orientation de cette cellule reste à confirmer. Le tentacule serait, ici aussi, essentiellement locomoteur.

SP Une seule espèce, connue seulement de son auteur (Méditerranée).

Famille des Woloszynskiaceae Bourrelly ex Starmach, 1974

F Cellules globulaires, plus ou moins comprimées dorso-ventralement. Cingulum à peu près médian, complet, fermé ou légèrement descendant. Sulcus joignant l'apex à l'antapex. Thèque très mince formée de plaquettes hexagonales identiques. Stigma et chloroplastes présents. Famille essentiellement continentale.

Loeblich (1976, 1982) incorpore les Woloszynskiacées dans la famille, également monogénérique, des Lophodiniacées ; il nous semble plus prudent de maintenir la séparation. Quelle que soit l'option retenue, il ne fait pas de doute que l'on se trouve ici à mi-chemin des Gymnodiniales et des Peridiniales et que cette famille pourrait tout aussi bien être incluse dans l'ordre suivant.

WOLOSZYNSKIA Thompson, 1951 Fig. 158

[dédié à J. Woloszýnska] Féminin.
Type : *W. reticulata* Thompson, 1951 (eau douce).
Réf. : (sous le nom de « *Glenodinium danicum* ») Braarud, 1935. Dodge, 1982. L'essentiel de la littérature concerne des espèces d'eau douce : Crawford *et al.*, 1971. Von Stosch, 1973. Crawford & Dodge, 1974. Pfiester *et al.*, 1980.

G Cellules globulaires, un peu ou nettement aplaties dorso-ventralement, de petite ou moyenne taille (longueur : 18-80 µm, généralement 30 µm environ). Cingulum équatorial ou légèrement sous-équatorial, fermé ou légèrement descendant. Sulcus prolongé jusqu'à l'apex par une acrobase (ou par une carène ?) et atteignant l'antapex. Thèque hyaline, très mince, formée de nombreuses petites plaques à peu près hexagonales et identiques entre elles. Division cellulaire à l'intérieur de la cellule-mère. Sexualité connue. Pusule très développée, tubulaire (chez une espèce au moins). Stigma présent, dans l'hypothèque près du sulcus. Chloroplastes présents. Genre essentiellement continental.

SP On peut rattacher à ce genre le « *Glenodinium danicum* » dont on sait depuis Braarud (1935) que la thèque est finement réticulée ; il ne peut donc, en effet, s'agir là d'un *Glenodinium*, quelle que soit l'acception retenue pour ce genre (voir p. 97). Cet organisme, assez courant dans les eaux côtières tempérées et subtropicales (Dodge, 1982 ; Elbrächter, comm. pers.), serait actuellement le seul représentant marin du genre et de la famille ; il reste à décider du nom qu'il doit porter (une nouvelle combinaison devra éventuellement être introduite). Rappelons que le « *W. micra* » de Leadbeater & Dodge (1966) est un *Gymnodinium* (Loeblich, 1970 ; Dodge, 1982).

Ordre des PERIDINIALES Haeckel, 1894

O Cellules de formes et tailles diverses, avec ou sans cornes ou épines ou autres expansions. Thèque plus ou moins épaisse, peu ou pas déformable, cassante, contenant des plaques cellulosiques qui sont le plus souvent visibles, au moins en partie, en microscopie optique sans traitement particulier. Ces plaques, généralement polygonales, sont de dimensions et de contour très divers ; elles sont apparemment assemblées en séries ou groupes selon des principes qui sont constants (ou quasi constants) soit pour l'ordre, soit pour les rangs taxinomiques inférieurs (voir plus bas). Bien que le contour général de la cellule reflète ordinairement une vague symétrie bilatérale ou dorso-ventrale, cette symétrie disparaît à l'examen des plaques car les sutures entre celles-ci ne constituent en aucun cas un plan longitudinal (à la différence des Prorocentrales et des Dinophysales). Chloroplastes présents ou absents.

Les principes qui régissent le nombre et la disposition des plaques constituent la « tabulation ». Lorsque nous écrivons, ci-dessus, que ces principes sont constants ou quasi constants pour un rang taxinomique donné, il serait plus correct, épistémologiquement, de dire que... la classification des Peridiniales, à tous les rangs taxinomiques, repose essentiellement sur la tabulation. Certes, les familles, les genres, les espèces et les taxons infraspécifiques diffèrent également par la taille, le contour général, l'extension des éventuelles excroissances et l'ornementation superficielle de la thèque, mais la classification, telle que pratiquée jusqu'à aujourd'hui, se fonde essentiellement sur le nombre et la disposition mutuelle des plaques. Nous ne remettons pas ce dogme en cause, mais tenions à le rappeler.

Plusieurs systèmes ont été proposés pour désigner les plaques des Peridiniales ; le premier d'entre eux (Stein, 1883) est aujourd'hui centenaire. Celui de Kofoid (1907, et surtout 1909a) a eu le mérite de synthétiser tous les précédents en empruntant à chacun d'eux ce qu'il avait de plus cohérent et de plus pratique. Par la suite, ce système s'est vu proposer, d'une part, des modifications de pure forme ayant trait aux choix des désignations ou symboles (Fauré-Frémiet, 1908 ; Broch, 1910a ; Paulsen, 1911 ; Graham, 1942 ; etc.), d'autre part quelques altérations de caractère plus fondamental qui seront examinées plus loin. Comme tout système, celui de Kofoid a ses imperfections mais on peut dire qu'il demeure le meilleur, dans la mesure où aucune proposition dont la portée serait aussi générale et dont l'application serait infaillible n'a pu lui être substituée. Faisons tout de suite justice de la critique selon laquelle l'interprétation kofoidienne n'est que descriptive et formelle (Taylor, 1979a) car, dès lors que l'on veut « donner vie » à la tabulation des dinoflagellés en envisageant des dédoublements, des fusions et des migrations de plaques, le vice de subjectivité devient flagrant.

Les postulats sont les suivants :

— le cingulum (et non un équateur rigoureusement géométrique) divise la cellule en deux moitiés homologues ;

— les plaques sont disposées en plusieurs séries latitudinales (« latitudinales », et non méridiennes) ;

— dans une série donnée, la numérotation se fait à partir de la plaque la plus ventrale ou de la plaque située immédiatement à la gauche du sulcus ; on contournera ensuite la cellule dans la direction du flagelle transversal (de l'insertion de celui-ci à son extrémité

libre), c'est-à-dire : sens contraire des aiguilles d'une montre en vue apicale, sens des aiguilles d'une montre en vue antapicale ;

— dans chacune des séries, le nombre des plaques est constant pour un rang taxinomique donné (à défaut, ce nombre varie entre des limites définies).

Deux handicaps surgissent toutefois, et avec eux les divergences d'interprétation dont nous ferons état dans les descriptions génériques. D'une part, il peut exister des plaques isolées ou des verticilles incomplets de quelques plaques, qu'il serait arbitraire d'attribuer à une série plutôt qu'à une autre ; ces plaques ont donc été appelées intercalaires, intermédiaires, accessoires, plaque transitionnelle, ou plaque X, etc... De récentes propositions (Eaton, 1980) pallient, mais en partie seulement, cette situation et l'avenir dira si ce système amendé est pratique et généralisable. D'autre part, si épithèque et hypothèque sont homologues « de droit », elles sont, en fait, construites différemment. Sur l'épithèque, la présence habituelle d'un pore apical constitue un repère évident et univoque qui fait défaut à l'antapex ; de plus, l'hypothèque des Peridiniales (comme celle des Dinophysales) est nantie d'une série de plaques qui n'est pas du tout latitudinale, mais longitudinale, formant le sulcus. Pour ces raisons, la tabulation de l'hypothèque est, pour l'ensemble de l'ordre, souvent confuse par rapport à celle de l'épithèque ; un fait vient cependant remédier à cette situation : l'organisation de la moitié postérieure de la thèque s'avère, dans l'ensemble encore, plus constante et moins diversifiée que celle de la moitié antérieure.

Kofoid (1909) prend en compte cinq séries : les apicales, les intercalaires (antérieures), les précingulaires, les postcingulaires et les antapicales. Cet auteur n'ignorait nullement l'existence d'autres plaques plus petites — voire à peine visibles en microscopie optique — et a même contribué à leur description, mais il les tenait pour mineures. Sur ce point, la postérité l'a contredit (travaux de Nie, Abé, Graham, Balech) et la description complète du squelette des Peridiniales doit aujourd'hui comporter 9 catégories que nous allons maintenant définir, de l'apex vers l'antapex (pour les illustrations, se reporter, par exemple, aux Fig. 263-276 ou 290-299).

La région du pore apical.

Presque toutes les Péridiniales possèdent à l'apex un pore ou une sorte de cheminée. En fait, cette région est, elle aussi, constituée de plaques, mais celles-ci se trouvent à la limite de résolution du microscope optique et n'ont été décrites que chez peu d'espèces. D'après les observations toutes récentes de Dodge & Hermes (1982) en microscopie à balayage, cette région de la thèque peut comporter trois éléments : (1) la plaque du pore, percée d'une ouverture de forme variable (foramen, fente, double fente, anneau de perforations, etc.), (2) une plaque qui recouvre en partie cette ouverture, (3) éventuellement, une troisième plaquette (« canal plate » ou « X » selon les auteurs) qui joint la plaque du pore à la première plaque apicale.

Cette région pourrait s'avérer d'un grand intérêt taxinomique et aussi biologique, mais elle a été si peu étudiée jusqu'ici que nous ne détaillerons pas sa description et, dans les formules, nous bornerons à indiquer ou omettre le symbole P selon qu'un pore apical est présent ou non.

Les plaques apicales.

Elles bordent l'apex ou le pore apical. Nous pensons devoir rejeter catégoriquement l'éventualité selon laquelle une plaque apicale peut, après migration vers le cingulum, se trouver isolée de l'apex (A. R. Loeblich III, divers travaux) ; sans rejeter la possibilité d'une telle évolution, nous considérons que la plaque en question n'est pas alors (ou : n'est plus) une apicale.

La série apicale est, soit totalement isolée du cingulum, soit contiguë à celui-ci sur la face ventrale par l'intermédiaire de l'une des apicales qui, en ce cas, est toujours la première de la série. Cette alternative, accessoire pour certains auteurs, est ici prise en compte dans la délimitation des genres et des familles.

Désignation : nombre ou numéro d'ordre suivi de l'exposant ′. Ainsi, 4′ signifie : quatre plaques apicales présentes, ou bien : quatrième plaque apicale, cette légère ambiguïté étant toujours levée par le contexte.

Les plaques intercalaires antérieures.

Quand elles existent, ces plaques ne forment jamais un verticille complet. On les définit comme ne jouxtant ni l'apex, ni le cingulum ; elles sont le plus souvent dorsales.

Désignation : pour le dénombrement de la série, le nombre suivi de la lettre a (exemple : 3a) ; pour l'identification de l'une des plaques : son numéro d'ordre en indice après la lettre a (exemple : a_3).

Les plaques précingulaires.

Elles bordent antérieurement le cingulum.

Désignation : nombre ou numéro d'ordre suivi de l'exposant ″.

Les plaques cingulaires.

Elles constituent le cingulum. D'observation plus délicate que les trois séries précédentes, elles n'ont acquis que récemment une valeur taxinomique, et ceci, curieusement, au sein de l'unique famille des Peridiniaceae.

Désignation : pour le dénombrement de la série, le nombre suivi de la lettre c (exemple : 3c) ; pour l'identification de l'une des plaques, son numéro d'ordre en indice après la lettre c (exemple : c_3).

Les plaques sulcales.

Elles constituent le sulcus qui, chez les Peridiniales, s'étend principalement sur l'hypothèque (atteignant l'antapex ou non), mais peut former une avancée plus ou moins accusée sur l'épithèque (Fig. 294). Leur observation en microscopie optique est si délicate que seuls quelques spécialistes peuvent la mener à bien (à noter que la microscopie électronique n'a pas apporté, en l'occurrence, d'aide significative). Ces plaques répondent à un type d'organisation assez uniforme pour l'ensemble de l'ordre, et dans ses détails, remarquablement constant chez les genres et chez les espèces (travaux d'Abé, de Balech et quelques autres). On y reconnaît 4 plaques principales : s_a (sulcale antérieure, qui peut former une encoche dans l'épithèque), s_p (postérieure), s_s (gauche ou senestre) et s_d (droite), et 2-3 éléments moins bien caractérisés ; les flagelles sont issus, selon Balech, non pas d'un « pore flagellaire », mais de deux ouvertures centrales masquées par une plaquette ou une membrane (s_m).

Nous ne reproduisons pas, dans cet Atlas, la description détaillée du sulcus des différents genres (mais en indiquons, le cas échéant, les particularités marquantes) ; les références permettront néanmoins au lecteur d'accéder à cette description, lorsqu'elle est disponible.

Désignation : pour le dénombrement de la série, le nombre suivi de la lettre s (exemple : 6s) ; pour l'identification de l'une des plaques, voir ci-dessus.

Les plaques postcingulaires.

Elles bordent postérieurement le cingulum et sont interrompues ventralement par le sulcus.

Désignation : nombre d'ordre suivi de l'exposant ''' (ou ‴, selon le registre des caractères typographiques disponibles).

Les plaques intercalaires postérieures.

Lorsque présentes, ces plaques ne forment jamais une série complète. On peut les définir comme ne jouxtant ni l'antapex, ni le cingulum, mais l'application pratique de ce critère est souvent incertaine (voir la série suivante).

Désignation : pour le dénombrement de la série, le nombre suivi de la lettre p (exemple : 2 p) ; pour l'identification de l'une des plaques : son numéro d'ordre en indice après la lettre p (exemple : p_2).

Les plaques antapicales.

Elles forment, en principe, l'antapex, mais on a vu plus haut que celui-ci n'est pas matérialisé par un pore. La distinction entre antapicales et intercalaires postérieures prête donc souvent à controverse.

Balech (1979b, 1980b) propose se substituer à cette notion celle de « plaques périsulcales », qu'il définit comme jouxtant le sulcus et non le cingulum ; selon cet auteur, les plaques intercalaires postérieures sont alors celles qui ne jouxtent ni le sulcus, ni le cingulum. Cette conception aurait l'avantage de la simplicité et l'inconvénient d'instaurer un état de confusion jusqu'à ce que le système classique soit oublié... Nous ne retenons pas ici la proposition de Balech, mais celle-ci devra être prise en compte lorsqu'une classification unitaire (et non plus : kaléidoscopique) de la classe sera enfin envisagée.

Désignation : nombre ou numéro d'ordre suivi de l'exposant ″″ (ou ''''', selon le registre des caractères typographiques disponibles).

Nous subdivisons l'ordre en 13 familles (Tableau VIII), auxquelles s'ajoute une catégorie d'« incertae sedis ». Les genres sont au nombre de 51 (Tableau IX).

Famille des Crypthecodiniaceae Biecheler, 1952

[F] Cellules de contour arrondi, aplaties ou non dorso-ventralement, plutôt petites (ordinairement moins de 50 µm). Cingulum équatorial et incomplet (une demi-circonférence seulement) ; sulcus présent sur l'hypothèque seulement, s'élargissant vers l'antapex. Thèque très fine et déformable, pourvue d'une tabulation constante ou semi-constante qui, du fait de la particularité du cingulum, s'écarte du modèle général de l'ordre ; cette tabulation est d'observation très difficile. Pore apical absent. Chloroplastes présents ou absents. Kystes coccoïdes ou palmelloïdes.

Nous modifions ici l'acception originelle de cette famille dont l'individualité tient moins, à notre avis, aux détails de la tabulation (laquelle est, de toutes manières, aberrante) qu'à la possession d'une thèque à la fois légère et tabulée et à l'existence d'un cingulum incomplet. Dans cette acception nouvelle, la famille des Crypthecodiniacées a pour synonyme celle des Hémidiniacées de Bourrelly (1970) qui lui est postérieure et dont le type, *Hemidinium*, semble moins bien caractérisé que *Crypthecodinium*.

Les deux genres qui composent cette famille remettent en cause, d'une part, la distinction entre dinoflagellés nus et cuirassés, d'autre part l'interprétation taxinomique d'une alternance de deux générations mobile et immobile. Le premier point est le moins embarrassant : même ténue, la tabulation est assez nettement définie — ce qui conduit à classer les organismes en question parmi les Peridiniales, et non parmi les Gymnodiniales comme on le fait souvent. L'autre problème est une alternative : ou bien la « spore » prime le kyste (solution ici retenue), ou bien le kyste prime la spore (auquel cas les Crypthecodiniacées doivent être placées parmi les Dinococcales).

Cette famille ne compte que deux genres : *Crypthecodinium* (globulaire, non chlorophyllien) et *Hemidinium* (ovoïde, chlorophyllien).

Tableau VIII. Caractéristiques des familles de l'ordre des Peridiniales (pour les tabulations, voir tableau suivant)

Famille	Aspect et forme	Cingulum	Particularités
Crypthecodiniaceae (2 genres)	petites cellules arrondies, sans expansions	équatorial, incomplet (1/2 tour)	thèque très fine, tabulation peu marquée et aberrante
Ceratiaceae (1 genre)	plusieurs cornes souvent tubulaires ou autres expansions	incomplet (3/4)	sulcus très large et aberrant (« aire ventrale »)
Podolampadaceae (2 genres)	contour variable ; ailettes et épines postérieures	apparemment absent (voir texte)	
Oxytoxaceae (5 genres)	en toupie ou en fuseau (ou parfois, globulaire)	antérieur (ou parfois, équatorial)	apex et antapex étirés ou pointus (ou parfois, arrondis)
Ostreopsidaceae (2 genres)	globulaire ou lenticulaire, sans expansions ; petite taille	équatorial	apex excentrique
Cladopyxidaceae (2 genres)	globulaire ; +/− fortes épines ou ramifications ; plutôt petite taille	vers le tiers antérieur, complètement planizone	
Heterodiniaceae (2 genres)	épithèque conique (ou parfois, en cloche) ; hypothèque bifurquée (ou parfois, arrondie) ; plutôt grande taille	équatorial	un pore ventral au milieu de l'épithèque
Ceratocorythaceae (1 genre)	polyédrique (ou parfois, globulaire) ; épines postérieures membraneuses	antérieur (ou parfois, équatorial), avec crêtes	ailettes sulcales
Goniodomataceae (5 genres)	sub-globulaire ; sans expansions (sauf épines postérieures chez 1 genre)	équatorial	
Gonyaulacaceae (5 genres)	polygonal, arrondi ou autre ; +/− épines ; cornes exceptionnelles	équatorial, descendant d'au moins 1 fois sa hauteur, croisé ou non	
Amphidomataceae (1 genre)	biconique ou fusiforme ; contour anguleux ; sans expansions (ou courte corne antapicale)	légèrement sous-équatorial	sulcus peu développé
Peridiniaceae (12 genres)	contour variable ; +/− expansions diverses	équatorial	organisation-type de l'ordre
Pyrophacaceae (1 genre)	lenticulaire ; taille moyenne ou grande	équatorial	thèque fine mais tabulation très apparente
(voir aussi les 10 genres «incertae sedis» à la fin de l'ordre)	(divers types)	(divers types)	(divers types)

CRYPTHECODINIUM Biecheler, 1938 Fig. 181, 182

[kruptos : caché ; thêkè : boîte ; dino-] Neutre.
Type : *C. setense* Biecheler, 1938.
Réf. : Biecheler, 1952. Javornický, 1962.

G Cellule sphérique ou elliptique, hauteur 10-30 µm (peut-être jusqu'à 80 µm ?). Thèque très délicate, se déformant pendant la locomotion, de tabulation très peu apparente : 4′ 3a 5-6″ 6c 5s x (plaque supplémentaire à la fois cingulaire et sulcale) 5′′′ 3′′′′. Cingulum descendant, incomplet (un demi-tour de la cellule) ; sulcus présent sur l'hypothèque seulement, s'élargissant vers l'antapex. Chloroplastes absents. Kystes solitaires, ovoïdes, portant une sorte de tabulation (celle-ci à décrire), également sans chloroplastes.

Ce genre a fait l'objet d'intensives recherches de génétique depuis la découverte d'une reproduction sexuée par Beam & Himes (1974).

SP Une seule espèce (*C. cohnii*) littorale, souvent associée à des *Fucus*.

HEMIDINIUM Stein, 1878 Fig. 180

[hémi- : demi, à moitié ; dino-] Neutre.
Type : *H. nasutum* Stein, 1878.
Réf. : Kofoid & Swezy, 1921. Bourrelly, 1970. Popovský, 1971.

G Cellule ovoïde, asymétrique, aplatie dorso-ventralement ; longueur 15-70 µm. Cingulum équatorial, descendant, incomplet (à peine un demi-tour de la cellule). Tabulation, si elle est constante, en 19 plaques de formes et dimensions différentes : 6′ 6″ 5‴ 1p 1⁗ (tabulations cingulaire et sulcale à décrire). Chloroplastes présents. Kystes palmelloïdes réunis dans une gelée.

La tabulation, d'observation très difficile (après coloration), demande confirmation ; est-elle constante, ou relativement constante ? Par ailleurs, il y a de très fortes présomptions pour que les genres *Gloeodinium* (voir p. 46) et *Hemidinium* constituent respectivement les stades immobile et mobile d'un même cycle biologique (Killian, 1924 ; Popovský, 1971) : les kystes des deux genres sont apparemment identiques, mais il reste à comparer la tabulation des spores et à relier entre elles les diverses phases du cycle, celui-ci probablement complexe. Si l'identité est prouvée — et si l'on décide de donner, dans la nomenclature, priorité aux stades mobiles — *Gloeodinium* pourra tomber en synonymie avec *Hemidinium*.

SP Genre essentiellement continental, mais l'espèce-type se rencontre également en eaux saumâtres et dans les eaux côtières.

Famille des Ceratiaceae Kofoid, 1907b

F Cellules de moyenne ou grande taille, de forme très diverse ; le plus souvent, un corps central prolongé par des cornes tubulaires, à savoir (sauf exception) : 1 corne apicale, 1 postcingulaire et 1 antapicale. Cingulum incomplet, interrompu sur le quart environ de son parcours par une aire ventrale concave et membraneuse. Sulcus de type aberrant (voir plus bas). Tabulation : (P) 4′ 5″ 4-5c ?s 5‴ 2⁗. Chloroplastes présents.

L'originalité de cette famille tient, d'une part, à la forme de la cellule, toujours complexe (lamellaire, étirée, filiforme...), d'autre part à la présence de cette « aire ventrale », unique parmi les dinoflagellés, et dont l'homologie est énigmatique : certains auteurs l'intègrent à la tabulation de l'épithèque et de l'hypothèque, d'autres l'assimilent au sulcus. Le sulcus proprement dit semble confiné à la partie gauche de l'aire ventrale, zone très différenciée (jusqu'à 9 éléments membraneux) comportant une ouverture (et une chambre ?) d'où émergent les deux flagelles. C'est, du moins, ce qu'a révélé l'examen des espèces d'eau douce, puisque la région sulcale des *Ceratium* marins n'a pas été étudiée.

Ainsi définies, les Ceratiaceae ne comportent qu'un seul genre car *Centrodinium*, quelquefois inclus, répond à une organisation très différente (p. 73).

CERATIUM Schrank, 1793 Fig. 189, 197-205

[keration : petite corne] Neutre.
Type : *C. pleuroceras* Schrank, 1793 (eau douce).
Réf. : Kofoid, 1907a, 1908. Jörgensen, 1911, 1920. Peters, 1934. Steemann Nielsen, 1934, 1939. Graham & Bronikovsky, 1944. Sournia, 1968a. Subrahmanyan, 1968. Reinecke, 1971, 1973a-b. Wall & Evitt, 1975. Wetherbee, 1975. Taylor, 1976. Fukuyo, 1981. Maruyama, 1981. Dodge, 1982. Dowidar, 1983. Guo *et al.*, 1983.

G Cellules solitaires ou, quelquefois, coloniales (chaînes), de moyenne ou grande taille (diamètre cingulaire : 20-80 µm ; dimension maximale entre les extrémités de deux cornes ou les deux points les plus distants d'une même cellule : 80-1 200 µm). Epithèque prolongée par une corne antérieure formée par les quatre plaques apicales. Cingulum incomplet (n'effectuant que les 3/4 du tour de la cellule), cavizone, bordé de crêtes plus ou moins développées. Entre les deux extrémités du cingulum s'étend une « aire ventrale » concave et couverte par des plaques beaucoup plus fines que celles du reste de la thèque. Sulcus aberrant, de délimitation et de structure incertaines (voir plus bas). Hypothèque prolongée par deux cornes postérieures, l'une (droite) formée par deux plaques postcingulaires, l'autre (gauche) formée par les deux plaques antapicales ; éventuellement (chez quelques espèces marines), la corne droite est vestigiale ; en outre, quelques espèces d'eau douce possèdent une seconde corne postcingulaire. Pour toutes les cornes : forme, longueur et direction extrêmement variables d'une espèce à l'autre et assez variable chez une même espèce ; notamment, la corne apicale peut être, chez quelques espèces marines, aplatie ou lamellaire. Tabulation, non compris l'aire ventrale : (P) 4′ 5″ 4-5c ?s 5‴ 2⁗, avec, en principe, 4c chez toutes les espèces marines (et 5c chez toutes les espèces dulcicoles). Kystes inconnus en milieu marin (les formes d'eau douce peuvent produire des kystes cellulosiques). Reproduction sexuée par anisogamie (homothallique

Tableau IX. Récapitulation des formules tabulaires de tous les genres dans l'ordre des Peridiniales.
P : présence d'un pore apical (constitué d'une ou de plusieurs plaquettes).
* : ajouter une plaque « transitionnelle » (mi-cingulaire, mi-sulcale).
Dans la dernière colonne, on indique si la plaque apicale 1′ atteint (+) ou n'atteint pas (−) le cingulum.

	P	′	a	″	c	s	‴	p	⁗	
Crypthecodiniaceae :										
Crypthecodinium *	.	4	3	5-6	6	5	5	.	3	?
Hemidinium	.	6	.	6	?	?	5	1	1	?
Ceratiaceae :										
Ceratium	(P)	4	.	5	4-5	?	5	.	2	?
Podolampadaceae :										
Podolampas	P	3	1	5	3	4-6	3	.	3	+
Blepharocysta	P	3	1	5	3	4	3(2)	.	3	+
Oxytoxaceae :										
Oxytoxum	P	3	2	3	5	4-5	5	.	1	−
Corythodinium	P?	3	2	6	5	?	5	.	1	−
Centrodinium	P?	2-3	1-3	6-7	5-6	?	5	1-2	1	−
Amphidiniopsis	P	3-5	?	7-9	5	?	5	?	1-2	−
Roscoffia	P	4	.	5	3	3	5	.	1	−
Ostreopsidaceae :										
Ostreopsis et *Coolia*	P	3	.	7	6?	6?	5	.	1-2	−
Cladopyxidaceae :										
Cladopyxis *	P	3	3-4	7	6	5-6	6	.	2	−
Palaeophalacroma *	P	4	3	7	6	6	6	.	2	−
Heterodiniaceae :										
Heterodinium	P	3	1	6	6	?	6	.	3	−
Dolichodinium	P	4	.	6	6	?	6	.	3	−
Ceratocorythaceae :										
Ceratocorys	P	3	1	5	6	6-10	5	0-1	1-2	−
Goniodomataceae :										
Goniodoma	P	3	.	7	6	6-7	6	1	1	−
Gessnerium	P	3	.	7	6-7	6?	6	1	1	−
Alexandrium	P	3	.	7	7	5?	5?	2	1	−
Gambierdiscus	P	3	.	7	6	8	6	1	1	−
Pyrodinium	P	3(4)	.	7	6	6	6	1	1	−
Gonyaulacaceae										
Gonyaulax	P	3	2	6	6	7-8	6	1	1	+
Protogonyaulax	P	4	.	6	6	7-8	6	1	1	+
Peridiniella	P	4	4(3)	7	6	6-7	6	1	1	+
Protoceratium	P	3	1	6	6	?	6	1	1	+
Amylax	P	3	2(3)	6	6	7-8	6	1	1	+
Amphidomataceae :										
Amphidoma	P	6	.	6	6	4	6	1	1	+
Peridiniaceae :										
Protoperidinium	P	4	3	7	4	6-7	5	.	2	+
Peridinium	(P)	4	2-3	7	5-6	5-6	5	.	2	+
Diplopsalis	P	3	1	6	4	?	5	.	1	+
Boreadinium	P	4	1	7(6)	4	5	5	.	1	+
Zygabikodinium	P	3	2	7	4	6?	5	.	1	+
Diplopelta	P	3	2	6	4	6?	5	.	2	+
Oblea	P	3(4)	1	6	4	6	5	.	2	+

Tableau IX. Fin.

Diplopsalopsis	P	3	2	7	4	6?	5	.	2	+
Gotolus	.	3	2	5-6	3	4-6	5	.	2	+
Scrippsiella	P	4	3	6-7	6	4	5	.	2	+
Ensiculifera	P	4	3	7	5	5	5	.	2	+
Kryptoperidinium	P	3-4	2	6-7	?	?	5	.	2	+
Pyrophacaceae :										
Pyrophacus	P	5-8	.	9-12	9-14	8	9-14	1-11	3	+
« incertae sedis » :										
Cachonina	P	5	3	8	6	5	5	.	2	–
Heterocapsa	(P)	.....			voir	texte	.....			–
Acanthogonyaulax	P	3	.	6?	6	7	6	1	1	–
Spiraulax	P	4	1	6	6	6	6	1	1	–
Fragilidium	P	4	.	8-9	10-11	6-8	7-8	.	3	–
Adenoides	?	1	.	4	5	4	5	5	1	?
Lebouraia	P	3	2	6	?	?	5	.	2	–
Ceratoperidinium										
Microceratium	} tabulation non observée									
Micracanthodinium										

chez les *Ceratium* marins, hétérothallique chez les autres). Chloroplastes présents (sauf exceptions ?). Bioluminescence connue chez, au moins une espèce. Genre cosmopolite, offrant, selon les espèces, tout les cas possibles de distribution (du cosmopolitisme à la sténothermie) et d'abondance (espèces très rares, espèces d'« eaux rouges »).

Ce genre est sans doute, parmi tous les dinoflagellés marins, le plus ubiquiste dans les récoltes et le plus étudié dans la littérature (les travaux « écologiques » ou « systématiques » comportant une liste de *Ceratium*, illustrée ou non, sont innombrables). Pourtant, sa tabulation n'a été détaillée que chez quelques espèces et, en particulier, l'organisation aberrante de la région cingulo-sulcale reste énigmatique et très peu étudiée. On peut faire le point comme suit.

— L'existence d'un pore apical, attestée chez la plupart des espèces dulcicoles, reste à rechercher chez les représentants marins (le fait que la corne apicale apparaît généralement tronquée n'implique pas qu'un pore y est présent).

— Le nombre et les relations mutuelles des plaques « principales » (sillons et aire ventrale exclus) semblent remarquablement constants chez toutes les espèces étudiées, comme l'avait avancé Kofoid (1907a).

— La constitution des cornes semble, elle aussi, remarquablement constante chez toutes les espèces où on l'a recherchée : la corne antérieure est toujours « apicale », la corne postérieure droite toujours « postcingulaire » et la gauche toujours « antapicale », pour employer ces trois épithètes dans leur acception morphologique. (C'est donc improprement que l'on parle de deux cornes antapicales, puisque seule la gauche répond à ce terme).

— L'aire ventrale est formée par trois grandes plaques membraneuses et, à leur gauche, un ensemble de petits éléments en nombre incertain. Pour Wall & Evitt (1975), ces trois plaques continuent les trois verticilles médians de la tabulation générale (séries précingulaire, cingulaire et postcingulaire) et, selon ces auteurs, la formule du genre comporte 6″, 5-6c et 6′′′. Nous préférons considérer l'appartenance des trois plaques en question comme incertaine et les appeler, comme le faisait Entz (1927), X, Y et Z. Les petites plaques de la partie gauche de l'aire ventrale constituent peut-être le sulcus, mais cette région n'a été étudiée que chez quelques *Ceratium* d'eau douce (Dodge & Crawford, 1970b ; Happach-Kasan, 1982). Ce sulcus semble former une large ouverture qui, elle-même, serait le débouché d'une concavité ou « chambre sulcale » ; les deux flagelles seraient insérés l'un près de l'autre au fond de cette chambre et déboucheraient aux deux coins de l'ouverture sulcale...

— Enfin, deux contradictions mineures sont à relever dans l'interprétation de la tabulation, et nous les réglerons de la manière suivante : d'une part, en faisant débuter la numérotation des apicales par la plaque ventrale ou la plus ventrale (et non par la plaque située à gauche de celle-ci) ; d'autre part, en dénombrant deux antapicales (et non une antapicale et une postérieure intercalaire).

A première vue, le nom générique *Ceratium* rassemble des types morphologiques extrêmement divers (Figs. 197-205). Sans doute de telles différences, et

même des différences de moindre évidence, donnent-elles lieu, dans d'autres ordres de dinoflagellés, à des séparations génériques. En fait, dès la fin du siècle dernier, un morcellement en quatre genres a été proposé (Vanhöffen, 1896) ; peu après, cependant, Kofoid (1907a) plaidait pour l'unité avec des arguments si lumineux (constance de la tabulation) que le débat pouvait sembler clos. En effet, même chez les espèces dépourvues d'une corne antérieure, l'expansion qui en tient lieu se compose de quatre plaques apicales : deux en forme d'arc, sous-tendant deux autres en lamelle (Kofoid, 1907a ; Jörgensen, 1911). Cependant, on sait depuis quelques années que tous les *Ceratium* d'eau douce (quatre espèces au total) possèdent 5 plaques cingulaires, tandis que les espèces marines étudiées de ce point de vue n'en ont que 4 (Bourrelly, 1968 a-b ; Wall & Evitt, 1975). Si l'on se réfère au cas de *Peridinium* et de *Protoperidinium*, tous les *Ceratium* marins pourraient donc, un jour ou l'autre, changer de nom générique (cf. Sournia, 1984) ; la diagnose donnée plus haut laisse apparaître, en outre, certaines différences biologiques entre les espèces marines et continentales. Concluons pour l'instant, à propos de l'unité du genre *Ceratium*, que la classification des dinoflagellés donne ici de nouvelles preuves de son hétérogénéité et de sa subjectivité, le même critère pouvant, d'un ordre ou d'une famille à l'autre, être tenu pour accessoire, ou bien servir de limite générique.

La bibliographie des *Ceratium*, répétons-le, est innombrable. Les quelques références retenues plus haut sont celles de travaux qui contiennent, soit la description et l'illustration de nombreuses espèces, soit une étude morphologique détaillée. On peut ajouter ici quelques indications bibliographiques : sur le problème de la variabilité infraspécifique, Jörgensen (1920), Peters (1934), Lopez (1955, 1966) et Sournia (1966, 1968a) ; sur l'approche biométrique, Steemann Nielsen (1934, 1939), Lopez (1955, 1966), Yarranton (1967) et Reinecke (1973 a-b) ; sur la biogéographie, Steemann Nielsen (1934, 1939), Peters (1934) et Graham & Bronikovsky (1944).

SP Cas particulier parmi tous les genres de l'ordre, l'identification spécifique des *Ceratium* a — jusqu'ici — totalement ignoré la tabulation et ne repose que sur les caractères morphologiques les plus apparents : forme générale et dimensions de la cellule, longueur, épaisseur et direction des cornes, « ornementation » superficielle (crêtes, lamelles, ponctuations, etc.). Tous les auteurs, à la suite d'Ostenfeld (1903) et de Jörgensen (1911), distinguent quatre sous-genres qui, à quelques modifications nomenclaturales près, correspondent aux quatre genres introduits antérieurement par Vanhöffen :

— subg. *Archaeceratium :* pas de corne apicale ; épithèque aplatie et généralement percée d'un pore médian ;

— subg. *Ceratium :* les deux cornes postérieures dirigées vers l'arrière ;

— subg. *Amphiceratium :* cellule très étirée selon l'axe antéropostérieur ; les deux cornes postérieures dirigées vers l'arrière, la droite très réduite ou vestigiale ;

— subg. *Tripoceratium :* les deux cornes postérieures d'abord divergentes, puis (sauf exception) recourbées vers l'avant ; ce sous-genre, le plus diversifié, est habituellement divisé en sections.

La littérature océanographique compte actuellement 80 « espèces » environ, ou entités auxquelles on peut attribuer le rang d'espèce tout en se souvenant combien cette notion est subjective ; 30 autres noms spécifiques sont douteux pour une raison ou une autre, et les synonymes avérés ou nomenclaturaux composent un dernier lot d'une cinquantaine. Toutefois, c'est surtout aux rangs infraspécifiques que le penchant classificateur des planctologistes s'est donné libre cours : un décompte analogue pour les sous-espèces, formes et variétés conduit à 120 taxons dignes de foi, 85 douteux et autant de synonymes (ceci sans dénombrer les divers rangs infraspécifiques qui ont pu être donnés à un même nom).

Famille des Podolampadaceae Lindemann, 1928

F Cellules de forme variable : sphérique ou arrondie ou piriforme ou étirée, de taille moyenne ou plutôt grande. Cingulum apparemment absent (pas de « ceinture » autour de la cellule), constitué en fait de 3 plaques très développées, en position post-équatoriale, et qui se distinguent du reste de la thèque par une porulation plus fine. Sulcus non creusé en gouttière, avec plaque sulcale droite la plus grande et bien apparente. Tabulation : P 3′ la 5″ 3c 4-6s 3‴ (exceptionnellement 2‴) 3⁗ ; plaques apicales et antapicales très réduites, visibles seulement par dissection ; plaque 1′ filiforme, joignant l'apex au cingulum. La région antapicale est formée par l'imbrication des plaques postcingulaires (peu développées) et antapicales ainsi que de deux des sulcales ; cette région porte (sauf une exception) des ailettes ou des épines renforcées d'ailettes. Plastes présents ou absents. Famille exclusivement marine, réputée tropicale mais largement représentée dans les zones tempérées (on connaît même une espèce antarctique).

Les deux genres qui constituent cette famille sont bien distincts l'un de l'autre : cellules plus hautes que larges, avec épines et ailettes postérieures (*Podolampas*) ou cellules subsphériques (*Blepharocysta*). Cependant, l'unité d'organisation est remarquable, comme l'est son originalité. La conception que donne Balech (1954, 1963) de la tabulation, à la différence de toutes les précédentes interprétations, permet d'intégrer ce type si particulier à l'ensemble des Peridiniales.

PODOLAMPAS Stein, 1883 Fig. 192-196, 207-209

[pod- : pied ; lampas : flambeau] Féminin.
Type : *P. bipes* Stein, 1883.
Syn. : *Parrocelia* Gourret.
Réf. : Rampi, 1941b. Balech, 1954, 1963. Gaarder, 1954. Taylor, 1976.

G Cellule piriforme ou étirée antéro-postérieurement, de taille moyenne ou plutôt grande (hauteur : 90-180 µm, épines comprises). Epithèque plus ou moins effilée vers l'avant, parfois terminée par une épine. Cingulum : voir caractères de la famille. Hypothèque nettement moins développée que l'épithèque mais prolongée par 1-3 épines qui sous-tendent des ailettes. Ponctuation superficielle complexe. Tabulation : P 3′ 1a 5″ 3c 4-6s 3‴ 3⁗ ; plaques apicales plus ou moins effilées, la 1′ en lanière et indistincte sur les spécimens intacts ; antapicales très réduites (visibles seulement après dissection) mais servant de support à des épines et (ou) des ailettes bien apparentes. Chloroplastes généralement présents.

La reconnaissance des plaques cingulaires est le fait de Balech (1954, 1963) car les auteurs antérieurs considèrent que le cingulum est totalement absent ou marqué par une simple suture (Kofoid, 1909b ; Nie, 1942, etc.). Nous ne mentionnerons que pour mémoire la tabulation d'Abé (1966) qui, sans non plus reconnaître les plaques cingulaires, ajoute 3 intercalaires postérieures. En revanche, une suggestion de cet auteur est à retenir : de par l'organisation particulière de leur région sulcale, les *Podolampas* à une seule épine antapicale pourraient constituer un genre distinct. Par ailleurs, la porulation et, en particulier, la double rangée de pores postérieurs (Abé, 1966 ; Ricard, 1974 ; Andreis & Andreoli, 1975) mériteraient une étude détaillée : s'agit-il bien là de pores à trichocystes ? Enfin, si l'apex forme visiblement une sorte de cheminée, la structure du pore apical reste néanmoins incertaine.

Un doute subsistait sur la disposition des flagelles et même, l'existence d'un appareil flagellaire. Or, une étude inédite de M. Elbrächter (comm. pers.) confirme la présence de deux flagelles, de disposition conforme à l'interprétation moderne de la tabulation.

L'allusion à un « flambeau » (*lampas*) peut ne traduire qu'une ressemblance morphologique — plutôt vague, d'ailleurs — car ce genre ne semble pas avoir été signalé comme bioluminescent.

SP 6-7 espèces, bien reconnaissables les unes des autres à leur contour général et à la disposition des épines. Toutes sont plus ou moins franchement thermophiles, à l'exception de l'une qui semble antarctique.

BLEPHAROCYSTA Ehrenberg, 1873 Fig. 190-191, 210

[blepharos : paupière, cils ; kustis : vessie] Féminin.
Type : *B. splendor-maris* (Ehrenberg) Stein, 1883.
Syn. : ? *Lissodinium* Matzenauer, 1933.
Réf. : Nie, 1939, Rampi, 1941b. Gaarder, 1954. Balech, 1963a. Abé, 1966.

G Cellule sphérique ou sub-ovoïde, en ce cas très légèrement plus haute que large, ou encore (dans un cas, à confirmer) très légèrement comprimée antéro-postérieurement ; hauteur 40-70 µm. Epithèque quasi hémisphérique, son apex signalé par une légère saillie. Cingulum : voir caractères de la famille. Hypothèque réduite à une calotte postérieure, flanquée de deux ailettes « sulcales » bien visibles (sauf chez une espèce). Tabulation (selon Balech, encore) : P 3′ 1a 5″ 3c 4s 3‴ (2‴ chez une espèce) 3⁗, selon les mêmes caractéristiques que chez *Podolampas* avec, en outre : série apicale extrêmement réduite, série antapicale (très réduite) légèrement ou sensiblement déplacée vers la face ventrale ; les ailettes dites sulcales, si présentes, sont portées par les antapicales 1⁗ et 3⁗. Chloroplastes présents, au moins chez l'espèce-type.

Le genre *Lissodinium* découvert par Matzenauer (1933) en une station de l'océan Indien tropical n'a pas été réétudié depuis lors. Nie (1945) en traite brièvement (et reproduit, semble-t-il, les illustrations de son prédécesseur) en annonçant un travail consacré à ce genre, travail qui semble être demeuré manuscrit. Gaarder (1954) transfère ce genre dans *Blepharocysta* tandis que Balech (1963) le maintient à l'écart. Jusqu'à plus ample information, on peut voir là un fantôme (de plus) dans la littérature des dinoflagellés.

SP Huit noms spécifiques (et 3 noms de forme) sont disponibles dans la littérature, mais la révision de Balech (1963) conclut à deux espèces sûres seulement et deux autres à confirmer ; les taxons restants seraient des synonymes des premiers ou bien appartiendraient à d'autres genres. La présence des ailettes postérieures est le critère le plus manifeste, après quoi les détails de la tabulation sont à rechercher.

Famille des Oxytoxaceae Lindemann, 1928

F Cellules de dimensions et de formes diverses, isodiamétriques ou plus ou moins étirées antéro-postérieurement. Epithèque beaucoup plus petite ou un peu plus petite ou de même importance que l'hypothèque, son sommet arrondi ou pointu ou tronqué. Cingulum très antérieur ou un peu antérieur ou équatorial, cavizone, fermé ou descendant, sans crêtes cingulaires. Hypothèque arrondie ou, plus souvent, terminée par une pointe ou une épine ou une corne. Tabulation : (P) 2-3′ 1-3a 3-7″ 5-6c ?s 5‴ 0-2p 1⁗ ; série apicale n'atteignant pas le cingulum. Chloroplastes présents. Exclusivement marins.

Comme on le voit à sa diagnose, cette famille est particulièrement difficile à définir. Si les caractères ci-dessus semblent aussi flous, c'est qu'ils représentent, rigoureusement,... la somme des caractères des genres qui constituent la famille selon le découpage instauré par Taylor (1976). Rappelons donc les principes de cette nouvelle conception :

— l'ancien genre *Pyrgidium* de Stein est reconnu comme distinct d'*Oxytoxum* mais, pour raison d'homonymie, doit prendre le nom de *Corythodinium* (dans la pratique donc, les dinoflagellés appelés naguère *Oxytoxum* sont, soit des *Oxytoxum*, soit des *Corythodinium*) ;

— le genre *Murrayella* Kofoid, homonyme postérieur d'un autre genre d'algue, doit être remplacé par *Pavillardinium* De-Toni (à ne pas confondre avec *Pavillardia* Kofoid & Swezy) ; toutefois :

— ledit genre *Pavillardinium* est composite (son espèce-type est un *Corythodinium* et ses autres espèces se répartissent entre les genres voisins) et doit être rejeté.

Bien que la diagnose de la famille soit très souple, les choses sont plus simples dans la pratique : le plus souvent, les Oxytoxaceae se reconnaîtront à un aspect d'*Oxytoxum* ou de *Centrodinium*... Un autre caractère commun est la dissymétrie gauche-droite de la tabulation en vue ventrale (dissymétrie que Taylor attribue à une torsion). Les plastes sont, en principe, présents chez tous les genres, mais il serait bon de vérifier si toutes les espèces sont bien chlorophylliennes. Un doute, enfin, subsiste sur la constance du pore apical, qui n'a été observé que chez quelques espèces.

Nous retenons donc les trois genres remaniés par Taylor : *Oxytoxum*, *Corythodinium* et *Centrodinium* et, avec Dodge (1982), incluons dans cette famille les deux genres *Amphidiniopsis* et *Roscoffia* ; en revanche, *Adenoides* en sera exclu (voir p. 96). La famille compte donc ici 5 genres, dont les caractéristiques sont reproduites dans le Tableau X.

OXYTOXUM Stein, 1883 Fig. 212-217

[oxus : aigu ; toxon : arc] Neutre.
Type : *O. scolopax* Stein, 1883.
Réf. : Rampi, 1939, 1941, 1951, 1969a-b. Balech, 1954, 1962, 1971a. Gaarder, 1954 : ces diverses références, *partim* (voir aussi *Corythodinium*). Taylor, 1976. Burns & Mitchell, 1982.

[G] Cellules de petite ou moyenne taille (hauteur : 15-110 µm) et de formes diverses : globulaires à fusiformes, en ce cas jusqu'à 7 fois environ plus hautes que larges. Thèque souvent réticulée ou porulée. Epithèque nettement plus petite que l'hypothèque ou même très réduite, arrondie ou pointue ou très étirée, terminée généralement par une épine apicale. Cingulum situé vers le tiers ou le quart antérieur de la cellule ou tout à fait antérieurement, fermé ou à peine descendant. Le sulcus n'indente pratiquement pas l'épithèque (et seulement légèrement l'hypothèque). Hypothèque quelquefois arrondie, le plus souvent pointue ou étirée à son extrémité, se terminant en outre (sauf exception) par une épine antapicale. Tabulation approximative : P 3′ 2a 3″ 5c 4-5s 5‴ 1⁗. Chloroplastes présents. Distribution plutôt — mais non exclusivement — thermophile.

La tabulation ci-dessus est celle qu'indique Balech (1954) pour deux ou trois espèces (non transférées, bien sûr, dans le genre *Corythodinium*). Ce genre est, sans doute à tort, réputé tropical : il peuple aussi bien les eaux tempérées et deux espèces sont connues dans l'Antarctique.

Tableau X. Identification des genres chez les Oxytoxaceae (pour les tabulations, voir tableau précédent).

Hauteur	Forme	Cingulum	Thèque	Epines	Genre
15-110 µm	globulaire ou fusiforme	antérieur ou très antérieur	souvent réticulée ou porulée	souvent 1 apicale et 1 antapicale	*Oxytoxum*
35-140 µm	globulaire ou piriforme	assez antérieur ou près de l'équateur	réticulée ou porulée	épine antapicale fréquente	*Corythodinium*
100-400 µm	biconique ou étirée	médian	fine	néant	*Centrodinium*
30-50 µm	aplatie et sub-polygonale	très antérieur, ascendant	fine	néant (sauf spinules antapicaux	*Amphidiniopsis*
30 µm	ovoïde	antérieur		parfois néant	*Roscoffia*

SP Quelque 70 noms spécifiques sont disponibles dans la littérature, mais le nouveau découpage générique diminue ce nombre ; il faut néanmoins compter, dans l'identification spécifique des *Oxytoxum* « sensu stricto », avec près de 50 possibilités. La tabulation étant le plus souvent inconnue, les critères actuels reposent sur : dimension, contour cellulaire, épines.

CORYTHODINIUM Loeblich Jr & Loeblich III, 1966 Fig. 211, 219-221

[korus : casque ; dino-] Neutre.
Type : *C. tessellatum* (Stein) Loeblich Jr & Loeblich III, 1966.
Syn. : *Pyrgidium* Stein.
Oxytoxum Stein, partim.
Pavillardinium De-Toni (= *Murrayella* Kofoid) partim.
Réf. : Rampi, 1941a. Gaarder, 1954. Balech, 1962, 1971a-b : ces diverses références, *partim*, sous le nom d'*Oxytoxum*. Taylor, 1976. Burns & Mitchell, 1982.

G Cellules de moyenne dimension (hauteur : 35-140 µm), globuleuses ou en forme de poire ou de pépin, quelquefois allongées antéropostérieurement (en ce cas, pas plus de 2-3 fois plus hautes que larges). Thèque couverte d'une réticulation ou d'une porulation qui masquent souvent la tabulation. Epithèque un peu plus petite que l'hypothèque, conique ou (parfois) aplatie latéralement, arrondie ou pointue à son sommet mais sans épine apicale. Cingulum situé vers le tiers antérieur de la cellule ou légèrement au-dessus de l'équateur, large, cavizone, nettement descendant (déplacé d'une fois au moins sa largeur). Le sulcus indente nettement l'épithèque (par sa plaque S_a, ovale ou pentagonale, très développée). Hypothèque sub-conique, plus ou moins renflée, souvent terminée par une épine antapicale. Tabulation approximative : P(?) 3′ 2a 6″ 5c ?s 5‴ 1⁗. Chloroplastes présents. Distribution géographique : voir à propos d'*Oxytoxum*.

La formule tabulaire ci-dessus, très proche de celle d'*Oxytoxum*, est celle de l'espèce-type telle que décrite par Balech (1971a) et de l'espèce *C. constrictum* (cf. Balech, 1954), la tabulation des autres espèces demeurant inconnue.

SP Une quinzaine d'espèces environ sont à considérer, selon la délimitation générique de Taylor (1976). Pour les critères de détermination, voir à propos d'*Oxytoxum*.

CENTRODINIUM Kofoid, 1907 Fig. 225-227

[kentron : aiguillon, centre ; dino-] Neutre.
Type : *C. elongatum* Kofoid, 1907.
Syn. : *Pavillardinium* De-Toni (= *Murrayella* Kofoid), partim.
Steiniella Schütt, partim.
? *Goniodinium* P. Dangeard, partim.
Réf. : Pavillard, 1930. Böhm, 1933b. Balech, 1962. Taylor, 1976. Balech, 1967a (« *Murrayella* », partim).

G Cellule de moyenne ou grande taille (hauteur : 100-400 µm), biconique ou étirée antéro-postérieurement, plus ou moins aplatie latéralement. Thèque fine et transparente, de tabulation faiblement marquée. Epithèque aussi haute ou trois fois plus haute que large, tronquée à l'apex. Cingulum médian, légèrement descendant (déplacé de moins d'une fois sa hauteur). Le sulcus indente nettement l'épithèque (par sa plaque S_a, triangulaire) : dans l'hypothèque, il est défléchi à droite vers son extrémité. Hypothèque plus ou moins étirée postérieurement, éventuellement terminée par une corne qui est tordue selon son axe. Tabulation approximative : ?P 2-3′ 1-3a 6-7″ 5-6c ?s 5‴ 1-2p 1⁗. Chloroplastes présents. Distribution géographique : tropicale.

La tabulation ci-dessus est reproduite de Balech (1962, 1967a), compte tenu de l'inclusion proposée par Taylor (1976) de *Murrrayella mimetica*.

Selon l'avis de Taylor (1976) auquel nous adhérons, l'espèce-type et quelques autres espèces du genre *Pavillardinium* De-Toni (= *Murrayella* Kofoid) appartiennent au genre *Corythodinium*. Cependant, c'est peut-être hâtivement que Taylor a transféré dans *Centrodinium* les espèces restantes de *Pavillardinium*, car cette décision assouplit dangereusement l'acception de *Centrodinium*. Disons que plusieurs *Pavillardinium* mal connus (*P. splendidum, P. punctatum, P. pacificum*...) demeurent d'attribution générique incertaine.

Il se peut — c'est du moins l'avis de Taylor (1976) — que le « *Goniodinium* ?, *Murrayella* ? » de Balech (1962), ainsi que le *Goniodinium spiniferum* de Dangeard (1927) appartiennent au genre *Centrodinium*. Quant au type du genre *Goniodinium, G. cristatum*, nous le classons parmi les « genres douteux » à la fin de cet Atlas.

SP Une douzaine d'espèces ; la tabulation étant inconnue pour la plupart d'entre elles, les critères actuels reposent sur la forme et les proportions de la cellule.

AMPHIDINIOPSIS Woloszyńska, 1929 Fig. 228-229

[*Amphidinium* ; opsis : vue, apparence] Féminin.
Type : *A. kofoidii* Woloszyńska, 1929.
Syn. : *Thecadinium* Kofoid & Skogsberg, partim.
Réf. : Balech, 1956 (« *Thecadinium* »). Dodge, 1982.

G Cellules aplaties (voir plus bas), de petite ou moyenne taille (hauteur : 30-50 µm) ; leur contour est

celui d'un rectangle ou d'un polygone arrondi (ou, si l'on préfère, d'un ovale anguleux...). Cingulum très antérieur, cavizone et, exceptionnellement ici, ascendant. Epithèque réduite à une calotte arrondie, partagée en deux parties inégales par le sulcus (moitié gauche plus développée et comptant davantage de plaques). Sulcus joignant l'apex à l'antapex, rejoignant à son extrémité postérieure la face dorsale (sur laquelle il peut former une encoche) ; une crête sulcale gauche. Thèque très délicate. Tabulation : P 3-5′ ?a 7-9″ 5c ?s 5‴ ?p 1-2⁗. Chloroplastes peut-être absents. Genre exclusivement marin.

La diagnose ci-dessus résulte de la récente incorporation dans ce genre (Dodge, 1982) de deux espèces de *Thecadinium*. La tabulation, notamment, est plus complète (et plus souple) que celle donnée par Woloszyńska et reproduite par Dodge : 3′ 7″ 5‴ 2⁗, ceci de manière à tenir compte des nouvelles limites du genre. Quelques points demeurent litigieux : 1) l'aplatissement est donné comme latéral par Woloszyńska et comme dorso-ventral par Balech ; 2) contrairement à ces deux auteurs, Dodge note que les plaques sont plutôt robustes ; 3) Bursa (1963) aurait vu, par-dessus la tabulation, un fin réseau hexagonal.

On connaît sous le nom générique de *Thecadinium* une demi-douzaine d'espèces dont les caractéristiques communes sont : petite ou moyenne taille (30-60 µm), cellule aplatie, thèque très fine mais tabulée, cingulum très antérieur. Ceci étant, plusieurs cas sont à distinguer :

— la tabulation du type (*T. petasatum*) n'a pas été décrite à l'origine. L'interprétation que vient d'en donner Dodge (1982) est incomplète et imprécise. Cet organisme est classé, selon les auteurs, dans les Dinophysales ou dans les Peridiniales.

— *T. ebriolum* a été transféré dans le genre *Sinophysis*, parmi les Dinophysales (voir p. 41) ;

— deux des espèces créées par Balech (1956), *T. swedmarkii* et *T. hirsutum*, ont été transférées par Dodge dans le genre *Amphinidiopsis*, sur la suggestion de Balech lui-même.

— deux ou trois autres espèces sont de tabulation inconnue ;

— reste, en suspens, le *T. dragescoi* de Balech (1956), qui diffère d'un *Amphidiniopsis* par : son contour presque ovale, son épithèque plus grande, son cingulum descendant et ne rejoignant pas le sulcus, etc. Il peut s'agir là d'un genre distinct.

En conclusion, il nous semble préférable d'« oublier » le genre *Thecadinium* puisqu'il est manifestement hétérogène et que son type est incertain.

SP 3-4 espèces, toutes côtières, qui diffèrent entre elles par des détails de tabulation et la présence ou l'absence de petites épines postérieures.

ROSCOFFIA Balech, 1956 Fig. 223

[Roscoff : localité-type] Féminin.
Type : *R. capitata* Balech, 1956.

G Cellules ovoïdes, de petite taille (hauteur : 32-34 µm), légèrement comprimées latéralement. Epithèque réduite, ses plaques d'apparence granuleuse. Cingulum antérieur, cavizone, sans crêtes. Sulcus large, joignant le cingulum à l'antapex, bordé de deux ailettes. Tabulation : P 4′ 5″ 3c 3s 5‴ 1⁗, avec plaque 1′ très étroite. Chloroplastes absents ? Genre exclusivement marin ?

L'aspect est celui d'un *Oxytoxum* sans épine postérieure (mais la plaque antapicale possède une « tache » donnée comme caractéristique). Le sulcus semble particulier avec trois plaques seulement et un pore flagellaire repoussé postérieurement.

SP Une seule espèce, benthique, connue seulement de son auteur (sables côtiers en Bretagne).

Famille des Ostreopsidaceae Lindemann, 1928

F Cellules de petite ou moyenne taille, globulaires ou lenticulaires, comprimées ou non antéro-postérieurement, sans protubérances (cornes, épines, etc.) d'aucune sorte. Apex excentrique. Cingulum équatorial, éventuellement flexueux. Sulcus large et court, présent sur l'hypothèque seulement. Tabulation peu apparente, sujette à controverse (pour la formule, voir *Ostreopsis*) ; série apicale n'atteignant pas le cingulum. Chloroplastes présents. Famille exclusivement marine, d'habitat essentiellement benthique.

Cette famille est monogénérique pour son auteur, qui fait de *Coolia* un synonyme d'*Ostreopsis* ; les deux genres sont ici traités séparément. Par ailleurs Loeblich (1982) inclut un troisième genre, *Gambierdiscus*, que nous préférons traiter parmi les Goniodomataceae (p. 79).

Les Ostreopsidacées partagent avec *Gambierdiscus* plusieurs particularités cytologiques, physiologiques et écologiques. Tout d'abord, le noyau est réniforme ou en fer à cheval. Besada *et al.* (1982) viennent de décrire un type particulier de vésicules cytoplasmiques remplies de fibres spiralées ; ces organites remplaceraient les pusules, qui semblent absentes. D'autre part, le mode de vie est essentiellement épiphyte, la sécrétion de mucus semble habituelle et les trois genres concernés sont susceptibles de produire une toxine (Nakajima *et al.*, 1981).

La distinction des deux gernes *Ostreopsis* et *Coolia* requiert un examen détaillé (se reporter aux descriptions qui suivent).

OSTREOPSIS J. Schmidt, 1901 Fig. 238, 240

[ostréon : huître ; opsis : vue, aspect] Féminin.
Type : *O. siamensis* J. Schmidt, 1901.
Réf. : Fukuyo, 1981c. Besada *et al.*, 1982.

[G] Cellule plus ou moins comprimée antéro-postérieurement, ovoïde (et non : ovale) en vues apicale et antapicale ; longueur : 30-80 µm environ. Apex excentrique, déplacé vers la partie dorsale gauche. Pore apical en fente recourbée, bien visible. Cingulum équatorial, cavizone, fermé, soit flexueux (chez l'espèce-type), soit plan. Sulcus large et court, en position horizontale (et non verticale), contenu entre l'épithèque et l'hypothèque. Tabulation difficilement visible, de formule P 3′ 7″ 6?c 6(8 ?)s 5‴ 1-2⁗. Chloroplastes petits et nombreux. Répartition plutôt thermophile.

Ce genre, qui semblait avoir été oublié depuis le début du siècle, vient d'être redécrit par Fukuyo d'une part (1981c), par Besada *et al.* (1982) d'autre part. La tabulation ci-dessus est celle indiquée dans le premier travail, modifiée pour tenir compte des observations du second sans en suivre l'interprétation (selon laquelle la plaque 1′ se trouverait repoussée loin de l'apex). La numérotation des plaques antapicales et la délimitation des séries antapicale et sulcale restent incertaines.

Les affinités et les ressemblances avec *Coolia* (voir plus bas) sont évidentes.

[SP] Fukuyo a décrit deux nouvelles espèces, de même tabulation que le type mais dont la forme générale prête à confusion, d'une part avec celui-ci, d'autre part avec *Coolia*... Les trois espèces appartiennent au plancton côtier ou au benthos (jusqu'à maintenant : golfe du Siam, Japon et Antilles). Des effets toxiques ont été reportés pour deux d'entre elles (Nakajima *et al.*, 1981).

COOLIA Meunier, 1919 Fig. 239, 241

[dédié à Th. Cool] Féminin.
Type : *C. monotis* Meunier, 1919.
Syn. : *Glenodinium* Ehrenberg, partim.
Ostreopsis J. Schmidt, partim.
? *Discodinium* P. A. Dangeard.
Réf. : Biecheler, 1952 (« *Glenodinium* »). Balech, 1956. Fukuyo, 1981. Dodge, 1982.

[G] Diffère d'*Ostreopsis* par les caractères suivants.

Contour cellulaire ovale (et non : ovoïde) en vues ventrale et dorsale, vaguement ovoïde en vues apicale et antapicale, dissymétrique en vue latérale. Cellule peu comprimée antéro-postérieurement. Axe apex-antapex nettement oblique par rapport au plan cingulaire : apex déjeté vers la partie dorsale gauche, antapex déjeté vers la face ventrale. Dimensions plus petites (hauteur : 25-40 µm). Cingulum pratiquement plan, légèrement déplacé (ascendant ou descendant ?). Même formule tabulaire, mais la principale plaque antapicale (1⁗ ou 2⁗ ?), très développée chez *Ostreopsis*, est ici très réduite et repoussée vers la face ventrale.

On le voit, la seule différence irréfutable avec *Ostreopsis* tient à la disposition des plaques de l'hypothèque ; ici non plus, nous n'adoptons pas la récente interprétation de Besada *et al.* (1982). Quelques informations complémentaires sont disponibles pour *Coolia* : le cingulum consiste en 6 plaques, le sulcus semble avoir une tabulation particulière, et la structure des flagelles serait aberrante.

La tabulation du *Discodinium* de Dangeard (1938) (une seule espèce, qui n'a pas été retrouvée depuis cet auteur) est inconnue mais son aspect rapproche beaucoup cet organisme de *Coolia* (plus que d'*Ostreopsis*). A propos de *Glenodinium*, voir p. 97.

[SP] Conformément à l'avis de Balech (1956) et de Fukuyo (1981), et contrairement à celui de Lindemann (1928), nous maintenons ce genre séparé du précédent. Une seule espèce, donc, de même habitat que les *Ostreopsis* mais de distribution mondiale beaucoup plus étendue.

Famille des Cladopyxidaceae Poche, 1913

[F] Cellules de petite ou moyenne taille, arrondies ou ovales. Les deux sillons très peu en relief, sans crêtes ni ailettes ; bord postérieur du cingulum non pas rectiligne, mais en ligne brisée. Sur la thèque, une porulation est bien visible mais les limites entre les plaques le sont très peu. Chez un genre : appendices simples ou ramifiés, issus du centre de certaines plaques. Tabulation : P 3-4′ 3-4a 7″ 6c 5-6s 6‴ 2⁗ ; série apicale n'atteignant pas le cingulum. Chloroplastes généralement présents. Famille exclusivement marine.

Cette famille contient deux genres apparemment fort différents : une auréole d'appendices caractéristiques chez *Cladopyxis*, rien de tel chez *Palaeophalacroma*. L'unité structurale de la famille est cependant démontrée (Balech, 1964, 1967b). Quant au genre *Micracanthodinium*, habituellement traité aux côtés de *Cladopyxis*, nous préférons le ranger parmi les Peridiniales « incertae sedis » (p. 97).

CLADOPYXIS Stein, 1883 Fig. 218, 242

[klados : rameau ; puxis : boîte] Féminin.
Type : *C. brachiolata* Stein, 1883, partim.
Syn. : *Acanthodinium* Kofoid.

Réf. : Pavillard, 1931, 1937a. Gaarder, 1954. Balech, 1964, 1967b. Taylor, 1976.

G Corps cellulaire arrondi ou ovale, portant des appendices (« bras ») rayonnants ; hauteur 25-65 µm sans les bras, ceux-ci pouvant atteindre la longueur d'un diamètre du corps central. Cingulum situé au tiers antérieur de la cellule, très légèrement descendant, planizone, sans crêtes ; son bord postérieur en ligne brisée. Sulcus court (à peine un tiers de la hauteur de la cellule), sur l'hypothèque seulement, sans collerettes. Les bras, de 3 à 12, sont soit simples et pointus (comme de grosses épines), soit bifurqués une ou plusieurs fois aux extrémités. Tabulation : P 3′ 3-4a 7″ 6c 5-6s 6‴ 2⁗ (et une plaque transitionnelle). Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin, des eaux tropicales et tempérées-chaudes.

La tabulation ci-dessus est celle établie par Balech (1964) avec la modification du même auteur (1967b) selon laquelle la plaque initialement désignée comme 1″ est attribuée au sulcus. Les bras sont issus du centre de certaines plaques : les précingulaires 3 à 6, les postcingulaires, 2, 3, 5 et 6 et les deux antapicales. L'implantation de ces appendices n'est donc nullement désordonnée ; elle peut même former un plan (incliné sur le cingulum), mais ce caractère ne semble pas générique. Autre particularité : la plaque 4‴, bordée d'une large zone de croissance, peut former une gibbosité postérodorsale.

Plusieurs espèces qui ne font qu'évoquer, par leur aspect, la diagnose ci-dessus, sont à ranger dans le genre *Micracanthodinium* (p. 97).

SP 4-5 espèces, que l'on distingue par la forme et le nombre de bras et des détails de tabulation.

PALAEOPHALACROMA Schiller, 1928

Fig. 222, 245

[palaios : ancien ; *Phalacroma* (phalakroma : tête chauve)] Neutre.
Type : *P. verrucosum* Schiller, 1928.
Syn. : *Epiperidinium* Gaarder.
Sinodinium Nie.
Réf. : Balech, 1967b. Taylor, 1976. Dodge, 1982. Rampi (1943, etc.) et Halim (1960) sous le nom d'*Heterodinium detonii*.

G Petites cellules sub-sphériques ou ovales (en ce cas, plus hautes que larges), sans appendices d'aucune sorte ; hauteur 18-42 µm. Cingulum situé légèrement au-dessus de l'équateur ou au tiers antérieur de la cellule, descendant, planizone, bordé antérieurement d'une légère saillie (non d'une crête), sa limite inférieure en ligne brisée ; ce cingulum se présente donc comme n'ayant qu'un seul « bord ». Sulcus étroit, non creusé, s'étendant sur la moitié environ de l'hypothèque, sans ailettes. Tabulation : P 4′ 3a 7″ 6c 6s 6‴ 2⁗ (et une plaque transitionnelle) ; la plaque 1′, très étroite, donne l'illusion d'un prolongement du sulcus ; éventuellement, un pore additionnel, situé au voisinage du pore apical dans une encoche de la plaque 4′. Chloroplastes présents (pas toujours ?). Genre exclusivement marin.

Balech (1964) a développé les étroites ressemblances de ce genre avec *Sinodinium* — organisme qui semble n'avoir jamais été retrouvé — et, peu après, a même mis en doute la séparation des deux genres (Balech, 1967b). Loeblich III (1980) a franchi le pas en transférant *S. connectens* dans *Palaeophalacroma*.

SP Six expèces dans la littérature, mais peut-être une seule en fait puisque la tabulation n'est connue que pour *P. unicinctum* et *P. connectens* et que ces deux taxons sont peut-être synonymes...

Famille des Heterodiniaceae Lindemann, 1928

F Cellules de moyenne ou grande dimension, de forme variable : aplatie ou non, pourvue ou non de cornes antapicales. Un pore ventral (en sus du pore apical), à mi-hauteur de l'épithèque. Cingulum sub-équatorial, sa limite inférieure peu marquée ou indistincte. Sulcus sur l'hypothèque seulement. Tabulation : P 3-4′0-1a 6″ 6c ?s 6‴ 3⁗ et une plaquette supplémentaire portant le pore ventral (sauf chez *Dolichodinium*) ; série apicale n'atteignant pas le cingulum. Chloroplastes présents ou absents. Famille exclusivement marine, tropicale ou subtropicale et préférentiellement oligophotique.

En pratique, toutes les Hétérodiniacées appartiennent au genre *Heterodinium*, à l'exception d'une espèce (très rare) qui constitue le genre *Dolichodinium*.

HETERODINIUM Kofoid, 1906a

Fig. 230-236, 243-244

[heteros : autre ; dino-] Neutre.
Type : *H. scrippsae* Kofoid, 1906a.
Réf. : Pavillard, 1932. Kofoid & Adamson, 1933. Rampi, 1941. Balech, 1962. Taylor, 1976.

G Cellule de moyenne ou grande dimension (hauteur : 40-250 µm), subsphérique ou, plus souvent, aplatie dorso-ventralement et, en ce cas, généralement bifurquée postérieurement. Epithèque conique ou tronconique ou en cloche, à contour gibbeux. Cingulum à peu près équatorial, quelquefois fermé, généralement descendant ; son rebord antérieur est appuyé par une petite crête mais sa limite inférieure est en partie ou

totalement effacée. Hypothèque quelquefois arrondie ou terminée par 2-3 épines, le plus souvent bifurquée en deux cornes antapicales qui sont, ou non, denticulées. Thèque assez fine et assez transparente, néanmoins parcourue d'une réticulation à grosses mailles ; la thèque peut, en outre, être porulée. Tabulation : P 3′ la 6″ 6c 7s 6‴ 3⁗ avec : plaques 1′ et 3′ plus petites que la 2′ ; plaquette du pore ventral située au coin des quatre plaques 1′, 3′, 1″ et 6″ ; plaque 1a sur la face dorsale gauche de l'épithèque. Noyau relativement petit ; chloroplastes petits et peu nombreux, ou absents.

SP Un peu plus de cinquante espèces, que l'on reconnaît aux caractères suivants : forme générale et taille, trajet du cingulum, configuration de la partie postérieure (cornes et épines). Toutes ces espèces ne sont que rarement signalées et ne sont jamais abondantes.

DOLICHODINIUM Kofoid & Adamson, 1933

Fig. 237

[dolichos : long ; dino-] Neutre.
Type : *D. lineatum* (Kofoid & Michener) Kofoid & Adamson, 1933.

G Diffère d'*Heterodinium* par les caractères suivants.

Cellule de moyenne taille (58-75 µm), sub-ovoïde (contour anguleux), sans cornes ni épines postérieures. Cingulum descendant. Thèque non réticulée mais porulée. Tabulation : 4′ Oa, etc., avec les quatre apicales à peu près de même taille et sans plaquette différenciée pour le pore ventral (celui-ci est situé dans le coin inférieur de la plaque 4′).

Ce genre n'est connu que par les quelques échantillons de la description originelle (Pacifique tropical) ainsi que par une mention et une illustration plutôt douteuse de Pavillard, 1942 (Atlantique tropical). Les détails qui le distinguent du genre précédent semblent pourtant assez caractéristiques. Une autre particularité est que la division cellulaire serait longitudinale, et non oblique.

SP Une seule espèce, très rare (voir ci-dessus).

Famille des Ceratocorythaceae Lindemann, 1928

F Cellules de moyenne ou grande taille, hérissées de plusieurs épines plus ou moins développées qui prennent naissance sur le bord de certaines plaques de l'hypothèque. Cingulum généralement antérieur et épithèque réduite en conséquence. Crêtes cingulaires et ailettes sulcales présentes. Ailettes diverses bordant les plaques de l'hypothèque. Tabulation : voir *Ceratocorys* ; série apicale n'atteignant pas le cingulum. Chloroplastes présents. Distribution exclusivement marine et tropicale.

Cette famille est monogénérique.

CERATOCORYS Stein, 1883 Fig. 247-250, 258-261

[keras : corne ; korus : casque] Féminin.
Type : *C. horrida* Stein, 1883.
Réf. : Kofoid, 1910. Graham, 1942. Balech, 1949. Taylor, 1976. Guo Wei, 1981. Loeblich, 1982.

G Un corps central arrondi ou ovoïde ou, plus souvent, polyédrique, prolongé par des épines (voir plus bas) ; hauteur, sans les épines, 40-100 µm. Epithèque plus ou moins réduite, arrondie ou conique ou aplatie. Cingulum antérieur ou, rarement, équatorial, légèrement ou fortement descendant, étroit, bordé de crêtes souvent très développées. Sulcus bordé de petites ailettes. Hypothèque hérissée de 2 à 8 épines qui naissent aux angles des plaques, principalement de l'antapicale, et non au milieu de celles-ci ; ces épines peuvent dépasser en longueur la longueur du corps central et sont constituées d'un axe longé de plusieurs ailettes. Toutes les plaques de l'hypothèque peuvent, en outre, être bordées d'ailettes. Thèque éventuellement réticulée ou porulée. Tabulation : P 3′ la 5″ 6c 6-10s 5‴ 0-1p 1-2⁗ ; peut-être un pore ventral, en sus du pore apical, à préciser. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin et tropical ou sub-tropical.

Ce genre est aisément reconnaissable mais sa tabulation prête à controverse. En raison de la petitesse des plaques les plus antérieures, on a longtemps cru voir 4 plaques apicales et 0 intercalaires. Par ailleurs, la délimitation de la région sulcale est peu sûre. On peut néanmoins condenser les interprétations modernes (Taylor, 1976 ; Guo Wei, 1981 ; Loeblich, 1982 ; E. Balech comm. pers.) dans la formule, assez cohérente, donnée ci-dessus.

SP Une douzaine d'espèces sont à considérer, dont 3-4 très douteuses ; la tabulation n'est connue, encore qu'incomplètement, que pour une demi-douzaine de taxons. Critères d'identification : forme générale et dimensions, emplacement et extension des épines, réticulation superficielle.

Famille des Goniodomataceae Lindemann, 1928

F Cellules de petite ou moyenne taille, de contour sub-globulaire (éventuellement : un peu aplati ou polygonal), sans expansions particulières (sauf : épines chez *Pyrodinium*). Cingulum équatorial, fermé ou un peu descendant mais jamais déplacé de plus d'une fois de sa propre hauteur. Tabulation : P 3′ 7″ 6-7c 6-8s 6‴ 1p

1'''' avec de très légères variantes selon les genres ; série apicale n'atteignant pas le cingulum ; plaques 1″ et 7″ de taille réduite par rapport aux autres précingulaires. Chloroplastes généralement présents. Famille exclusivement marine.

Cette famille était, pour son auteur, monogénérique. Nous lui adjoignons quatre autres genres (l'un assez ancien, les trois autres assez récents ou très récents) que l'on trouve habituellement placés dans les Gonyaulacaceae. Telle qu'ainsi élargie, la famille des Goniodomataceae n'en est pas moins clairement délimitée et remarquablement homogène. Les caractéristiques des cinq genres sont rassemblées dans le Tableau XI.

GONIODOMA Stein, 1883 Fig. 246, 251-254

[gonio- : angulaire, anguleux ; dôma : construction] Neutre.

Type : *G. acuminatum* (Ehrenberg) Stein, 1883.

Syn. : *Triadinium* Dodge.
Heteraulacus Diesing, partim.

Réf. : Graham, 1942. Nie & Wang, 1943. Gaarder, 1954. Taylor, 1976 (« *Heteraulacus* »). Balech, 1980a. Dodge, 1982 (« *Triadinium* »). Burns & Mitchell, 1983.

G Cellules sub-sphériques ou polyédriques, de taille moyenne (longueur 30-95 µm). Cingulum équatorial ou légèrement antérieur, planizone mais bordé de crêtes, légèrement descendant. Thèque à sutures saillantes ou non, porulée. Tabulation : P 3′ 7″ 6c 6-7s 6‴ 1p 1⁗ (voir remarques ci-dessous) ; plaque apicale 1′ n'atteignant pas le cingulum ; première et dernière précingulaires nettement plus petites que les 5 autres, 1″ la plus petites de toutes et indentée par un pore ventral. Chloroplastes présents (sauf exceptions ?). Genre exclusivement marin.

La tabulation de l'épithèque est relativement simple. Il en va différemment de l'hypothèque et de la région sulcale, comme l'indique la formule ci-dessus ; en effet :

— avec Balech (1980a-b), nous appelons 1‴′ la petite plaque étirée antéro-postérieurement et située à l'angle postérieur gauche des deux sillons (Fig. 254). Pour la plupart des autres auteurs, il s'agit là d'une plaque sulcale ;

— la plaque ici appelée sulcale postérieure (Fig. 254 : s_p), plaque qui prolonge postérieurement le sulcus du côté droit, a pu être antérieurement considérée comme une antapicale, ou comme une intercalaire postérieure. A noter que Dodge (1982) termine la formule tabulaire par : 2 p 1⁗, sans expliquer cette vue ;

— enfin, la plaque ici appelée intercalaire postérieure (p), comme son équivalente chez *Gonyaulax*, est prise pour une antapicale par la plupart des auteurs.

De toutes manières, la conception classique de trois plaques antapicales (Stein, Lindemann) n'a plus cours aujourd'hui.

Pour ce qui est de la légitimité du genre *Goniodoma*, voir les arguments discutés par Sournia (1984) ; à noter que l'espèce-type est le plus souvent désignée, à tort, sous le synonyme de *G. polyedricum*.

SP Au terme de sa récente révision du genre, Balech (1980a) conclut à l'existence de 6 espèces, plus une espèce douteuse. On observera principalement : forme de la cellule (arrondie ou polygonale), sutures

Tableau XI. Identification des genres chez les Goniodomataceae (pour les tabulations, voir Tabl. IX).

Forme	Cingulum	Thèque	Particularités	Genre
Subsphérique ou polyédrique	légèrement descendant; petites crêtes	robuste, porulée	plaque 1″ petite, avec un pore	*Goniodoma*
subglobulaire	descendant	délicate	plaque s_p particulière ; colonial	*Gessnerium*
arrondie (et petite taille)	descendant	délicate		*Alexandrium*
lenticulaire	à peu près fermé ; petites crêtes		noyau réniforme ; benthique	*Gambierdiscus*
en toupie	descendant ; fortes crêtes	robuste ; crêtes et pores	petites épines apicales ; fortes épines et ailettes antapicales	*Pyrodinium*

(saillantes ou non), plaque 1′ (trapézoïdale ou triangulaire).

GESSNERIUM Halim ex Halim, 1969 Fig. 256

[dédié à F. Gessner] Neutre.
Type : *G. mochimaense* Halim ex Halim, 1969.
Syn. : *Gonyaulax* Diesing, partim.
Réf. : Halim, 1967. Loeblich, 1970. Sous le nom de « *Gonyaulax monilata* » : Howell, 1953 ; Walker & Steidinger, 1979.

G Cellules sub-globulaires légèrement aplaties antéro-postérieurement et très légèrement aplaties dorso-ventralement, unies en chaînes, plutôt petites (longueur : 25-50 µm). Apex légèrement saillant. Cingulum équatorial, descendant d'une fois sa hauteur, non croisé, cavizone, sans crêtes. Antapex légèrement concave. Epines et ailettes absentes. Thèque délicate, très finement ponctuée. Tabulation : P 3′ 7″ 6-7c 6?s 6‴ 1p (ou 5‴ 2p) 1⁗ ; plaque P très développée, comportant au moins deux perforations majeures ; plaque 1′ non contiguë au cingulum et débordant vers la droite (tout en demeurant, selon la règle, la plus ventrale des plaques apicales) ; plaque 1″ et 7″ plus petites que les autres précingulaires ; plaque s_p très grande, à 4 côtés, portant une sorte de pore en son milieu. Noyau étiré en deux lobes. Chloroplastes probablement présents. Reproduction sexuée isogame. Kystes operculés, non épineux. Peut former des « eaux rouges » toxiques. Genre exclusivement marin.

La formule ci-dessus reflète les divergences entre les deux descriptions de cet organisme (Howell, 1953 ; Halim, 1967) quant au nombre de plaques cingulaires et l'interprétation des régions ventrale et antapicale ; la plaque carrée si particulière, avec son « pore d'attachement » servant à la cohésion des chaînes, semble bien être la sulcale postérieure.

La synonymie entre l'espèce-type et le « *Gonyaulax monilata* » précédemment décrit par Howell a été immédiatement relevée (Taylor, 1969) et n'est pas contestée.

Dans le but de désigner par un nom générique distinct les *Gonyaulax* du « groupe *tamarensis* », Loeblich & Loeblich (1969) ont étendu l'acception de *Gessnerium* à une dizaine de dinoflagellés dont cinq ont la plaque apicale 1′ contiguë au cingulum (ces cinq espèces pouvant, selon les mêmes auteurs, constituer une section particulière du genre...) ; nous rejetons cette interprétation. Par ailleurs, la synonymie proposée par Taylor (1979a) entre *Gessnerium* et *Alexandrium* (voir ce genre) ne nous semble pas acquise : les deux genres sont indiscutablement voisins (et de même formule tabulaire) mais les détails restent à rechercher et comparer dans les deux cas (pores ventral et antapical, sulcus).

Les diverses particularités de la diagnose ci-dessus nous incitent à maintenir séparés les deux genres *Goniodoma* et *Gessnerium*, malgré leurs évidentes affinités.

SP Une seule espèce, que les règles de priorité conduisent à appeler *G. monilatum* ; elle semble confinée, pour l'instant, au golfe du Mexique.

ALEXANDRIUM Halim, 1960b Fig. 257

[Alexandrie : localité-type] Neutre.
Type : *A. minutum* Halim, 1960b.

G Petites cellules arrondies, sans cornes ni épines ; longueur environ 20 µm. Epithèque hémisphérique ou sub-conique. Cingulum équatorial, descendant d'une fois sa largeur, non croisé, large, cavizone, sans crêtes. Hypothèque hémisphérique. Thèque apparemment lisse. Tabulation : P 3′ 7″ 7c 5?s 5?‴ 2p 1⁗ ; grande plaque P ; plaque 1′ non contiguë au cingulum. Chloroplastes probablement présents.

Cette diagnose reste à confirmer et à compléter, *Alexandrium* n'étant connu que par la description assez sommaire de son auteur. Compte tenu de la disposition de la série apicale, nous écrivons ici 3′ 7″, et non 4′ 6″ comme le fait Halim ; le reste de la tabulation est donné avec réserve. Taylor (1976) transfère *A. minutum* dans *Pyrodinium* mais, peu après (1979a), sépare à nouveau les deux genres.

Un organisme extrêmement ressemblant, mais à thèque finement porulée, est décrit par Steidinger (1971) sous le nom de « *Gonyaulax balechii* ». Il ne peut s'agir là d'un *Gonyaulax*, ni d'un *Protogonyaulax*, tels que ces genres sont ici délimités, mais on ne peut non plus en faire un *Alexandrium* tant que le type de Halim n'a pas été réexaminé.

SP Une seule espèce, ayant causé une « eau rouge » en Méditerranée orientale, et non signalée depuis ; le cas du « *G. balechii* » de Floride est parallèle.

GAMBIERDISCUS Adachi & Fukuyo, 1979 Fig. 255, 262

[Iles Gambier (Pacifique), localité-type ; *discus* : disque] Masculin.
Type : *G. toxicus* Adachi & Fukuyo, 1979.
Réf. : Fukuyo, 1981. Besada *et al.*, 1982. Durand & Berkaloff, 1985. Taylor, 1979 (sous la désignation « GDT »).

G Cellule sub-lenticulaire, aplatie antéro-postérieurement ; longueur 24-70 µm. Cingulum équatorial, cavizone, étroit, à peu près fermé, bordé de petites crêtes. Sulcus très court et très excavé. Tabulation : P 3′ 7″ 6c 8s 6‴ 1p 1⁗ ; pore apical fendu en crochet ; plaques 1″ et 7″ très réduites. Noyau réniforme. Chloroplastes

présents. Mode de vie benthique (sur macrophytes ou débris de coraux), exceptionnellement (?) planctonique ; éventuellement, sécrétion d'un mucus abondant. Genre exclusivement marin, tropical ou subtropical.

La tabulation prête à controverse sur deux points : numérotation des plaques apicales d'une part, organisation de la région sulcale d'autre part. A la formule de Fukuyo (reproduite ci-dessus) on peut préférer la variante de Taylor avec 7‴′ et 3‴″, l'interprétation de Besada, L. A. Loeblich et Loeblich III : 4′ 6″ 6c 8s 5‴′ 2‴″ ou celle de Balech (comm. pers.) : P 3′ 6″ 6c 9s 6‴′ 1p 2‴″. Selon la seconde conception, la plaque 1′ se trouve repoussée au bord du cingulum et délibérément isolée du pore apical (Loeblich, 1982), ce qui nous semble difficile à admettre. Ajoutons que le nombre des plaques est assez variable, tant en cultures que dans le milieu naturel. Ce genre possède les vésicules cytoplasmiques mentionnées chez la famille des Ostreopsidaceae (où Loeblich l'inclut) ; il sécrète également une toxine et se trouve impliqué dans les phénomènes de ciguatera.

SP Une seule espèce, récemment découverte mais déjà connue en une demi-douzaine de stations dans diverses mers.

PYRODINIUM Plate, 1906 Fig. 263-264, 289

[pur : feu ; dino-] Neutre.
Type : *P. bahamense* Plate, 1906.
Syn. : Les kystes sont connus, en micropaléontologie, sous les noms d'*Hemicystodinium* et *Polysphaeridium*.
Réf. : Buchanan, 1969. Wall & Dale, 1969. Osorio Tafall, 1942. Steidinger *et al.*, 1980.

G Cellules en forme de toupie, isolées ou en chaîne, de moyenne taille (longueur : 45-85 µm, épines comprises). Apex légèrement proéminent, tronqué, flanqué de 2-3 petites épines plus ou moins individualisées. Cingulum équatorial, descendant d'une fois sa largeur, non croisé, à peu près planizone mais bordé de fortes crêtes. Sulcus limité à l'hypothèque, atteignant l'antapex, légèrement défléchi vers la droite, à peine élargi postérieurement, bordé d'ailettes. Hypothèque prolongée par une forte épine sous-tendant des ailettes qui rejoignent latéralement le cingulum et ventralement le sulcus. Thèque épaisse, à porulation bien marquée ; la plupart des sutures entre les plaques sont soulignées par des crêtes. Tabulation : P 3(4)′ 7″ 6c 6s 6‴′ 1p 1‴″ ; plaque apicale 1′ non contiguë au cingulum et portant un pore ventral (pas toujours distinct) dans son angle gauche ; plaque 1‴′ très petite, pas toujours distinctes ; plaque s_p très allongée, occupant la moitié de la longueur du sulcus. Chloroplastes présents (nombreux, allongés, plus ou moins rayonnants). Bioluminescence intense ; production éventuelle de toxines. Spores gymnodinioïdes ; kystes temporaires sphériques sans différenciation externe ; kystes de résistance sphériques, épineux, déhiscents par un grand archéopyle qui occupe la quasi-totalité de l'épithèque. Genre exclusivement marin, tropical et côtier (souvent au voisinage de mangroves), pouvant former des « eaux rouges ».

Concernant la tabulation sulcale, deux interprétations divergentes sont offertes par Wall & Dale (1969) et par Steidinger *et al.* (1980). La région du pore apical a été particulièrement détaillée par Steidinger *et al.* (ibid.) et par Dodge & Hermes (1982). Pour une étude de la dynamique des « eaux rouges », on devra lire, notamment, Margalef (1961) et MacLean (1977) ; la production de toxines paralysantes a été mise en évidence récemment (Harada *et al.*, 1982).

Taylor (1976) a élargi ce genre en y transférant *Alexandrium* et *Gessnerium* ainsi qu'une espèce de *Gonyaulax*, mais il devait, peu après (1979a), revenir sur cette initiative. C'est bien la conception « orthodoxe » (fidélité au type...) que nous suivons ici — en accord, d'ailleurs, avec Loeblich & Loeblich (1979).

SP *Pyrodinium* ne compte qu'une seule espèce en laquelle on peut, ou non, reconnaître deux variétés, morphologiquement très proches mais dont l'une seulement serait toxique. Le « *P. phoneus* » de Woloszyńska & Conrad (1939), autant qu'on puisse en juger par sa description, est vraisemblablement un *Protogonyaulax*.

Famille des Gonyaulacaceae Lindemann, 1928

F Contour cellulaire arrondi ou sub-polygonal ou autre ; taille petite ou moyenne (généralement aux environs de 50 µm). Formation de colonies (chaînes) chez 2 genres au moins. Epines et cornes présentes ou absentes. Cingulum équatorial (exceptionnellement : un peu antérieur), descendant, déplacé de 1 à 5 fois sa propre hauteur (exceptionnellement : un peu moins d'une fois), éventuellement croisé. Tabulation : P 3-4′ O-4a 6(7)″ 6c 6-8s 6‴′ 1p 1‴″ ; plaque 1′ joignant l'apex au cingulum et souvent bordée d'un pore additionnel (« pore ventral »). Chloroplastes présents. Kystes de divers types. Production fréquente d'« eaux rouges » et, quelquefois, de toxines. Famille quasi exclusivement marine.

Ici également, nous sommes amenés à modifier l'acception de la famille, de manière à prendre en compte, simultanément, le plus grand nombre possible de caractères, notamment : la position de la première plaque apicale (qui joint ici l'apex à l'équateur), le déplacement du cingulum et la tabulation. Celle-ci apparaît assez constante dans la famille ainsi délimitée, mis à part la série des intercalaires antérieures.

Tableau XII. Identification des genres chez les Gonyaulacaceae.

Epines	Cingulum	Tabulation de l'épithèque	Particularités	Genre
Présentes ou absentes	Descendant de 1 à 5 fois sa hauteur ; souvent croisé	P 3′ 2a 6″	Plaque 1′ étroite, avec un pore	*Gonyaulax*
néant	légèrement descendant	P 4′ 0a 6″	1′ plutôt losangique, avec pore	*Protogonyaulax*
avec ou sans épines antapicales	descendant d'1 fois sa hauteur	P 4′ 3(4)a 7″	sulcus très élargi vers l'antapex	*Peridiniella*
avec ou sans spinules aux angles de la réticulation de la thèque	descendant d'1 fois sa hauteur	P 3′ 1a 6″	thèque fortement réticulée ; plaque 1′ avec pore	*Protoceratium*
épines antapicales	descendant d'1-2 fois sa hauteur	P 3′ 2(3)a 6″	contour subpiriforme	*Amylax*

Pour l'identification des 5 genres, voir le Tableau XII.

GONYAULAX Diesing, 1866 Fig. 265-272, 277-288

[gonu : genou (ou gonio- : angulaire) ; aulax : sillon] Féminin.

Type : *G. spinifera* (Claparède & Lachmann) Diesing, 1866.

Syn. : *Steiniella* Schütt, partim.
Kystes connus en micropaléontologie sous divers noms génériques (voir p. 28), notamment celui de *Spiniferites*.

Réf. : Kofoid, 1911a. Graham, 1942. Rampi, 1943b. Schmitter, 1971. Balech, 1962, 1971b, 1977e. Dürr & Netzel, 1974. Taylor, 1976, 1979a. Dürr, 1979a. Dodge, 1982. Burns & Mitchell, 1983.

G Cellules solitaires (ne formant jamais de chaînes ?), de forme diverse : généralement de contour arrondi ou polygonal, quelquefois fusiforme ou autre ; dimensions très diverses (longueur 25-175 µm, épines ou cornes, si présentes, incluses). Epithèque arrondie ou bosselée ou terminée par une ébauche de corne ou, rarement, une corne ; apex tronqué. Cingulum équatorial, descendant d'au moins une fois sa hauteur (jusqu'à 5 fois), souvent croisé, cavizone ou planizone, bordé ou non de crêtes. Sulcus formant une petite encoche sur l'épithèque, bordé ou non de petites ailettes, s'élargissant postérieurement jusqu'au voisinage de l'antapex. Hypothèque arrondie ou bosselée, portant ou non des épines dirigées postérieurement et soustendant ou non de petites ailettes ; exceptionnellement, une corne antapicale. Thèque souvent robuste, ordinairement porulée ou réticulée. Tabulation : P 3′ 2a 6″ 6c 7-8s 6‴ 1p 1⁗ ; plaque 1′ étroite, éventuellement infléchie ou sinueuse, éventuellement bordée de deux crêtes longitudinales, pouvant donner l'illusion d'un prolongement du sulcus ; les deux intercalaires antérieures disposées sur la moitié droite de la cellule (a_1 dorso-latéralement, a_2 étroite comme 1′, ventralement) ; un pore ventral présent sur le côté extérieur droit de la plaque 1′, entre a_2 et 3′ ; sulcale s_a arrondie antérieurement, formant l'encoche mentionnée ci-dessus ; s_p bien développée. Plaque 1⁗ très réduite (souvent interprétée comme une sulcale). Noyau généralement ovoïde, exceptionnellement réniforme. Chloroplastes présents. Bioluminescence fréquente ou générale (toutes les espèces testées à cette fin se sont avérées bioluminescentes). Production fréquente d'« eaux rouges ». Emission exceptionnelle de toxines. Kystes épineux. Genre essentiellement, sinon exclusivement marin.

Au cours des quelque douze dernières années, les spécialistes se sont convaincus de l'hétérogénéité du genre *Gonyaulax* sous son acception classique (Kofoid, 1911a). Il a été plusieurs fois question d'en séparer, au moins, les espèces du « goupe » ou « complexe » *tamarensis* (Steidinger, 1971 ; Wall, 1975 ; Balech, 1977e), ce pour quoi deux solutions différents ont été proposées simultanément au cours d'un congrès international

(Loeblich & Loeblich, 1979 ; Taylor, 1979a) ; en même temps, les controverses s'entretenaient au sujet des genres voisins. Notons que les sous-genres proposés par Kofoid se sont avérés peu utiles (sauf l'un d'eux, devenu genre distinct : *Acanthogonyaulax*), puisque fondés sur l'aspect général de la cellule et non sur la tabulation. La conception que nous défendons dans cet Atlas est celle d'un *Gonyaulax* « *sensu stricto* » — riche encore d'une cinquantaine d'espèces peut-être (voir plus bas) — et entouré de plusieurs genres uni- ou paucispécifiques. Les délimitations retenues ici pour tous ces genres s'inspirent de trois principes : 1) rôle déterminant de l'espèce-type dans l'établissement de la diagnose générique ; 2) valeur taxinomique de la plaque apicale 1′ : le fait que celle-ci soit, ou non, contiguë au cingulum nous paraît constituer un critère de poids, en l'état actuel de la classification ; 3) respect des règles de la nomenclature botanique (voir, en l'occurrence, Sournia, 1984).

Certains des détails de la diagnose ci-dessus (par exemple : pore ventral) ne sont, en fait, connus que chez l'espèce-type et quelques autres ; il reste donc à vérifier s'ils ont bien valeur générique. Par ailleurs, nous contestons l'existence de *Gonyaulax* en eau douce car la tabulation des quelques formes concernées semble sujette à révision.

A la différence du genre suivant, la production de toxines est ici exceptionnelle ou incertaine (chez une seule espèce ?).

SP La bibliographie contient plus de cent noms d'espèces marines. Cependant, les nouvelles conceptions ici défendues et l'élimination des synonymes objectifs font tomber cet effectif à une trentaine d'espèces plus ou moins bien définies et une quarantaine d'autres douteuses. L'aspect général (taille, contour cellulaire, cingulum, épines, ornementation de la thèque) peuvent souvent suffire à l'identification mais, en cas de doute, l'examen de la tabulation s'impose.

PROTOGONYAULAX F. J. R. Taylor, 1979a
Fig. 273, 300-301

[protos : premier, primitif ; *Gonyaulax*] Féminin.
Type : *P. tamarensis* (Lebour) F. J. R. Taylor, 1979a.
Syn. : *Gonyaulax* Diesing, partim.
Réf. : Fukuyo, 1981b. Yoshimatsu, 1981. Sous le nom de *Gonyaulax* : Whedon & Kofoid, 1936. Loeblich & Loeblich, 1975. Taylor, 1975b. Postek & Cox, 1976. Balech & Rojas de Mendiola, 1977. Dale, 1977b. Anderson & Wall, 1978. Turpin *et al.*, 1978. Balech, 1979c. Schmidt & Loeblich, 1979. Sous le nom de *Gonyaulax*, partim : Balech, 1977e. Dodge, 1982.

G Diffère de *Gonyaulax* par les caractères suivants.

Cellules souvent unies en chaîne, de contour arrondi et de taille plutôt petite (longueur < 55 µm) ; épines et cornes absentes. Cingulum légèrement descendant, tout au plus d'une fois sa largeur. Thèque très fine, à ponctuation à peine visible. Tabulation à 4′ et 0a ; plaque 1′ plus ou moins losangique, assez large en son milieu, portant presque toujours un pore ventral, celui-ci logé dans une encoche du bord antérieur droit de cette plaque. Noyau réniforme, kystes non épineux (ces deux caractères, à confirmer chez toutes les espèces). Production fréquente de toxines. Bioluminescence fréquente. Genre exclusivement marin.

Ce genre, de création récente, répond à la nécessité d'isoler taxinomiquement ce que l'on appelait auparavant le « groupe » ou « complexe » *tamarensis* des *Gonyaulax*. L'énoncé (ci-dessus) de ses caractères distinctifs témoigne à la fois de son unité et de son originalité.

En même temps que Taylor (1979a) créait ce nouveau nom, Loeblich & Loeblich (1979) proposaient, dans le même but, d'utiliser celui de *Gessnerium* Halim — moyennant un élargissement, qui nous paraît excessif, de la diagnose de ce dernier. *Gessnerium* est ici considéré comme un genre distinct et monospécifique.

Voir aussi les remarques concernant *Gonyaulax*.

SP Huit espèces environ, plus deux douteuses ; l'identification spécifique requiert un examen détaillé de la tabulation. Trois ou quatre d'entre elles sont productrices de toxines.

PERIDINIELLA Kofoid & Michener, 1911
Fig. 274-276

[*Peridinium* ; - *ella* (diminutif)] Féminin.
Type : *P. sphaeroidea* Kofoid & Michener, 1911.
Syn. : *Amylax* Meunier, partim.
Gonyaulax Diesing, partim.
Réf. : Balech, 1977e, 1979a, 1980b. Kofoid, 1911b (« *Gonyaulax catenata* »). Woloszyńska, 1929 (« *Amylax catenata* »).

G Petites cellules (20-45 µm) isolées ou en chaîne, sub-pentagonales ou arrondies, aplaties dorso-ventralement ; solitaires ou coloniales. Epithèque asymétrique, apex saillant. Cingulum descendant d'une fois sa hauteur ou un peu plus, non croisé, cavizone, bordé de petites crêtes. Sulcus extrêmement élargi postérieurement. Région antapicale aplatie ou concave, portant (ou non) plusieurs petites épines. Thèque fragile mais supportant une réticulation irrégulière bien marquée. Tabulation : P 4′ (3)-4a 7″ 6c 6-7s 6‴ 1p 1⁗ ; plaque P assez grande et jointe à 1′ par une plaquette accessoire. Noyau réniforme. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin.

Comme le notait déjà Kofoid (1911b), ce dinoflagellé a une épithèque de *Peridinium*, une hypothèque et des

sillons de *Gonyaulax* ; il porte d'ailleurs les deux noms dans la littérature, outre celui d'*Amylax*. Un genre propre lui a donc été assigné par Balech (1977e) qui, à cet effet, a fait valoir la priorité d'un certain *Peridiniella* à peu près oublié jusqu'alors (sans doute, parce que décrit sans illustration). Le même auteur a également apporté de nombreuses précisions à la diagnose et insiste, notamment, sur les particularités du sulcus et l'agencement des plaques intercalaires antérieures.

SP Les deux espèces connues diffèrent avant tout par le contour général et la présence ou l'absence d'épines postérieures.

PROTOCERATIUM Bergh, 1881 Fig. 290-291, 302

[protos : premier, primitif ; *Ceratium*] Neutre.
Type : *P. aceros* Bergh, 1881.
Syn. : ? *Pachydinium* Pavillard.
Gonyaulax Diesing, partim.
Kystes : *Operculodinium* Wall.
Réf. : Braarud, 1945. Rampi, 1951a. Balech, 1962. Wall & Dale, 1968b. Taylor, 1976. Adachi & Irie, 1981.

G Cellule de contour arrondi ou elliptique ou subpentagonal, de petite ou moyenne taille ; longueur : 25-85 µm. Cingulum situé vers le tiers antérieur de la cellule, ou bien presque équatorial, descendant d'une fois sa hauteur, non croisé, large, légèrement cavizone et bordé de crêtes. Sulcus large et bien creusé, formant une courte indentation sur l'épithèque, n'atteignant que les 2/3 de l'hypothèque. Thèque portant une réticulation très apparente dont les angles sont souvent renforcés par des épines. Tabulation : P 3′ 1a 6″ 6c ?s 6‴ 1p 1⁗ ; pore apical en croissant, très marqué ; un pore ventral sur le bord droit de la plaque 1′. Chloroplastes présents. Noyau éventuellement capsulé. Kystes épineux de deux types au moins. Genre exclusivement marin.

Bien que ce genre soit répandu et parfois abondant, sa tabulation est restée confuse jusqu'à une date récente car la réticulation superficielle en masque le dessin ; une variante ou une divergence d'interprétation est à noter : 5‴ parfois au lieu de 6‴ (Balech, 1962 ; Von Stosch, 1969a). Les formules indiquées ou représentées par les auteurs plus anciens, ainsi que celle de Wall & Dale (1968b), sont sans doute à écarter.

Entre *Protoceratium* et *Gonyaulax* se présente un cas litigieux, celui du « *Gonyaulax grindleyi* » de Reinecke (1967), réétudié par plusieurs auteurs (Von Stosch, 1969a ; Balech, 1971b ; Dodge, 1982). A la suite de Von Stosch, on en fait généralement un synonyme de *P. reticulatum*, mais deux spécialistes au moins contestent ce rapprochement (E. Balech ; M. Elbrächter, comm. pers.). Par certains de ses caractères, le protiste en cause tient, d'une part de *Protogonyaulax*, de l'autre de *Gonyaulax*, mais il possède en outre des caractères propres (forte réticulation épineuse de la thèque, raccourcissement du sulcus). La situation est confuse car, si *G. grindleyi* et *P. reticulatum* sont des organismes distincts, ils ont certainement été confondus à plusieurs reprises... Nous laissons ce cas en suspens (Fig. 292).

Le genre *Pachydinium* Pavillard est généralement tenu pour un hypothétique synonyme de *Protoceratium* ; nous préférons le traiter parmi les « genres douteux » (p. 98).

L'intention de Bergh, en forgeant le nom de *Protoceratium* était d'indiquer que le protiste en cause se situe, phylogénétiquement, entre *Peridinium* et *Ceratium*... Aujourd'hui, les affinités entre *Protoceratium* et *Ceratium* apparaissent, pour le moins, comme très lointaines.

SP Une dizaine d'espèces existent dans la littérature ; la plus commune correspond à l'espèce-type mais doit prendre le nom de *P. reticulatum* pour cause de synonymie. Cinq de ces taxons sont plutôt fantômatiques puisque décrits (par Kofoid & Michener, 1911) sans illustration. Les caractères distinctifs tiendraient à la taille, au contour, à la position du cingulum et au développement des mailles et épines ; ces derniers critères sont assez subjectifs (« *areolatum* », « *reticulatum* », « *spinulosum* »...) et les tabulations restent à comparer chez toutes les espèces.

AMYLAX Meunier, 1910 Fig. 297-298, 305

[amulon : amidon ; *-ax* : désinence de *Gonyaulax*] Féminin.
Type : *A. lata* Meunier, 1910.
Syn. : *Gonyaulax* Diesing, partim.
Réf. : sous le nom de *Gonyaulax triacantha* : Kofoid, 1911a. Woloszyńska, 1929. Balech, 1977e.

G Cellule aplatie dorso-ventralement, de contour sub-piriforme et anguleux, de moyenne dimension (longueur : 50-75 µm, épines comprises). Epithèque terminée par une corne asymétrique. Cingulum équatorial, descendant de 1-2 fois sa hauteur, non croisé, cavizone, sans crêtes mais à bord postérieur plus ou moins renforcé. Sulcus bien évasé postérieurement. Région antapicale portant plusieurs épines (2-7) dont l'une plus forte que les autres. Thèque réticulée. Tabulation : P 3′ 2(3)a 6″ 6c 7-8s 6‴ 1p 1⁗ ; plaque P très petite ; 1′ assez large postérieurement, sans pore ventral, a_1 et a_2 de grande taille, dorsales et non contiguës à 1′ (éventuellement, une minuscule a_3 additionnelle). Noyau très allongé, en forme de banane. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin.

Il s'agit ici, essentiellement, de l'organisme communément désigné sous le nom de « *Gonyaulax triacantha* » et dont l'originalité avait été mise en évidence dès la

monographie de Kofoid (1911a). Ce n'est, en fait, ni un *Gonyaulax*, ni un *Protogonyaulax*, mais un troisième genre pour lequel il convient d'exhumer, sur la suggestion de Balech (1977e), l'ancien nom *Amylax*.

SP L'espèce la plus courante correspond au type de Meunier mais doit s'appeler *A. triacantha* pour raison d'antériorité (Sournia, 1984). Un autre taxon à 3 plaques intercalaires antérieures a été décrit par Balech (1967a) sous le nom de « *Gonyaulax buxus* » (voir aussi Taylor (1976) à propos d'un hypothétique « *G. subulata* »). A noter que les autres *Amylax* introduits par Meunier tombent en synonymie avec des genres voisins.

Famille des Amphidomataceae Sournia, 1984

F Contour anguleux, approximativement piriforme ou fusiforme. Epithèque de même hauteur ou un peu plus haute que l'hypothèque, celle-ci terminée, ou non, par une courte corne antapicale. Cingulum légèrement descendant. Sulcus très court, n'atteignant que la moitié de l'hypothèque. Tabulation : P 6′ 6″ 6c 4s 6‴ 1p 1⁗, caractérisée notamment par : apicale 1′ joignant l'apex au cingulum, plaques intercalaires antérieures absentes, une intercalaire postérieure présente, sulcus réduit et simplifié. Chloroplastes présents. Famille exclusivement marine.

Le genre unique qui constitue, pour l'instant, cette famille était jusqu'ici rangé par les Gonyaulacaceae. Cependant, si *Amphidoma* possède bien une hypothèque de *Gonyaulax* et si son apicale 1′ est effilée comme chez ce dernier genre, il en diffère par tous les autres caractères et doit, à ce titre, figurer dans une famille particulière.

AMPHIDOMA Stein, 1883 Fig. 299

[amphi : autour ; dôma : construction (?)] Neutre.
Type : *A. nucula* Stein, 1883.
Réf. : Balech, 1971a. Taylor, 1976. Dodge, 1982.

G Contour cellulaire plus ou moins piriforme ou biconique ; taille plutôt petite (longueur : 20-50 µm). Epithèque sub-conique, apex généralement tronqué. Cingulum situé sensiblement sous l'équateur (ou, quelquefois, équatorial), légèrement descendant, un peu cavizone, sans crêtes. Sulcus très court, formant une minuscule indentation dans l'épithèque et ne s'étendant que sur la moitié de l'hypothèque. Celle-ci généralement plus courte que l'épithèque, arrondie et bosselée ou prolongée par une ébauche de corne ou une corne, la corne elle-même acuminée par une spinule. Thèque plus ou moins aréolée, à sutures peu distinctes. Tabulation : P 6′ 6″ 6c 4s 6‴ 1p 1⁗ ; plaque 1′ très allongée et étroite, les cinq autres apicales plus courtes ; [illegible] s_d extrêmement réduite. Chloroplastes présents ou [illegible] mentionnés (éventuellement absents ?). Genre exclu[illegible]ment marin.

Les quelques imprécisions ou ambiguïtés dont cette diagnose est entourée tiennent, d'une part, à l'existence de plusieurs espèces-fantômes (décrites sans illustration par Kofoid & Michener, 1911), d'autre part à une variabilité infraspécifique sans doute importante. Il n'en demeure pas moins que ce type morphologique est original : une épithèque à 6′ 6″ sur une hypothèque de *Gonyaulax*, et un sulcus rudimentaire... L'aspect général a causé diverses confusions avec *Oxytoxum* et les genres voisins.

SP Neuf espèces, dont huit très douteuses (voir ci-dessus).

Famille des Peridiniaceae Ehrenberg, 1828

F Cellules de formes diverses (souvent sub-globulaires ou ovoïdes), éventuellement aplaties antéro-postérieurement ou bien dorso-ventralement). Taille variable mais excédant rarement 60 µm. Eventuellement : cornes, épines ; exceptionnellement : formation de colonies. Cingulum équatorial, fermé ou légèrement déplacé (de moins d'une fois sa propre hauteur), exceptionnellement croisé. Tabulation : P 3-4′ 1-3a 6-7″ 4-6c 4-7s 5‴ 2⁗ ; première plaque apicale joignant l'apex au cingulum ; première cingulaire souvent réduite par rapport aux autres plaques de cette série, souvent appelée « transitionnelle » (en ce cas, le décompte des cingulaires aboutit à une unité de moins) ; dans quelques cas, pore apical absent. Chloroplastes présents ou absents.

Dans la présentation des genres, nous nous autorisons une légère entorse à la règle suivie dans cet Atlas : au lieu de traiter en premier lieu du genre-type (*Peridinium*, essentiellement continental), nous commencerons par *Protoperidinium* qui, lui, est typiquement (et peut-être exclusivement) marin.

Les caractéristiques des 12 genres marins de cette famille sont reportées dans le Tableau XIII.

PROTOPERIDINIUM Bergh, 1881
Fig. 293-294, 308-317

[proto- : premier, primitif ; *Peridinium*] Neutre.
Type : *P. pellucidum* Bergh, 1881.
Syn. : *Archaeperidinium* Jörgensen.
Congruentidium Abé.
Minuscula Lebour.
Properidinium Meunier.
Peridinium Ehrenberg, partim.
Dix noms génériques pour les kystes (voir p. 28, Tableau III).

Tableau XIII. Identification des genres chez les Peridiniaceae.

Forme	Epines et cornes	Chloroplastes	Tabulation épithèque et cingulum	Genre
variable	corne apicale ou pas ; souvent cornes ou (et) épines antapicales	très rares	P 4′ 3a 7″ 4c	*Protoperidinium*
variable	(idem)	présents	(P) 4′ 2-3a 7″ 5-6c	*Peridinium*
lenticulaire ou globulaire	néant (mais pore apical parfois saillant)	absents	P 3-4′ 1-2a 6-7″ 4c	*Diplopsalis* et 5 genres voisins (voir texte et Fig. 318)
lenticulaire	néant	?	3′ 2a 5-6″ 3c	*Gotoius*
plus ou moins globulaire ou piriforme	néant	présents	P 4′ 3a 6-7″ 6c	*Scrippsiella*
sub-piriforme	néant	présents	P 4′ 3a 7″ 5c	*Ensiculifera*
arrondie (mais aplatie dorso-ventralement)	néant	présents	P 3-4′ 2a 6-7″ ?c	*Kryptoperidinium*

Réf. : Balech, 1973, 1974, 1976b, 1977d. Harland, 1982. Dodge, 1982, 1983. Sous le nom de *Peridinium* : Fauré-Frémiet, 1908. Broch, 1910a. Paulsen, 1908, 1911, 1931, 1949. Barrows, 1918. Jörgensen, 1912. Pavillard, 1916. Meunier, 1919. Lebour, 1925. Abé, 1927, 1936a-b, 1940, 1981. Dangeard, 1927a. Peters, 1928. Graham, 1942. Balech, 1949b, 1951, 1964a. Subrahmanyan, 1971. Gocht & Netzel, 1974. Taylor, 1976. Myung Soo Han, 1983. Throndsen, 1983.

G Cellules globulaires ou ovoïdes (en ce cas, plus longues que larges ou l'inverse) ou piriformes ou biconiques ou d'une autre forme, aplaties ou non dorso-ventralement ou, plus rarement, aplaties antéro-postérieurement, de tailles diverses (longueur : 25-275 µm). Epithèque terminée ou non par une corne apicale plus ou moins bien délimitée ; pore apical toujours présent. Hypothèque : soit terminée par deux cornes antapicales creuses ou pleines, plus ou moins bien délimitées et pourvues éventuellement d'épines terminales ; soit terminée par deux épines (rarement : une seule) principales portant ou non des ailettes et, éventuellement, par 1-2 petites épines accessoires ; soit arrondie, sans différenciations postérieures. Cingulum équatorial ou sub-équatorial, cavizone ou planizone, fermé ou descendant ou ascendant, quelquefois croisé, bordé ordinairement de deux crêtes, situé dans un plan perpendiculaire ou oblique par rapport à l'axe longitudinal. Sulcus plus ou moins creusé, de formes diverses (n'évoquant que rarement un « sillon »), souvent bordé d'ailettes, non prolongé sur l'épithèque ou indentant légèrement celle-ci. Thèque diversement ponctuée ou striée ou réticulée ; avec bandes striées intercalaires plus ou moins développées selon les spécimens et selon les espèces. Tabulation-type (compte tenu des cas rares ou exceptionnels) : P 4′ 3a 7″ 4c 6-7s 5‴ 2⁗ ; chez quelques espèces : 3′ ou bien 2a ou bien 6″ ou bien 1⁗ ; plaque c_1, la plus petite des cingulaires, souvent appelée transitionnelle. Chloroplastes absents (ou présents chez peu d'espèces ?), cytoplasme coloré ou non. Kystes de forme diverse, portant ou non épines ou tubercules, non calcifiés. Bioluminescence connue chez certaines espèces. Genre exclusivement marin et, dans l'ensemble de ses espèces, cosmopolite.

Quelques précisions sur la tabulation compléteront cette diagnose. Tout d'abord, la plaque 1′ peut se trouver contiguë à deux précingulaires ou à trois ou à quatre d'entre elles ; selon les cas, cette plaque sera losangique ou pentagonale ou hexagonale et l'on a convenu de désigner ces trois cas par les expressions « ortho », « meta » et « para » respectivement (Fig. 293). Une autre plaque remarquable est la a_2, qui peut côtoyer une seule ou deux ou trois précingulaires, situations désignées par les termes « quadra », « penta » et « hexa » respectivement (même figure). Le sulcus compte quatre plaques principales : s_a (antérieure), s_s (sénestre ou gauche), s_d (droite, souvent la plus grande) et s_p (postérieure), deux plaques plus petites qui sont longtemps

passées inaperçues : s_m (médiane, considérée avant Balech comme le « pore flagellaire ») et s_{pa} (postérieure accessoire), enfin et facultativement une petite plaque s_{ie} (droite interne). Toutes les plaques sulcales sont de morphologie extrêmement complexe et variable d'une espèce à l'autre ; néanmoins, selon les deux spécialistes de la question (Abé et Balech), l'unité d'organisation est évidente. Les deux flagelles sont issus, selon Balech, de deux canaux distincts qui débouchent dans la région médiane du sulcus. Les ailettes sulcales, qui prolongent plus ou moins les crêtes cingulaires et peuvent, à leur tour, être prolongées par les membranes des épines antapicales, sont formées par diverses plaques, principalement la s_d et la 3‴ (l'ailette de s_d masque souvent une partie du sulcus). Nous considérons comme une cingulaire (c_1) la petite plaque située au carrefour du sulcus et du cingulum et appelée « transitionnelle » (t ou T) par d'autres auteurs ; la plaque c_3 (ou c_2 selon l'autre option) est la plus grande des cingulaires et fait à elle seule les 2/3 ou les 3/4 du tour de la cellule.

Pour certains chercheurs contemporains, aucune espèce de *Protoperidinium* ne serait autotrophe, toutes les espèces pourvues de chloroplastes appartenant à *Peridinium* ou un autre genre. Nous tenons cette généralisation pour hâtive car, selon la bibliographie, quelques *Protoperidinium* sont donnés comme chlorophylliens ; la question reste ouverte.

Voici, « ex aequo » avec *Ceratium*, le genre le plus étudié et le plus polymorphe de tous les dinoflagellés, si l'on en juge par le nombre de travaux qui lui ont été consacrés, le nombre des espèces et taxons infraspécifiques décrits, et le nombre des mentions dans les inventaires planctologiques. Nous ne pouvons donner ici dans le détail ni la description de ce genre, ni l'historique de sa classification, mais renvoyons le lecteur, sur ces deux points à Graham (1942), Balech (1974) ou Gocht & Netzel (1974) d'une part, à Graham (1942), Taylor (1976), Dodge (1982) ou Harland (1982) d'autre part. Existe-t-il une monographie générique ? Oui et non, car le livre d'Abé (1981) a bien l'esprit et l'ampleur d'une revision mondiale mais cette œuvre posthume, si elle apporte une multitude de données morphologiques et si elle pose et approfondit plusieurs problèmes biologiques, demeure du point de vue taxinomique en retard d'un demi-siècle sur sa date de parution — et traite, d'ailleurs, du tiers environ des espèces connues.

Ce genre a été quasi-universellement désigné jusqu'à ces dernières années (et l'est encore souvent) sous le nom de *Peridinium*. Pourquoi *Protoperidinium* aujourd'hui ? On ne peut répondre à cette question sans retracer à grands traits les étapes de la classification. En effet, les critères d'identification des « *Peridinium* » ont, bien évidemment, évolué depuis le siècle dernier. Ce sont tout d'abord les caractères les plus apparents qui ont retenu l'attention : forme générale, taille, parcours du cingulum, présence de cornes et d'épines. Puis, la tabulation devenant plus familière, l'espoir a été cultivé d'une classification géométrique simple basée sur l'agencement de quelques plaques remarquables, en premier lieu l'apicale 1′ et l'intercalaire a_2 (Fig. 293). Il s'est cependant avéré que la plasticité du genre ne pouvait être contenue dans ces limites. C'est alors que D. Nie et, surtout, T. Abé, H. W. Graham et E. Balech entreprirent l'étude des plaques sulcales (Fig. 294) dont l'existence était connue depuis le début du siècle (C. A. Kofoid, E. Fauré-Frémiet, et quelques autres). Il est aujourd'hui acquis que cette partie de la thèque est hautement différenciée et spécifiquement très stable, si bien que toute étude approfondie d'une espèce requiert l'observation des plaques sulcales — étude toutefois des plus délicates, nécessitant la dissociation sous le microscope, et que seuls quelques spécialistes savent pratiquer couramment. Paradoxalement, les plaques du cingulum, plus apparentes et d'organisation tellement plus simple, n'ont pris d'importance que tardivement dans la classification des « *Peridinium* » et des Peridiniales en général. Quoi qu'il en soit, un genre *Scrippsiella* fut créé (Balech, 1959) pour un « *Peridinium* » à six plaques cingulaires ; puis vinrent *Ensiculifera* à cinq plaques (Balech, 1967a) et le genre voisin *Cachonina* à 6c (Loeblich, 1968b). Il devint alors clair que les espèces attribuées jusque-là à *Peridinium* possédaient soit 4, soit 5, soit 6 plaques cingulaires, et que la délimitation était assez nette, de ce point de vue, entre les espèces marines (4c, sauf exception) et les espèces continentales (5c ou quelquefois 6c). Fallait-il donc renier les genres nouvellement créés, en tenant la tabulation cingulaire pour « variable » (Bourrelly, 1968a), ou séparer génériquement les *Peridinium* marins et les dulcicoles (Loeblich, 1968a) ? Le pas fut franchi, timidement d'abord par Loeblich (1970) qui transféra deux espèces marines dans le genre *Protoperidinium*, puis par Balech (1973) qui en transféra six autres ; le même auteur publiait peu après (Balech, 1974) une liste de plus de deux cents nouvelles combinaisons... Dans cette opération, le nom de *Peridinium*, dont l'espèce-type compte 6 cingulaires, a été conservé pour toutes les espèces ayant ce caractère, tandis que l'on exhumait de la littérature l'ancien synonyme *Protoperidinium*, le plus ancien genre à avoir été proposé pour un type à 4 cingulaires.

En résumé, l'immense majorité des espèces marines attribuées à *Peridinium* et qui possèdent 4 cingulaires doivent être appelées *Protoperidinium*, le nom de *Peridinium* étant réservé aux espèces à 5-6 cingulaires (qui se trouvent être, pour la plupart, continentales). Cette modification est certes contraignante, mais la décision ayant été prise — et la classification des Peridiniales étant ce qu'elle est — le plus simple est de s'y tenir.

Les autres caractères distinctifs entre *Protoperidinium* et *Peridinium* sont évoqués dans la description de ce dernier genre.

Les principaux synonymes de *Protoperidinium* ont été énumérés plus haut : *Archaeperidinium* ou *Properidinium* pour une vingtaine d'espèces à deux plaques intercalaires antérieures au lieu de trois, *Congruentidinium* pour une espèce du même type et très aplatie dorso-ventralement, *Minuscula* enfin, pour une très petite espèce qui possède six précingulaires au lieu de sept.

SP Le genre *Protoperidinium* compte aujourd'hui — c'est-à-dire quelque dix ans après sa réhabilitation — 260 espèces environ (non compris les taxons infraspécifiques qui demeurent, d'ailleurs, peu nombreux). Précisons que cet effectif ne résulte nullement d'un transfert aveugle de toutes les espèces marines initialement attribuées au genre *Peridinium*, car cet effectif-là dépasse les 400. Bien au contraire, la grande majorité des « *Peridinium* » mal décrits, aberrants ou fantomatiques n'ont pas été rebaptisés. Il s'ensuit que, face à un *Protoperidinium* inconnu, le planctologiste doit compter avec plus de 200 possibilités d'identification spécifique.

La multiplicité évidente des types morphologiques a vite incité les taxinomistes à diviser le genre en sous-genres et sections. Dans cette démarche, le problème est de hiérarchiser les critères d'identification. Un système préconisé par Jörgensen (1912) a longtemps prévalu sous ses remaniements successifs : la disposition de la plaque apicale 1′ menait au sous-genre et celle de l'intercalaire a_2 à la section. Ce principe tend à faire place à l'approche « holistique » introduite par Paulsen (1931) : tous les caractères morphologiques (forme générale, tabulation, cingulum et « ornementation ») sont à prendre en considération et peuvent être réputés égaux en droit.

Si le rang de sous-genre est de quelque utilité ou signification, ce peut être, comme le fait encore Balech (1974), pour distinguer des nombres de plaques particuliers : s.g. *Archaeperidinium* (2a), s.g. *Minusculum* (6″) et s.g. *Protoperidinium* (formule-type du genre). Une telle subdivision est toutefois très déséquilibrée car elle réunit dans le sous-genre-type l'immense majorité des espèces.

A notre avis, la recherche d'une subordination des caractères ne doit pas être abandonnée. Il se peut, par exemple, que la plaque a_2 soit, effectivement, plus « importante » que d'autres, dans la mesure où elle conditionne la formation de l'archéopyle des kystes (Harland, 1982). De toutes manières, il importe de rechercher les liaisons entre les divers critères utilisés, selon la voie défrichée par Abé (1981) : cet auteur montre ainsi que l'agencement de la plaque 1′ (ortho, meta ou para) est étroitement lié aux différenciations postérieures de l'hypothèque (présence ou absence de cornes ou d'épines) ; compte tenu du handicap inhérent à la monographie de cet auteur (voir plus haut), une étude moderne des corrélations de cette nature chez l'ensemble des espèces connues semble urgente. Il en est de même des approches biométriques de la variabilité infraspécifique, qui n'ont pas été poursuivies après la période que l'on pourrait appeler classique (Barrows, 1918 ; Peters, 1928 ; Candeias, 1934 ; Diwals, 1939 ; Graham, 1942 ; Paulsen, 1949).

PERIDINIUM Ehrenberg, 1832

[peri : autour ; dino-] Neutre.
Type : *P. cinctum* (O. F. Müller) Ehrenberg, 1832 (eau douce).

G Diffère de *Protoperidinium* par les caractères suivants.

Cingulum formé de 5 ou de 6 plaques, la c_1 de taille « normale ». Pore apical présent ou absent. Tabulation : (P) 4′ 2-3a 7″ 5-6c 5-6s 5‴ 2⁗ ; plaque apicale 1′ contiguë à deux précingulaires seulement (type « ortho »). Chloroplastes présents (en principe, chez toutes les espèces). Genre presque exclusivement dulcicole.

Du point de vue de la classification, il aurait été plus logique de présenter d'abord le genre *Peridinium* et de lui comparer ensuite *Protoperidinium*. Si nous faisons l'inverse dans cet Atlas, c'est parce que la représentativité du premier genre dans le milieu marin est tout à fait négligeable en comparaison de celle du second.

Pour de plus amples informations sur la structure et la variabilité des *Peridinium*, on devra se reporter aux travaux limnologiques : Huber-Pestalozzi (1950), Bourrelly (1968a-b), Boltovskoy (1975) et Dürr (1979b).

SP Un peu plus de 400 « espèces » ont été décrites ou signalées en mer, sans compter de nombreux taxons infraspécifiques. La plus grande partie d'entre elles appartiennent en fait au genre *Protoperidinium* tel que défini plus haut ; plusieurs autres sont tout à fait douteuses et condamnées à l'oubli. Seuls 3 ou 4 *Peridinium* se rencontreraient dans les eaux côtières ou saumâtres et aucune d'elles ne serait véritablement marine, mais ceci reste à établir.

DIPLOPSALIS Bergh, 1881 Fig. 303-304, 318

[diplos : double ; psalis : voûte, etc.] Féminin.
Type : *D. lenticula* Bergh, 1881.
Syn. : *Dissodium* Abé, partim.
Glenodinium Ehrenberg, partim.
Réf. : Lebour, 1922, 1925. Balech, 1967a. Wall & Dale, 1968b. Taylor, 1976. Dodge & Hermes, 1981. Dodge, 1982.

G Cellule sub-lenticulaire (plus ou moins comprimée antéro-postérieurement) ou bien sub-sphérique (en ce cas, très légèrement plus longue que large), de petite ou moyenne taille (longueur : 25-60 µm). Apex formant une légère protubérance sur l'épithèque ; pore apical

bien marqué. Cingulum équatorial, fermé ou quasiment fermé, planizone, bordé de crêtes. Sulcus court, n'indentant pas l'épithèque et n'atteignant pas l'antapex, bordé d'une ailette gauche qui dépasse plus ou moins postérieurement vers l'arrière de la cellule ; les quatre plaques sulcales principales délimitent intérieurement comme un anneau (souvent appelé « pore » mais qui n'en est pas un). Hypothèque sans cornes ni épines postérieures. Tabulation : P 3′ 1a 6″ 4c ?s 5‴ 1⁗ ; première plaque cingulaire, la plus petite de la série, souvent considérée comme « plaque transitonnelle » (on ne compte alors que 3c) ; plaque apicale 1′ de type « ortho ». Chloroplastes absents. Kystes ouvrant par un archéopyle dorsal équivalent à la plaque a_1. Genre exclusivement marin.

Rappelons que le genre *Diplopsalis* Bergh est parfaitement légitime dans la nomenclature botanique et que son transfert dans le genre *Dissodium* Abé afin de satisfaire aux règles zoologiques (Loeblich III, 1970) néglige les différences morphologiques entre les deux genres.

SP Deux espèces, reconnaissables l'une de l'autre par la taille, le contour général, l'extension de l'ailette sulcale et de la plaque intercalaire.

Remarques sur le « groupe *Diplopsalis* »

Des dinoflagellés répondant à peu près à la diagnose ci-dessus mais possédant 1, 2 ou bien 3 plaques supplémentaires peuvent aujourd'hui se rencontrer, dans la littérature, sous une quinzaine de noms de genres différents. En effet, plusieurs raisons ont contribué à faire de ce « groupe » un des pires imbroglios de la systématique. Tout d'abord, les organismes en cause sont petits et leur tabulation est difficilement discernable. Elle n'a pas été décrite par l'auteur du genre (Berg, 1881) et, pendant les 40 années qui ont suivi, les spécialistes ont rivalisé, parfois avec âpreté (lire, par exemple, Mangin, 1913 et Pavillard, 1913) à qui devinait le mieux ce que Berg n'avait pas observé... Or cette tabulation est variable, sans que l'on ait la moindre idée de la nature de cette variabilité (phénotypique ou génotypique ?) ni de sa portée taxinomique (spécifique ou générique ?). Pour l'ensemble du groupe, la tabulation se formule comme suit : P 3-4′ 1-2a 6-7″ 4c 6?s 5‴ 1-2⁗. L'épithèque, on le voit, est la plus plastique ; elle comporte de plus une ambiguïté particulière : la plaque apicale dorsale peut se trouver un peu ou nettement éloignée du pore apical, jusqu'à constituer un intercalaire — d'où la fréquente alternative : 4′ 1a ou bien 3′ 2a. Enfin, les auteurs successifs ont jonglé avec les taxons et les ont hardiment transférés d'un genre à l'autre sans trop respecter ces minimes détails de tabulation qui, précisément, sont supposés servir de critères. Disons aussi qu'il a été plusieurs fois proposé de ne plus considérer qu'un seul genre pour tous les organismes concernés : soit *Diplopsalis* (Lindenmann, 1928 ; Paulsen, 1931 ; Nie, 1943) soit *Glenodinium* (Schiller, 1935) ; c'est évidemment là céder à la confusion et condamner tout espoir d'écologie, d'écomorphologie ou de biogéographie.

Cependant, comme l'ont récemment montré Dodge & Hermes (1981), on peut y voir à peu près clair aujourd'hui parmi les genres disponibles si l'on se fie au nombre et à la disposition des plaques les plus apparentes : apicales, intercalaires antérieures, précingulaires et antapicales (les postcingulaires sont en nombre constant). Même dans le cas le plus épineux — celui de *Diplopsalis*, dont la tabulation n'a pas été donnée à l'origine — on peut atteindre un quasi-consensus (Kofoid in Abé, 1981 ; Balech, 1967a ; Lebour, 1922, 1925 ; Taylor, 1976 ; Dodge & Hermes, 1981 ; Dodge, 1982). Pour ce qui est de la tabulation sulcale, on peut penser qu'elle est, ici aussi, d'une bonne stabilité spécifique et générique, mais la tentative d'Abé (1981) montre qu'il n'est pas possible, dans la pratique, d'en tirer une classification des genres. Cet auteur distingue, en effet, deux types principaux d'organisation sulcale selon la disposition de la plaque s_p (difficilement visible, quand elle n'est pas cachée sous l'ailette sulcale), mais ceci le conduit à placer dans un même genre des espèces qui diffèrent entre elles, bien plus visiblement, par le nombre des antapicales. Par ailleurs, la forme générale de la cellule (aplatie ou arrondie) s'est avérée particulièrement fluctuante.

Nous suivrons ici la révision de Dodge & Hermes (1981), à une option près (*Diplopelta* au lieu de *Dissodium*) et à quelques détails près. Avant de traiter des divers genres voisins de *Diplopsalis* et reconnus « bona fide », nous dirons quelques mots des genres non retenus :

— *Diplopeltopsis* Pavillard : pour une raison très simple de nomenclature (homonymie), ce nom est à remplacer par celui de *Zygabikodinium*.

— *Dissodium* Abé : à remplacer par *Diplopelta*, pour les raisons détaillées par Sournia, 1984 (synonymie et sources diverses de confusion).

— *Entzia* Lebour (rebaptisé *Apsteinia* Abé) : d'épithèque conique et de tabulation 4′ 1-2a 7″ 5‴ 1⁗, ce genre monospécifique n'est représenté que dans les eaux douces ou saumâtres.

— *Glenodinium* Ehrenberg : le plus fantômatique des noms de dinoflagellés... Nous pensons, avec Bourrelly (1968a-b) qu'il est préférable de l'« oublier » (voir p. 97).

— *Gotoius* Abé : par l'absence de pore apical, s'écarte du groupe et sera traité un peu plus loin (p. 90).

— *Lebouraia* Abé : s'éloigne nettement de *Diplopsalis* par la tabulation particulière de l'épithèque ; voir p. 96.

— *Peridiniopsis* Lemmermann : une dizaine de membres du groupe ont été attribués (originellement ou par transfert) à *Peridiniopsis*. Selon la diagnose élargie de Bourrelly (1968a-c), la tabulation de ce genre s'écrit : 3-5′ 0-1a 6-8″ 5(6)c ?s 5‴ 2⁗ et il possède, ou non, des épines antapicales (en nombre variable) et des chloroplastes. De toutes manières, le nombre des plaques cingulaires en exclut tous les *Diplopsalis* et consorts. Nous considérons donc que *Peridiniopsis*, au demeurant mal circonscrit, n'est pas représenté dans le plancton marin (voir aussi à propos de *Glenodinium*, p. 97).

— *Preperidinium* Mangin : ce genre collectif est mal défini et sans utilité.

Il reste donc, aux côtés de *Diplopsalis*, 5 genres que nous allons maintenant caractériser ; successivement : *Boreadinium*, *Zygabikodinium*, *Diplopelta*, *Oblea* et *Diplopsalopsis*. (Un schéma récapitulatif en est donné sur la Fig. 318).

BOREADINIUM Dodge & Hermes, 1981
Fig. 318, 324

[Boreas : vent du Nord ; dino-] Neutre.
Type : *B. pisiforme* Dodge & Hermes, 1981.
Syn. : *Diplopsalis* Bergh, partim.

G Diffère de *Diplopsalis* par les caractères suivants.

Cellule arrondie, avec pore apical légèrement saillant, de petite taille (longueur : 28-40 µm). Tabulation : P 4′ 1a 7(6)″ 4c 5s 5‴ 1⁗ ; plaque 1′ de type « meta » ; plaque a_1 relativement grande, dissymétrique (s'étendant sur le côté gauche). Kystes non décrits.

Ce genre, de découverte toute récente, possède des caractères composites qui le rapprochent à la fois de *Diplopsalis*, de *Zygabikodinium* et d'*Oblea*. Le « *Diplopsalis brevis* » décrit par Abé (1981) doit lui être réuni (Sournia, 1984).

SP Les deux organismes ici réunis ne diffèrent l'un de l'autre que par le nombre des précingulaires : 7″ chez le type, 6″ chez l'espèce japonaise. Ce point demande confirmation et les détails du sulcus restent à comparer.

ZYGABIKODINIUM Loeblich Jr & Loeblich III, 1970
Fig. 318, 326-327

[zeugos : couple ; bikos : amphore, coupe ; dino-] Neutre.
Type : *Z. lenticulatum* Loeblich Jr & Loeblich III, 1970.
Syn. : *Diplopeltopsis* Pavillard.
Diplopsalis Bergh, partim.
Dubridinium Reid (kyste).
Réf. : Elbrächter, 1975. Dodge & Hermes, 1981. Dodge, 1982. Sous le nom de « *Diplopeltopsis* » : Lebour, 1922, 1925. Wall & Dale, 1968b. Balech, 1971b, 1973b, 1976b.

G Diffère de *Diplopsalis* par les caractères suivants.

Cellule sub-sphérique ou (rarement) lenticulaire. Cingulum fermé ou très légèrement ascendant, planizone ou très légèrement cavizone. Tabulation : P 3′ 2a (ou 4′ 1a) 7″ 4c 6?s 5‴ 1⁗ ; les deux plaques accessoires très inégales (a_1 est la plus petite des deux). Kystes s'ouvrant par déhiscence complète de l'épithèque au-dessus du cingulum.

SP L'espèce-type est connue sous divers synonymes (*Diplopeltopsis minor*, etc.) et semble cosmopolite ; trois autres espèces ont été décrites plus récemment. Critères de détermination : taille et forme générale, sculpture superficielle de la thèque, ailette sulcale, extensions relatives des deux plaques intercalaires.

DIPLOPELTA Stein ex Jörgensen, 1912
Fig. 296, 307, 318

[diplos : double ; peltè : petit bouclier] Féminin.
Type : *D. bomba* Stein ex Jörgensen, 1912.
Syn. : *Diplopsalis* Bergh, partim.
Dissodium Abé, partim.
Peridiniopsis Lemmermann, partim.
Réf. : Pavillard, 1913. Balech, 1979a. Sournia, 1984. Sous le nom de *Dissodium* : Abé, 1941. Dodge & Hermes, 1981. Dodge, 1982.

G Diffère de *Diplopsalis* par les caractères suivants.

Cellule de forme lenticulaire à sphérique, de moyenne dimension (longueur : 30-70 µm). Tabulation : P 3′ 2a (ou 4′ 1a) 6″ 4c 6?s 5‴ 2⁗ ; les deux accessoires très inégales (a_1 la plus petite des deux). Kystes non décrits.

SP Une espèce (le type) cosmopolite et reportée sous divers synonymes (*Peridiniopsis asymmetrica*, etc.) et deux ou trois autres extrêmement voisines sinon synonymes (voir Sournia, 1984).

OBLEA Balech ex A. R. Loeblich Jr & A. R. Loeblich III, 1966
Fig. 295, 318, 325

[oblea (espagnol) : pain à cacheter] Féminin.
Type : *O. baculifera* Balech ex A. R. Loeblich Jr & A. R. Loeblich III, 1966.
Syn. : *Diplopsalis* Bergh, partim.
Peridiniopsis Lemmermann, partim.
Réf. : Balech, 1964c. Dodge, 1982.

G Diffère de *Diplopsalis* par les caractères suivants.

Cellule de forme lenticulaire à sphérique ; longueur 18-56 µm. Protubérance apicale présente ou non. Cingulum équatorial ou très légèrement sous-équatorial. Tabulation : P 3(4)′ la 6″ 4c 6s 5‴ 2⁗ ; plaque 1′ de types « ortho » ou « meta » ; plaque intercalaire très développée, dissymétrique, s'étendant surtout sur le côté gauche. Chloroplastes absents ou incertains selon les espèces. Kystes non décrits.

Cette diagnose inclut deux taxons décrits antérieurement à Balech, l'un par Lebour (1922) sous le nom de *Peridiniopsis rotunda*, l'autre par Abé (1941) sous celui de *Diplopsalis torta*. La possibilité d'une quatrième plaque apicale chez *O. baculifera* est signalée par Balech (1971b). Notons que cette espèce est la seule de tout le « groupe *Diplopsalis* » à posséder, encore que facultativement, des chloroplastes.

SP Trois espèces, bien distinctes les unes des autres par le contour général, la taille et l'extension relative de la plaque intercalaire, enfin les relations de la plaque l'(ortho ou meta).

DIPLOPSALOPSIS Meunier, 1910 Fig. 318

[*Diplopsalis* ; opsis : vue, aspect] Féminin.
Type : *D. orbicularis* (Paulsen) Meunier, 1910.
Syn. : *Peridinium* Ehrenberg, partim.
Réf. : Lebour, 1925. Wall & Dale, 1968b. Dodge, 1982.

G Diffère de *Diplopsalis* par les caractères suivants.

Cellule généralement sub-sphérique (sinon : lenticulaire), de taille moyenne (longueur : 40-50 µm). Cingulum légèrement cavizone. Tabulation : P 3′ 2a (ou 4′ 1a) 7″ 4c 6?s 5‴ 2⁗ ; les deux plaques accessoires inégales (a_1 un peu plus petite qu'a_2). Kystes s'ouvrant par un large archéopyle qui correspond à plusieurs des plaques de l'épithèque.

SP Une seule espèce, relativement rare (le « *D. sphaerica* » de Balech, 1962 ne répond pas à la diagnose générique).

GOTOIUS Abé, 1981 Fig. 319

[dédié à S. Gotô] Masculin.
Type : *G. mutsuensis* Abé, 1981.
Syn. : *Diplopsalis* Bergh, partim.
Réf. : Abé, 1936 (« sp. 138 »). Nie, 1943 (« *Diplopsalis* »). Sournia, 1984.

G Cellule lenticulaire, aplatie antéro-postérieurement, de petite ou moyenne taille (longueur : 42-60 µm). Epithèque sans pore apical. Cingulum équatorial, plus cavizone, fermé, bordé de crêtes. Sulcus court, n'indentant pas l'épithèque et n'atteignant pas l'antapex, pourvu d'une petite ailette gauche. Tabulation : 3′ 2a 5-6″ 3c 4-6s 5‴ 2⁗ ; les trois apicales et les première et dernière précingulaires petites et rassemblées sur la face ventrale, l'essentiel de l'épithèque étant formé par l'intercalaire a_2. Chloroplastes ?

Seul, l'aspect général permet de placer ce genre, comme le fait son auteur, à côté de *Diplopsalis*, car la disposition de l'épithèque et l'absence de pore apical confèrent à *Gotoius* une place très originale parmi les Péridiniacées. L'interprétation de la tabulation est d'ailleurs sujette à caution, en raison même de l'absence du pore ; Abé (1936, 1981) et Nie (1943) divergent d'opinion quant au nombre de plaques précingulaires et de sulcales.

On retrouve également *Gotoius mutsuensis*, dans la littérature, transféré « aveuglément » (en même temps que d'autres espèces) dans les genres *Dissodium* et *Peridiniopsis*.

SP L'unique espèce est marine et doit s'appeler *G. excentricus* pour raisons de synonymie (Sournia, 1984) ; elle n'est connue que de deux stations des mers de Chine et du Japon. La mention de Dodge (1982) (sous le nom de « *Dissodium excentricum* ») en mer du Nord est douteuse car cet auteur passe sous silence la question du pore apical.

SCRIPPSIELLA Balex ex A. R. Loeblich III, 1965 Fig. 306, 322

[dédié à la Scripps Institution of Oceanography] Féminin.
Type : *S. sweeneyae* Balech ex A. R. Loeblich III, 1965.
Syn. : *Glenodinium* Ehrenberg, partim.
Perdinium Ehrenberg, partim.
? *Dinocapsis* Hardy & Sagebiel.
Réf. : Balech, 1959, 1963b. Balech & Soares, 1966. Wall & Dale, 1968a. Lombard & Capon, 1971 a-b (« *Peridinium* »). Steidinger & Balech, 1977. Loeblich *et al.*, 1979a. Dodge, 1982. Horiguchi & Chihara, 1983b. Kystes : Wall & Dale, 1968a. Wall *et al.*, 1970.

G Cellules arrondies ou sub-piriformes ou de contour sub-pentagonal, nettement ou un peu ou non comprimées dorso-ventralement, de petite taille (longueur : 24-64 µm), réunies ou non en amas mucilagineux. Epithèque sub-hémisphérique ou sub-conique, hypothèque sub-hémisphérique ou sub-trapézoïdale. Cingulum équatorial, assez large, cavizone, légèrement descendant, sans crêtes. Sulcus indentant légèrement l'épithèque, n'atteignant pas l'antapex, éventuellement élargi postérieurement, éventuellement pourvu de minces

ailettes. Plaques apparemment lisses ou bien parcourues d'une réticulation dont les stries longitudinales sont bien apparentes. Tabulation : P 4′ 3a 6-7″ 6c 4s 5‴ 2⁗ ; apicale 1′ en losange ; cingulaire c_1 (la plus petite des six) également appelée plaque transitionnelle. Tabulation éventuellement assymétrique selon un plan longitudinal. Chloroplastes présents (souvent allongés et rayonnants). Selon les espèces : spores gymnodinioïdes (à confirmer), stade immobile, kyste calcaire épineux. Genre exclusivement marin mais côtier et euryhalin (lagunes, flaques littorales), planctonique ou benthique (ces deux phases pouvant alterner selon un rythme circadien).

Scrippsiella a donc l'épithèque et l'hypothèque de *Peridinium* mais six plaques cingulaires au lieu de quatre ; l'organisation du sulcus diffère également dans les deux cas. Dans l'histoire de la classification, c'est le premier genre à avoir été séparé de *Peridinium* sur la considération de la zone cingulaire (d'autres genres ont suivi : *Ensiculifera, Protoperidinium* et *Cachonina*).

On doit mentionner ici l'existence d'un soi-disant genre *Dinocapsis*, sommairement décrit et, au demeurant, invalide. Bien que n'ayant pu le cultiver, ses auteurs (Hardy & Sagebiel, 1975) lui attribuent trois stades : l'un benthique, colonial, immobile et mucilagineux, l'autre gymnodidnioïde, le troisième péridinioïde. La synonymie, comme on pouvait s'y attendre, est confuse : les auteurs citent notamment, pour le troisième stade, le « *Peridinium gregarium* » de Lombard & Capon (1971a) dont la tabulation est celle d'une *Scrippsiella* (Loeblich *et al.*, 1979a). En bref, « *Dinocapsis* » devrait appartenir, à la fois, aux Desmocapsacées, aux Gymnodiniacées et aux Péridiniacées. On ne pourra en dire plus que lorsque le cycle biologique sera effectivement établi.

SP Sept espèces ont été proposées à ce jour mais des synonymies pourraient réduire ce nombre. En effet :

— les acceptions de *S. faeroensis* et *S. trochoidea* se recouvrent largement, sinon entièrement (voir Fine & Loeblich, 1976 ; Dale, 1977 ; Dodge, 1982 ; etc.) ;

— un autre groupe de taxons : *S. gregaria, S. subsalsa, S. hexapraecingula* ainsi que « *Dinocapsis sociale* » (et leurs basionymes respectifs) désignent ce type particulier « plancto-benthique » si l'on peut dire, lagunaire et littoral, au sein duquel les distinctions spécifiques sont fort délicates.

Les quatre unités restantes se distinguent, en principe, à leur contour cellulaire et, à défaut à la forme du sulcus et aux détails de la tabulation.

ENSICULIFERA Balech, 1967a Fig. 323

[*ensiculus :* petite épée ; *fero :* porter] Féminin.
Type : *E. mexicana* Balech, 1967a.

G Cellule sub-piriforme, très légèrement comprimée dorso-ventralement, de petite taille ; longueur : 40-45 µm (ou moins ?). Epithèque sub-conique, hypothèque sub-hémisphérique. Cingulum équatorial, plutôt cavizone, légèrement descendant. Sulcus peu creusé, absent de l'épithèque, légèrement élargi postérieurement. Thèque finement ponctuée. Tabulation : P 4′ 3a 7″ 5c 5s 5‴ 2⁗ ; plaque 1′ en losange, apparemment divisée selon son axe longitudinal ; plaque c_1, la plus petite des cingulaires, également appelée transitionnelle, très particulière : denticulée, renforcée sur ses bords, prolongée antérieurement par une longue épine qui semble diviser la plaque apicale 1′. Chloroplastes présents. Kystes calcaires. Genre apparemment marin et tropical.

Ensiculifera se caractérise donc par (1) le nombre des plaques cingulaires : une de moins que chez *Scrippsiella* et une de plus que chez *Diplopsalis* et *Protoperidinium* (c'est par erreur que deux schémas de Balech — 1974, Fig. 1-9 et 1980b Fig. 11 — montrent six plaques cingulaires au lieu de cinq) ; (2) l'organisation du sulcus (voir la description de Balech) ; enfin (3), la morphologie particulière de la première plaque cingulaire. On peut cependant se demander, avec Cox & Arnott (1971), si ce dernier critère est générique ou seulement spécifique.

SP L'unique espèce du genre est très peu signalée mais elle a pu souvent passer inaperçue ; on la croyait tropicale mais Elbrächter (comm. pers.) l'a récoltée en Espagne et en Norvège. Une autre espèce attribuée à ce genre, *E. loeblichii*, ne possède pas les caractères génériques et a été transférée par Dale (1977a) dans le genre *Peridinium* (en fait, selon les conceptions défendues dans cet Atlas, elle appartient à un troisième genre : *Protoperidinium*...).

KRYPTOPERIDINIUM Lindemann, 1924
Fig. 320-321, 329

[kruptos : caché ; *Peridinium*] Neutre.
Type : *K. foliaceum* (Stein) Lindemann, 1924.
Syn. : *Glenodinium* Ehrenberg, partim.
Peridinium Ehrenberg, partim.
? *Phyllodinium* Conrad.
Réf. : Lebour, 1925. Biecheler, 1952 (« *Peridinium* »). Sous le nom de *Glenodinium :* Grøntved, 1956. Silva, 1962. Prager, 1963. Dodge, 1982.

G Cellule de contour arrondi, aplatie dorso-ventralement avec concavité ventrale et convexité dorsale ; longueur 15-50 µm. Epithèque plus ou moins amincie sur son côté droit. Cingulum équatorial, pas tout à fait complet (son extrémité ne rejoint pas le sulcus). Tabulation très délicate, visible seulement après coloration : P 3-4′ 2a 6-7″ 5‴ 2⁗ ; plaques sulcales et cingulaires à décrire. Stigma volumineux. Chloroplastes présents.

Le *Phyllodinium* de Conrad (1926) aurait sa concavité dans l'autre sens ; il a une thèque rigide sur laquelle l'auteur n'a pas distingué de plaques. A ces réserves près, la synonymie est probable.

Kryptoperidinium est l'un de ces dinoflagellés qui possèdent, outre le dinocaryon, un noyau eucaryotique ; celui-ci serait, ainsi que les chloroplastes, d'origine symbiotique (Jeffrey & Vesk, 1976). Autre particularité cytologique : la présence de bactéries endonucléaires (Silva, 1978).

La situation taxinomique de ce genre reste douteuse, comme le laisse deviner sa synonymie. La délimitation de la série apicale, notamment, est incertaine (la plaque dite 1′ est-elle bien la première apicale ?) et l'emplacement du pore à confirmer. Néanmoins, on peut affirmer, même dans l'ignorance des tabulations cingulaire et sulcale, qu'il ne s'agit ni d'un *Peridinium,* ni d'un *Glenodinium.*

[SP] Une seule espèce, d'eaux saumâtres ou côtières.

Famille des Pyrophacaceae Lindemann, 1928

[F] Cellule de moyenne ou assez grande taille, aplatie antéro-postérieurement. Cingulum équatorial et normalement développé, sulcus très court. Tabulation très apparente, caractérisée par le nombre élevé des plaques de presque toutes les séries (jusqu'à une quinzaine) et par la variabilité intragénérique, et même intraspécifique, de ce nombre. Série apicale atteignant, par sa plaque 1′, le cingulum. Chloroplastes présents. Famille exclusivement marine.

Les plaques dont le nombre est constant sont, d'une part les sulcales (8), d'autre part les antapicales (3) ; pour ces dernières, toutefois, la distinction entre antapicales et intercalaires postérieures est controversée (voir à propos de *Pyrophacus*). La tabulation est, dans l'ensemble, aisément discernable sans coloration (ou, tout au plus, en contraste de phase) ; les plaques cingulaires même s'observent facilement car elles restent accolées au bord de l'hypothèque lorsque celle-ci se dissocie de l'épithèque — ce qui est fréquent.

Un seul genre, puisque nous traitons séparément (p. 95) le genre *Fragilidium* et son synonyme *Helgolandinium.*

PYROPHACUS Stein, 1883 Fig. 328, 335-336

[pur : feu ; phakos : lentille] Masculin.
Type : *P. horologium* Stein, 1883.
Syn. : *Tuberculodinium* Wall (kyste).
Réf. : Steidinger & Davis, 1967. Wall & Dale, 1971. Taylor, 1976. Balech, 1979.

[G] Cellule lenticulaire, aplatie antéro-postérieurement ; diamètre maximal 35-190 µm (exceptionnellement plus de 200 µm) ; en vues apicale et antapicale contour subcirculaire. Epithèque et hypothèque à peu près d'égale hauteur. Cingulum équatorial, cavitaire, fermé ou légèrement descendant à son extrémité, bordé de fines crêtes. Sulcus très court, formant en vue antapicale une sorte d'encoche dirigée vers la droite. Différenciations superficielles : porulation et (ou) granulation, striation longitudinale (sur les plaques précingulaires seulement), stries d'accroissement. Tabulation P 5-8′ 9-12″ 9-14c 8s 9-14‴ 1-11p 3⁗, compte non tenu de spécimens dits anormaux ; plaque 1′ très étroite, portant éventuellement à sa base un pore fendu ; plaque 3‴, la plus petite des postcingulaires, plus large vers l'antapex que sur sa bordure cingulaire. Chloroplastes présents. Kystes tuberculés (« hystrichosphères ») ou non tuberculés. Genre exclusivement marin, d'eaux tempérées ou chaudes, plutôt néritique.

Le nombre élevé des plaques et la variabilité de ce nombre, ainsi que la réduction du sulcus, rendent particulièrement litigieuse l'interprétation de la tabulation. Nous suivons, ici encore, les vues de Balech, mais devons rappeler les principales divergences d'opinion (Steidinger & Davis, Wall & Dale, etc.) :

— la plaque p, qui occupe la position la plus « antapicale », est souvent appelée antapicale ; cependant, son emplacement peut se trouver divisé en un grand nombre de plaques (jusqu'à 10) et il devient alors vain de décider lesquelles sont plutôt antapicales qu'intercalaires (fig. 336b) ;

— la plaque 2⁗, la plus grande des antapicales, a aussi reçu une désignation propre (« coupling plate ») ;

— la plaque 3⁗, la plus petite des antapicales et qui touche presque le cingulum, peut aussi bien être comptée comme intercalaire.

Les kystes tuberculés ont reçu un nom générique particulier (*Tuberculodinium*) avant que Wall & Dale (1971) ne démontrent, expérimentalement, qu'il s'agit du même organisme ; on trouve encore ce nom dans la littérature paléontologique récente (Matsuoka, 1976, etc.).

L'étymologie (pyro-) fait sans doute allusion à la pigmentation car on n'a jamais — semble-t-il — signalé de bioluminescence chez ce genre.

[SP] Les spécialistes contemporains semblent ralliés à l'opinion de Balech : 2 espèces et une sous-espèce. Les trois taxons diffèrent par la taille, le degré d'aplatissement de la cellule et le nombre des plaques.

Peridiniales « incertae sedis »

Les genres que nous regroupons par commodité sous cette appellation n'ont guère en commun que ...

l'impossibilité d'être attribués à l'une ou l'autre des familles précédentes (telles que celles-ci sont délimitées dans cet Atlas), du fait de caractères morphologiques soit composites, soit mal définis. Les 7 premiers genres appartiennent indubitablement à l'ordre des Peridiniales, tandis que la question peut se poser pour les 3 derniers.

Deux propriétés se trouvent être communes à presque tous les membres de cette catégorie :

— chloroplastes présents (à confirmer, toutefois, chez *Acanthogonyaulax* et à établir chez *Lebouraia*) ;

— plaque apicale 1′ contiguë, par sa base, au cingulum (mais ceci reste à examiner chez *Adenoides* et les trois genres dont la tabulation est inconnue).

Le Tableau XIV résume — aux seules fins pratiques de l'identification — quelques caractéristiques des divers membres de ce groupe hétérogène.

CACHONINA A. R. Loeblich III, 1968b

Fig. 334, 352

[dédié à J. Cachon] Féminin.
Type : *C. niei* A. R. Loeblich III, 1968b.
Syn. : *Glenodinium* Ehrenberg, partim.
Heterocapsa Stein, partim.
Réf. : Von Stosch, 1969a. Herman & Sweeney, 1976. Balech, 1977a. Dodge, 1982. Freudenthal & Lee, 1963 (« *Glenodinium* »). Loeblich III *et al.*, 1981 (« *Heterocapsa* »). Sournia, 1984.

G Petites ou très petites cellules sub-ovoïdes ou subpiriformes, légèrement aplaties dorso-ventralement ; longueur 10-30 µm. Cingulum équatorial, large, cavizone, légèrement descendant ; sulcus court. Thèque très fine, n'apparaissant ni sculptée ni porulée en microscopie optique mais couverte d'écailles organiques de 0,2-0,4 µm visibles en microscopie électronique. Tabulation très délicate, de formule : P 5′ 3a 8″ 6c 5s 5‴ 2⁗. Chloroplastes présents. Noyau situé en arrière du cingulum. Kystes ovoïdes. Genre exclusivement marin, probablement néritique.

Avec Balech (1977b), nous faisons débuter la numérotation des plaques précingulaires à la plaque désignée 8″ par les autres auteurs et que Loeblich *et al.* (1981) rebaptisent sulcale antérieure (pour ces auteurs, la formule de *Cachonina* compte donc 7 précingulaires et 6 sulcales). D'autre part, la formule ci-dessus ne prend pas en compte la minuscule plaque au voisinage du pore, appelée X par Balech, 6′ par Von Stosch et « canal plate » par Loeblich.

Mis à part les divergences d'interprétation quant à la tabulation (ce problème est courant chez les dinoflagellés « cuirassés »), cette tabulation est ici bien connue et le reste de la diagnose bien établi. On ne peut certes pas en dire autant d'*Heterocapsa*, genre indubitablement voisin mais qui semble très plastique et dont la diagnose, corrélativement, est passablement floue. Les deux genres différeraient, en outre, par certains détails : contour général, organisation de diverses plaques de l'épithèque (à confirmer chez *Heterocapsa*), position du noyau. Nous préférons donc, provisoirement du moins, maintenir ces genres séparés, contrairement à la position prise par Morrill (1980) et Morrill & Loeblich (1981) et en dépit de la découverte par ces auteurs d'un même type d'écailles superficielles chez *Cachonina* et chez *Heterocapsa* (et l'absence de tels organites chez les 18 autres genres examinés).

Cachonina est placé par son auteur dans les Peridiniaceae. Il ne possède cependant, de cette famille, que

Tableau XIV. Peridiniales « incertae sedis » : caractéristiques des dix genres.

Aspect général	Tabulation	Genre
très petites cellules globulaires	P 5′ 3a 8″ 6c 5s 1‴ 2⁗	*Cachonina*
petites cellules plus ou moins biconiques	(voir texte)	*Heterocapsa*
polyédrique ; épines, crêtes, spinules, pores et ailettes	P 3′ ?6″ 6c 7s 6‴ 1p 1⁗	*Acanthogonyaulax*
vaguement fusiforme ; cingulum très déplacé	P 4′ 1a 6″ 6c 6s 6‴ 1p 1⁗	*Spiraulax*
subglobulaire ; taille plutôt petite ; thèque fine	P 4′ 8-9″ 10-11c 6-8s 7-8‴ 3⁗	*Fragilidium*
globulaire ou sub-quadrangulaire ; taille plutôt petite ; épithèque minuscule	?P 1′ 4″ 5c 4s 5‴ 5p 1⁗	*Adenoides*
petites cellules sphériques	P 3′ 2a 6″ ?c ?s 5‴ 2⁗	*Lebouraia*
2 longs appendices flexueux	???	*Ceratoperidinium*
aspect triradié	???	*Microceratium*
petites cellules arrondies, hérissées de longues épines simples	???	*Micracanthodinium*

l'hypothèque car la tabulation de l'épithèque est différente et la série apicale est ici isolée du cingulum. En fait, aucune des familles actuelles des Peridiniales ne semble convenir à *Cachonina*... Si nous ne proposons pas une nouvelle catégorie, c'est par prudence vis-à-vis de *Heterocapsa* : en cas de synonymie, en effet, c'est ce nom qui prévaudrait.

SP Deux espèces actuellement : l'une est l'espèce-type, dont *C. illdefina* est probablement un synonyme (cf. Balech, 1977a) ; l'autre est connue sous le nom d'« *Heterocapsa pygmaea* » (cf. Sournia, 1984). Les différences tiennent aux dimensions, à la configuration de certaines plaques, au nombre de chromosomes et à la pigmentation (cf. Loeblich *et al.*, 1981, qui voient là un cas de spéciation par polyploïdie).

HETEROCAPSA Stein, 1883 Fig. 330-333, 347

[hétéros : autre ; *capsa* : boîte] Féminin.
Type : *H. triquetra* (Ehrenberg) Stein, 1883.
Syn. : *Peridinium* Ehrenberg, partim.
Properidinium Meunier, partim.
Réf. : Lindemann, 1924, 1928. Conrad & Kufferath, 1954. Campbell, 1973. Toriumi in Anon, 1979. Morrill & Loeblich III, 1981. Dodge, 1982. Myung Soo Han, 1983. Meunier, 1919 (« *Properidinium* »). Lebour, 1925 (« *Peridinium* »).

G Cellules fusiformes ou biconiques ou de forme voisine de ces types, un peu aplaties dorso-ventralement, de contour irrégulier et toujours dissymétrique selon les deux axes principaux ; de petite ou moyenne taille (longueur : 16-50 µm). Epithèque grossièrement arrondie, avec ou sans pore apical. Hypothèque à peu près conique ou gibbeuse ou terminée par une ébauche de corne excentrée. Cingulum équatorial ou subéquatorial, un peu ou nettement descendant, cavizone. Sulcus plus ou moins visible, s'étendant sur une moitié de l'hypothèque et paraissant, ou non, se prolonger sur l'épithèque. Thèque assez robuste, aréolée ou non, recouverte de minuscules écailles organiques (voir à propos de *Cachonina*). Plaques plus ou moins apparentes, séparées ou non par des stries intercalaires. Tabulation assez variable ou à préciser (voir plus bas), avec plaque apicale 1′ distante du cingulum. Chloroplastes présents (souvent un seul ?). Noyau antérieur ou médian. Genre marin, plutôt tempéré, nettement néritique, éventuellement euryhalin.

Si, par son contour extérieur et ses petites dimensions, ce dinoflagellé est assez bien reconnaissable, le reste de sa diagnose est très imprécis, comme en témoigne le paragraphe ci-dessus. Deux ambiguïtés, parmi d'autres, sont à souligner : d'une part, l'absence fréquente ou la présence d'un apex et d'un pore apical, d'autre part l'extension du sulcus (que l'on dit soit : bien creusé, soit : indistinct). Lindemann (1928) donnait pour tabulation : 4′ 2a 6″ 5‴ 2⁗. Cette formule a été [illegible]ment révisée et complétée par Morrill & Loeblich [illegible] (1981) en : 2P 5′ 3a 7″ 6c 7s 5‴ 1p 2⁗ avec la variabilité suivante : 4-6′ 2-6a 6-8″ 6-7c 4-7‴ et 0-2p ; [illegible]sons qu'il s'agit là de l'étude minutieuse... d'une [illegible]ture unique qui avait, semble-t-il, vieilli de nombreuses années en laboratoire. E. Balech (comm. pers.) apporte une information inédite et précieuse : la tabulation qui connaît aux *Heterocapsa* européens et sud-américains est du type P 4′ 2a 7″ 6c 4s 5‴ 2⁗. J. D. Dodge (comm. pers.) revient à la formule de Lindemann et [illegible] ajoute 6c, 5(?)s. Enfin, pour tous les auteurs, il est acquis que la plaque 1′, pas plus qu'aucune autre apicale, n'atteint le cingulum (il en est de même chez *Cachonina*).

Etant donné que les observations dont il est fait [illegible] ci-dessus se rapportent toutes à la seule espèce *H. triquetra* (et, accessoirement, à deux formes ou variétés de celle-ci), il reste à dire si cette apparente plasticité est bien infraspécifique ou si elle reflète l'existence de plusieurs espèces — ou même de plusieurs genres — et dans quelle mesure, enfin, elle provient des difficultés d'observation.

Rappelons que *Cachonina* est ici traité comme un genre distinct (voir plus haut) et que l'organisme récemment décrit sous le nom de « *Heterocapsa pygmaea* » est, à notre avis, un synonyme de *C. niei* (voir aussi Sournia, 1984).

SP Une seule espèce « sûre » (*H. triquetra*) et une demi-douzaine d'autres incomplètement décrites ou fantomatiques.

ACANTHOGONYAULAX (Kofoid) Graham, 1942 Fig. 337, 351

[akantha : épine ; *Gonyaulax*] Féminin.
Type : *A. spinifera* (Murray & Whitting) Graham, 1942.
Syn. : *Ceratocorys* Stein, partim.
Gonyaulax Diesing, partim.
Réf. : Balech, 1962. Ricard, 1974. Taylor, 1976 (« *Gonyaulax ceratocoroides* »).

G Cellule de contour anguleux et hérissée d'expansions épineuses de moyenne taille (dimension maximale d'une cellule : 75-100 µm, épines comprises). Epithèque plus courte que l'hypothèque, terminée par une petite corne tronquée. Cingulum antérieur, descendant, déplacé de 3 fois environ sa largeur, non croisé, presque planizone mais bordé de larges crêtes renforcées. Sulcus indentant un peu l'épithèque, très élargi vers l'antapex, avec ailettes sulcales. Hypothèque de contour plus ou moins quadrangulaire, portant 5 (4-7) épines robustes, ramifiées et réunies entre elles par des ailettes. Outre ces épines, la thèque est ouvragée de spinules, de

crêtes et de pores. Tabulation : P 3′ ?6″ 6c 7s 6‴ 1p 1⁗ ; plaque 1′ n'atteignant pas le cingulum et portant un pore ventral sur son bord droit ; plaque sulcale la plus postérieure (s_p ?) exceptionnellement grande, bifurquée. Chloroplastes présents (à confirmer). Genre exclusivement marin.

Cet organisme a un aspect de *Ceratocorys* (genre avec lequel on l'a initialement confondu) et une tabulation proche de celle de *Gonyaulax* (d'où la désignation de *Gonyaulax ceratocoroides* encore défendue par Taylor, 1976). Cependant, *Acanthogonyaulax* diffère de *Gonyaulax* par la situation de la plaque 1′, par l'absence d'intercalaires antérieures, par l'organisation très particulière du sulcus, par l'aspect général enfin.

La seule description détaillée est due à Graham (1942). L'existence de 9 plaques précingulaires (selon cet auteur), mise en doute par Taylor (1976), nous semble également à rejeter : les trois très petites plaques que Graham considère comme les trois premières précingulaires appartiennent plutôt au sulcus.

L'attribution à une famille est délicate. Comme *Spiraulax*, *Acanthogonyaulax* semble tenir à la fois des Goniodomatacées et des Gonyaulacacées.

SP Une seule espèce, nettement tropicale.

SPIRAULAX Kofoid, 1911c Fig. 338-339, 348

[speira : enroulement ; aulax : sillon] Féminin.
Type : *S. jollifei* (Murray & Whitting) Kofoid, 1911c.
Syn. : *Spiraulaxina* A. R. Loeblich III, 1970.
Réf. : Graham, 1942. Rampi, 1943b. Taylor, 1976.

G Cellules sub-fusiformes, assez grandes ; longueur 100-170 µm. Epithèque et hypothèque de hauteur à peu près égale, toutes deux sub-coniques avec côtés déprimés et bosselés, se terminant toutes deux par une sorte de corne ; hypothèque prolongée par une épine antapicale. Cingulum équatorial, descendant et déplacé de 3-4 fois sa largeur, non croisé, cavizone, bordé de crêtes plus ou moins épaissies. Sulcus formant une encoche sur l'épithèque, légèrement sigmoïde, s'élargissant postérieurement et atteignant presque l'antapex, bordé de courtes ailettes. Tabulation : P 4′ 1a 6″ 6c 6s 6‴ 1p 1⁗ ; apicale 1′ déplacée vers la gauche, n'atteignant pas le cingulum, dépourvue de pore ventral ; plaque 4′ plus petite que les autres apicales ; plaque 1″ plus grande que les autres précingulaires ; plaque 1‴ beaucoup plus petite que les autres postcingulaires. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin.

Les plaques apicales apparaissent souvent disjointes les unes des autres, formant comme une cheminée.

Une certaine confusion a entouré ce genre jusqu'à la mise au point de Taylor (1976). Disons simplement que l'ancêtre de *Spiraulax* ne nous est connu, comme tant d'autres, que par une description et une illustration assez approchées — en l'occurrence, le « *Gonyaulax jollifei* » de Murray et Whitting (1899). Jusqu'à preuve du contraire, un seul organisme est en cause et l'existence d'une autre entité, qui répondrait au nom de *Spiraulaxina*, n'est qu'hypothétique.

SP Une seule espèce (cf. Taylor), qui est tropicale et plutôt océanique.

FRAGILIDIUM Balech ex A. R. Loeblich III, 1965 Fig. 340-341, 343, 349-350

[*fragilis* : fragile ; eidos : aspect] Neutre.
Type : *F. heterolobum* Balech ex A. R. Loeblich III, 1965.
Syn. : *Helgolandinium* Von Stosch, 1969.
Réf. : Balech, 1959. Von Stosch, 1969b. Drebes, 1974 et Dodge, 1982 (« *Helgolandinium* »).

G Cellule globulaire ou de contour sub-pentagonal en vue ventrale, de taille petite ou moyenne (longueur 25-55 µm). Epithèque hémisphérique ou sub-conique, hypothèque hémisphérique ou entamée d'une dépression postérieure asymétrique. Cingulum équatorial, cavizone, légèrement descendant. Sulcus court, peu creusé, bordé ou non de minces ailettes. Thèque très fine, se disloquant facilement et laissant alors place à une cellulose ovoïde immobile. Tabulation : P 4′ 8-9″ 10-11c 6-8s 7-8‴ 3⁗ (ou 1p 2⁗) ; plaque apicale 1′ n'atteignant pas le cingulum ; plaque 1″ portant éventuellement un pore à sa base. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin, de distribution incertaine (découverte assez récente).

Avec Von Stosch, nous appelons 1′ 1a plaque apicale située ventralement et immédiatement à gauche de la ligne médiane (pour Balech, cette plaque est 1a 2′, 1a 1′ débordant largement vers le côté droit) ; nous suivons également le premier auteur en désignant comme 2⁗ la plaque que Balech interprète comme une intercalaire postérieure. Par ailleurs, l'attribution de deux ou trois très petites plaques situées à la jonction du cingulum et du sulcus reste à débattre.

Au sujet de *Helgolandinium* (Fig. 343, 350), nous suivons la synonymie introduite et défendue par Loeblich III (1965, 1970, 1980, 1982). Mais, contrairement à l'avis de cet auteur et à celui de Von Stosch, nous n'incluons pas *Fragilidinium* dans la famille des Pyrophacaceae. En effet, si le nombre élevé des plaques précingulaires, cingulaires et postcingulaires suggère un rapprochement, plusieurs différences d'importance apparaissent :

— le nombre de plaques de chaque série est ici quasi constant (la variabilité impliquée par la formule ci-dessus est de nature interspécifique — quand elle ne

reflète pas une divergence d'interprétation de la même espèce) ;

— l'aplatissement antéro-postérieur est le propre de *Pyrophacus* ;

— la présence d'un pore additionnel (ventral, au-dessus du cingulum) et son emplacement précis sont à confirmer chez les divers taxons en cause ;

— enfin, le pore apical est fait d'une seule fente chez *Fragilidium* et de deux fentes chez *Pyrophacus* (Dodge & Hermes, 1982).

Fragilidium est placé par Loeblich (1982) dans la famille des Pyrophacacées, en considération du nombre élevé de ses plaques. Il nous paraît plus proche des Goniodomatacées mais sans pouvoir y être inclus, pour cette même raison.

SP 2 espèces, qui diffèrent avant tout par leur forme générale, puis par des détails de la tabulation.

ADENOIDES Balech, 1956 Fig. 345

[adèn : glande ; eidos : aspect] Neutre.
Type : *A. eludens* (Herdman) Balech, 1956.
Réf. : Dodge, 1982.

G Contour arrondi, ou quadrangulaire avec angles arrondis. Cellule de taille plutôt petite (hauteur : 25-40 µm), comprimée latéralement. Sillons mal délimités. Cingulum tout à fait antérieur, presque planizone. Epithèque réduite à l'extrême, peu distincte. Sulcus court (moins du tiers de la hauteur de la cellule), avec ou sans ailettes (à préciser) ; flagelle sulcal dépassant de beaucoup la longueur de son sillon. Tabulation (voir ci-dessous) : ?P 1′ 4″ 5c 4s 5‴′ 5p 1⁗. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin.

Voici encore un genre problématique, originellement décrit comme un *Amphidinium* par Herdman qui n'avait pu déceler de tabulation. Celle-ci est atypique et il est bien aventureux d'y distinguer des régions ; la formule ci-dessus reproduit, sous toutes réserves, l'interprétation de Balech. L'étymologie veut faire allusion « au manque de sillons bien formés ». Quant aux affinités de ce genre, son auteur note : « la petitesse de l'épithèque, le manque d'ailettes et le sulcus réduit sont des caractères qui rapprochent *Adenoides* d'*Oxytoxum*, dont il s'éloigne pourtant par sa tabulation » (Balech, 1956). La ressemblance est plutôt superficielle et l'inclusion d'*Adenoides* dans la famille des Oxytoxacées (Loeblich, 1982) nous semble, pour le moins, hasardeuse.

SP Une espèce au moins, dans les sables de Bretagne et de Grande-Bretagne ; une seconde espèce, très ressemblante, est de tabulation inconnue.

LEBOURAIA Abé, 1941 Fig. 34[illegible]

[dédié à M. V. Lebour] Féminin.
Type : *L. minuta* Abé, 1941.

G Cellule sphérique, de petite taille (longueur « 29 µm »). Epithèque à peine marquée par une protubérance apicale. Cingulum équatorial, large, ferme, planizone, bordé de minces crêtes. Sulcus court, n'indentant pas l'épithèque et n'atteignant pas l'apex, bordé d'une petite ailette gauche. Hypothèque sans cornes ni épines postérieures. Tabulation : P 3′ 2a ?c ?s 5‴′ 2⁗ ; ni la plaque 1′ ni aucune apicale ne sont en contact avec le cingulum. Chloroplastes ? Genre exclusivement marin.

Par sa formule tabulaire, ce genre rappelle le « groupe *Diplopsalis* », mais il diffère de celui-ci par la disposition de la série apicale. Abé (1941, 1981) inclut implicitement dans ce genre (ou sous-genre de *Diplopsalis* chez Abé, 1981) deux autres espèces qui sont bien différentes du type et qui, elles, font bien partie du groupe *Diplopsalis*. La formule tabulaire redonnée par Abé (1981) est d'ailleurs très élargie par rapport à celle de *L. minuta*. Rappelons enfin que le cingulum et le sulcus n'ont pas été décrits.

SP Une seule espèce, connue seulement de son auteur (côtes japonaises près de Tokyo).

CERATOPERIDINIUM Margalef ex A. R. Loeblich III, 1980 Fig. 344

[kerat- : corne, ou *Ceratium* ; *Peridinium*] Neutre.
Type : *C. yeye* Margalef ex A. R. Loeblich III, 1980.
Réf. : Margalef, 1969.

G Un corps cellulaire pentagonal, aplati (dorso-ventralement ou latéralement ?), prolongé par deux longs appendices postérieurs ; longueur : « 63 µm » sans les appendices. Epithèque sub-conique, terminée par un pore apical. Cingulum à peu près équatorial, cavizone, sans crêtes ou à crêtes très réduites. Sulcus non observé. Hypothèque terminée par les deux appendices postérieurs qui sont tubulaires et renflés aux extrémités. Thèque rigide mais sans tabulation ni ornementation visibles (?). Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin.

SP Une seule espèce, connue par l'exemplaire unique récolté par Margalef, 1969 (Méditerranée nord-occidentale).

MICROCERATIUM Sournia, 1972a Fig. 346

[mikros : petit ; *Ceratium*] Neutre.
Type : *M. orstomii* Sournia, 1972a.

G Cellule aplatie (dorso-ventralement ?), formant une étoile à 3 branches qui évoque un petit *Ceratium* ; diamètre cingulaire : 18 µm. Epithèque triangulaire, à côtés concaves, terminée par une courte corne apicale. Cingulum peu visible ; sulcus non observé, au moins un flagelle, sans doute sulcal. Hypothèque divisée postérieurement en deux cornes divergentes. Dinocaryon volumineux, situé sous le cingulum. Tabulation non observée. Chloroplastes (ou, du moins, chromatophores) présents. Genre exclusivement marin.

SP Une seule espèce, jamais mentionnée depuis sa découverte (Canal de Mozambique, un seul spécimen).

MICRACANTHODINIUM Deflandre, 1937 Fig. 224

[mikros : petit ; akantha : épine ; dino-] Neutre.
Type : *M. setiferum* (Lohmann) Deflandre, 1937.
Syn. : *Cladopyxis* Stein, partim.
Réf. : Rampi, 1969. Dodge, 1982. Elbrächter (comm. pers.).

G Cellule arrondie, peut-être aplatie, de petite taille (10-20 µm sans les épines). Cingulum légèrement antérieur plutôt qu'équatorial, cavizone ; sulcus : à décrire. Tabulation : sa présence à confirmer, et le cas échéant, sa disposition à décrire. Longues épines, non bifurquées, insérées pour la plupart sur les bords du cingulum. Chloroplastes présents. Genre exclusivement marin.

La présence d'une tabulation est évoquée dans une lettre de J. Pavillard à G. Deflandre (1937).

SP Trois espèces, en principe, décrites initialement comme des *Cladopyxis*. Rarement signalées, mais pratiquement cosmopolites : de la mer de Norvège à l'océan Indien tropical.

Remarques sur le genre *Glenodinium* Ehrenberg, 1837a

Le nom générique *Glenodinium* Ehrenberg se rencontre souvent dans la bibliographie des dinoflagellés mais, à l'instar de tant de genres anciens, sa diagnose originelle est incertaine. En pratique, ce genre a servi d'asile à divers petits péridiniens dont on ne parvenait pas à discerner la tabulation... Devant cette situation, Bourrelly (1968b) a proposé de ne plus utiliser ce nom mais, plus récemment, Loeblich (1980) l'a réhabilité avec, pour formule, 4′ 4a 7″ 6‴ 2⁗. Les océanographes peuvent ingorer la controverse puisque tous les « *Glenodinium* » marins sont aujourd'hui tombés en synonymie avec d'autres genres (ce dont on trouve mention en divers endroits de cet Atlas). Précisons que le « *Glenodinium cristatum* » de Balech (1961), transféré par Bourrelly (1968b) dans *Peridiniopsis*, vit dans un lagon d'atoll à très faible salinité (4 ‰), parmi une florule d'eaux douces (Ricard & Bourrelly, 1982) ; il n'y a donc pas lieu de le décrire dans cet Atlas.

Dinoflagellés douteux

Nous avons quelquefois utilisé, au fil des ordres et des familles, la mention « incertae sedis » pour certains dinoflagellés dûment identifiés mais dont la position systématique pose un problème. La catégorie qui suit est toute différente : elle répond à la nécessité d'isoler divers genres incomplètement décrits (ou manifestement mal observés). Ces dinoflagellés-là sont « douteux » en ce sens que l'entité qu'ils veulent désigner, ou bien n'existe probablement pas dans la nature, ou bien relève d'un autre genre.

ADINOMONAS Schiller, 1928a Fig. 357

Cellule arrondie, sans tabulation, percée de deux ouvertures (?) à l'opposé d'un axe transversal. Deux flagelles (l'auteur n'en figure qu'un) insérés près d'une dépression conique apicale. Deux chloroplastes. Non mentionné, semble-t-il, depuis sa découverte dans l'Adriatique. Cet organisme, pour lequel Schiller a créé la famille des Adinomonadaceae, tient à la fois d'*Haplodinium* et de *Mesoporos*...

ARCHAEOSPHAERODINIOPSIS Rampi, 1943a Fig. 354

Petites cellules globulaires (20 µm) dotées d'une constriction équatoriale qui pourrait être un cingulum et d'une tabulation rudimentaire... Une seule espèce et une seule récolte (de 2 spécimens, en mer Ligure) examinée par Rampi (1943a) et Deflandre (in Chatton, 1952).

BERGHIELLA Kofoid & Michener, 1911 Fig. 360

La diagnose originelle décrit, sans en donner d'illustration, une sorte de *Gonyaulax* au contour arrondi, portant une courte corne apicale tronquée, traversé d'un cingulum légèrement descendant, et sans tabulation apparente ; l'espèce-type provenait des côtes du Pérou. Après un long oubli, ce genre est réapparu dans la littérature moderne avec l'introduction d'une seconde espèce par Taylor (1976).

DINOASTEROMONAS Bursa, 1971 Fig. 355

C'est certainement le genre le plus « douteux » de la catégorie — et nous employons là l'euphémisme. Connus seulement de leur auteur (Bursa, 1971), les *Dinoasteromonas* se caractériseraient par deux flagelles inégaux (non représentés par Bursa) et des sécrétions calcaires de divers types ; la nutrition serait à la fois photosynthétique et phagotrophique.

DINOCERAS Schiller, 1931 Fig. 366

Une sorte de *Dinophysis* avec deux longues épines insérées à la jonction sulco-cingulaire et dirigées vers l'avant ; tabulation inconnue... Ce genre n'a pas été mentionné depuis sa découverte (dans l'Adriatique).

GONIODINIUM P. Dangeard, 1927a Fig. 361

L'espèce-type (*G. cristatum*), connue seulement de son auteur (Dangeard, 1927a), appartient, à première vue, aux Peridiniales. Sa tabulation est cependant si particulière que l'on doit envisager quelque erreur d'observation ; *Goniodinium* possède notamment 4 plaques apicales selon le texte de Dangeard et 5 selon l'illustration. Deux autres taxons attribués à ce genre sont probablement des *Centrodinium* (voir p. 73).

HETEROSIGMA Hada, 1968 Fig. 356

Ces petites cellules (10-18 µm), pour lesquelles Hada a également créé une nouvelle famille de dinoflagellés, sont chlorophylliennes et sans tabulation. Il existe un sillon atypique, supposé être le sulcus, qui produit un flagelle atypique dirigé vers l'avant ; l'ébauche d'un cingulum et un second flagelle sont présents ou non. L'une des deux espèces attribuées à ce « genre » est, très probablement, une *Chattonella* (voir p. 101).

HISTIOPHYSIS Kofoid & Skogsberg, 1928 Fig. 353

Comme veut l'indiquer l'étymologie, ce dinoflagellé semble tenir à la fois d'*Histioneis* et de *Dinophysis*. Epithèque très réduite ; collerettes cingulaires assez hautes ; ailette sulcale gauche bien développée (avec côtes et réticulation), la droite très mince ; tabulation inconnue... Ce genre n'est connu que par l'unique spécimen de la localité-type (Pacifique tropical oriental).

MELANODINIUM Schiller, 1935 Fig. 362

Gonyaulacaeae de tabulation inconnue, originaire de la mer Rouge et non retrouvée depuis sa découverte (la mention de Wood, 1963, est douteuse).

NEPHRODINIUM Meunier, 1910 Fig. 365

L'épithèque de ce péridinien répond (selon les illustrations de Meunier) à la formule : P 5′ 2a 9″. Deux « espèces », récoltées sur les glaces et dans le plancton de l'océan Arctique et jamais retrouvées, semble-t-il. Le transfert par Schiller (1935) dans le genre *Perdinium* est tout à fait contestable.

PACHYDINIUM Pavillard, 1915 Fig. 358

L'espèce-type (*P. mediterraneum*) est décrite par deux auteurs méditerranéens : Pavillard (1915, 1916) d'une part, Rampi (1950, 1951b) d'autre part, et se caractérise comme suit : contour sub-ovoïde ; longueur 100 µm ; cingulum équatorial, plutôt cavizone, sensiblement déplacé ; aréolation superficielle masquant la tabulation ; celle-ci de formule (hypothétique) P 3′ 5″ ?c ?s 5‴ 3⁗ avec pore apical très ouvert et plaque s_a (?) indentant l'épithèque ; chloroplastes ? L'organisme signalé sous le même nom spécifique, et en Méditerranée également, par Andreis *et al.* (1982) est probablement un *Protoceratium*, et il semble en être de même du « *P. indicus* » de Matzenauer (1933). Enfin, on notera que le nom de *Pachydinium* est également porté par un sous-genre de *Gymnodinium*, sous-genre qui est lui-même devenu le genre *Balechina*... dont nous faisons un synonyme de *Gymnodinium*.

PSEUDOACTINISCUS Bursa, 1969 Fig. 363

Objectivement, on ne peut guère voir là qu'une Gymnodiniacée incomplètement décrite — et jamais retrouvée. Pour sa part, Bursa (1969) y décèle une Actiniscacée sans squelette interne et en fait un cas de « marine relict » dans un lac Arctique...

THAUMATODINIUM Böhm, 1933a Fig. 364

Dinophysales de moyenne taille (50-80µm) portant deux énigmatiques mamelons latéraux ; tabulation inconnue... Peu après sa découverte dans l'Adriatique, cet organisme a été retrouvé par Pavillard (1930) à Monaco. Un dinoflagellé de cette apparence existe donc, mais sa morphologie reste à décrire et à interpréter.

THAURILENS Pavillard, 1917b Fig. 359

Ces petites cellules lenticulaires (environ 20 µm), de contour étoilé, semblent ne pas avoir été retrouvées depuis leur découverte (étang de Thau) mais elles sont mentionnées par Pascher (1927) et Abé (1981) qui semblent les attribuer aux Dinophycées. En fait, Pavillard (1917b) écrit : « Je n'ai aperçu aucun organe locomoteur ; cependant l'organisme, observé vivant, se déplaçait en tournant sur lui-même à la manière des Péridiniens ; son évolution individuelle et sa situation systématique sont inconnues. » Il pourrait s'agir d'un synonyme antérieur (donc prioritaire) d'un genre de Dinococcales qui n'est jusqu'ici connu qu'en eau douce : *Dinastridium* Pascher, 1927.

CLASSE

DES

RAPHIDOPHYCÉES