

Distribution des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans les sédiments récents et postglaciaires des marges est-canadiennes

Distribution of *Alexandrium excavatum* -type cysts in recent and postglacial sediments of eastern canadian margins.

Verteilung der Zysten des Typus *Alexandrium excavatum* in den neueren und postglazialen Sedimenten des ostkanadischen Küstensaums

Annie Simard et Anne de Vernal

Volume 52, numéro 3, 1998

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/004868ar>

DOI : <https://doi.org/10.7202/004868ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Les Presses de l'Université de Montréal

ISSN

0705-7199 (imprimé)

1492-143X (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Simard, A. & de Vernal, A. (1998). Distribution des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans les sédiments récents et postglaciaires des marges est-canadiennes. *Géographie physique et Quaternaire*, 52(3), 361–371. <https://doi.org/10.7202/004868ar>

Résumé de l'article

Des analyses palynologiques ont été réalisées dans des échantillons de sédiments de surface de l'Atlantique Nord et de ses bassins adjacents afin de retracer la distribution des kystes des taxons toxiques du type *Alexandrium excavatum*. La présence de kystes le long des marges sud-scandinaves et au large des côtes sud-est canadiennes indique une préférence pour les milieux néritiques où sont enregistrées des conditions tempérées fraîches (15-17 °C en août) et des salinités relativement faibles (~32 ‰) dans les eaux de surface. Dans le secteur du golfe du Saint-Laurent, l'abondance des kystes augmente de l'estuaire vers les marges atlantiques (déroit de Cabot). L'analyse de séquences postglaciaires du golfe du Saint-Laurent révèle un maximum d'abondance des kystes du type *Alexandrium excavatum* autour de 9 000 ans BP, soit au début du présent interglaciaire. Cet acmé est marqué par des concentrations particulièrement élevées (jusqu'à 104 kystes.cm⁻³) à l'embouchure du golfe du Saint-Laurent (région du déroit de Cabot). La distribution actuelle et postglaciaire des kystes du type *Alexandrium excavatum* laisse supposer un ensemencement régional du golfe du Saint-Laurent à partir des marges nord-atlantiques adjacentes.

DISTRIBUTION DES KYSTES DU TYPE *ALEXANDRIUM EXCAVATUM* DANS LES SÉDIMENTS RÉCENTS ET POSTGLACIAIRES DES MARGES EST-CANADIENNES

Annie SIMARD*, GÉOTOP, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3P8.

Anne de VERNAL, GÉOTOP, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, succursale Centre-ville, Montréal, Québec, H3C 3P8, r21024@er.uqam.ca.

Manuscrit reçu le 8 octobre 1997 ; manuscrit révisé et accepté le 30 janvier 1998

RÉSUMÉ Des analyses palynologiques ont été réalisées dans des échantillons de sédiments de surface de l'Atlantique Nord et de ses bassins adjacents afin de retracer la distribution des kystes des taxons toxiques du type *Alexandrium excavatum*. La présence de kystes le long des marges sud-scandinaves et au large des côtes sud-est canadiennes indique une préférence pour les milieux néritiques où sont enregistrées des conditions tempérées fraîches (15-17 °C en août) et des salinités relativement faibles (~32 ‰) dans les eaux de surface. Dans le secteur du golfe du Saint-Laurent, l'abondance des kystes augmente de l'estuaire vers les marges atlantiques (déroit de Cabot). L'analyse de séquences postglaciaires du golfe du Saint-Laurent révèle un maximum d'abondance des kystes du type *Alexandrium excavatum* autour de 9000 ans BP, soit au début du présent interglaciaire. Cet acmé est marqué par des concentrations particulièrement élevées (jusqu'à 10^4 kystes.cm⁻³) à l'embouchure du golfe du Saint-Laurent (région du détroit de Cabot). La distribution actuelle et postglaciaire des kystes du type *Alexandrium excavatum* laisse supposer un ensemencement régional du golfe du Saint-Laurent à partir des marges nord-atlantiques adjacentes.

ABSTRACT *Distribution of Alexandrium excavatum-type cysts in recent and postglacial sediments of eastern canadian margins.* Palynological analyses were performed in surface sediment samples from the North Atlantic and adjacent basins in order to document the distribution of organic-walled cysts of the toxic taxon belonging to *Alexandrium excavatum*. The major occurrence of the cysts along the south Scandinavian and southeastern Canadian margins reveals affinities of this taxon for neritic environments with cool-temperate (15-17 °C in August) and relatively low salinity (~32 ‰) conditions in surface waters. In the Gulf of St. Lawrence area, cyst abundances increase from the Estuary to the outlet of the Gulf (Cabot Strait). The analyses of postglacial sedimentary sequences from this area show a maximum abundance of *Alexandrium excavatum*-type around 9000 BP, which corresponds to the beginning of the present interglacial. This acme is marked by particularly high concentrations (up to 10^4 cyst.cm⁻³) at the outlet of the Gulf of St. Lawrence (Cabot Strait area). Both the recent and postglacial distribution of the cysts of *Alexandrium excavatum*-type along the eastern Canadian margins suggest a regional seeding in the Gulf of St. Lawrence from the adjacent North Atlantic neritic zones.

ZUSAMMENFASSUNG *Verteilung der Zysten des Typus Alexandrium excavatum in den neueren und postglazialen Sedimenten des ostkanadischen Küstensaums.* Man hat in Oberflächen-Sedimentproben des Nordatlantik und seiner angrenzenden Becken Pollen-Analysen durchgeführt, um die Verteilung der Zysten der giftigen Pflanzen des Typus *Alexandrium excavatum* nachzuzeichnen. Das Vorkommen von Zysten entlang der südschandinavischen Küsten und gegenüber von den südöstlichen kanadischen Küsten weist auf eine Vorliebe für Meeresmilieus mit mäßigen frischen Temperaturen (15-17 °C im August) und relativ schwachem Salzgehalt (~32 ‰) in den Oberflächenwassern. Im Bereich des Sankt-Lorenz-Golfs nimmt die Reichhaltigkeit der Zysten von der Flussmündung zu den Atlantikrändern hin zu (Cabot Meereseenge). Die Analyse der postglazialen Sequenzen des Sankt-Lorenz-Golfs zeigt ein Maximum an Reichhaltigkeit der Zysten des Typus *Alexandrium excavatum* um 9000 Jahre v.u.Z., d.h. zu Beginn des gegenwärtigen Interglazials. Dieser Höhepunkt zeichnet sich durch besonders hohe Konzentrationen aus (bis zu 10^4 Zysten.cm⁻³) an der Mündung des Sankt-Lorenz-Golfs (Region der Meereseenge von Cabot). Die gegenwärtige und postglaziale Verteilung der Zysten vom Typus *Alexandrium excavatum* lässt auf ein regionales Aussäen des Sankt-Lorenz-Golfs ausgehend von den angrenzenden nordatlantischen Küsten schließen.

* Nouvelle adresse : 121, rue de Clichy, Beauport (Québec) G1C 7E7. biomarine@hotmail.com

INTRODUCTION

Les dinoflagellés du genre *Alexandrium* font l'objet de préoccupations environnementales en raison de leur toxicité due à la production de neurotoxines, dites gonyautoxines (Cembella et Taylor, 1985 ; Cembella *et al.*, 1991 ; Medcof, 1985 ; Shier et Mebs, 1990). Celles-ci sont bioaccumulées par les organismes filtreurs, en particulier les mollusques, dont l'ingestion subséquente peut provoquer une intoxication paralysante et affecter la santé des consommateurs. Le long des marges est-canadiennes, des marées rouges toxiques liées à la prolifération d'algues du genre *Alexandrium* constituent parfois une entrave aux activités halieutiques. Une meilleure connaissance de l'écologie d'*Alexandrium* permettrait éventuellement de prévoir les blooms toxiques et, par suite, de mieux gérer les activités halieutiques afin d'éviter la cueillette de mollusques susceptibles de provoquer des intoxications. Dans cette optique, nous avons tenté de comprendre la distribution spatio-temporelle des kystes du type *Alexandrium excavatum* à partir de l'analyse palynologique de sédiments prélevés le long des marges côtières atlantiques. Les kystes de ce dinoflagellé protègent en effet les hypnozygotes issus de la reproduction sexuée (Anderson, 1980 ; Walker et Steidinger, 1979 ; Taylor, 1987) : leur production maximale est associée aux périodes de blooms (Wall et Dale, 1967 ; Dale, 1976 ; Taylor, 1987 ; Turgeon, 1989) et correspondrait à des conditions optimales pour le développement de l'espèce. Les kystes, dont la membrane chitineuse est fossilisable (Anderson et Wall, 1978 ; Spector *et al.*, 1981 ; Taylor, 1987), constituent ainsi des indicateurs de blooms actuels et passés. Par ailleurs, dans la mesure où l'hypnozygote est à l'origine de la germination et de la régénération des populations, la distribution des kystes dans le sédiment fournit des indications sur les zones d'ensemencement à l'origine de la dispersion des blooms.

L'analyse des kystes dans le sédiment fournit une image moyenne des populations, intégrant de 10^0 à 10^3 ans selon les vitesses d'accumulation sédimentaire aux stations échantillonnées. L'étude des kystes dans le sédiment ne permet donc pas de résoudre les problèmes ponctuels de la distribution selon des échelles de temps saisonnières ou annuelles. En revanche, elle permet d'étudier des séries chronologiques de longue durée, autrement inaccessibles. Afin de délimiter les zones de prolifération des algues du genre *Alexandrium* et de définir ses relations avec les conditions environnementales, nous avons compilé les résultats d'analyses palynologiques de 439 échantillons de sédiment de surface prélevés dans l'Atlantique Nord et ses bassins adjacents, incluant l'estuaire, le golfe du Saint-Laurent et le golfe du Maine (de Vernal *et al.*, 1993, 1994, 1997 ; Rochon et de Vernal, 1994 ; Simard, 1996 ; Rochon, 1997 ; données archivées au GÉO-TOP). En parallèle, nous avons procédé à une compilation des données de mesures de température et de salinité obtenues à partir d'instruments dans les eaux de surface ainsi que de l'étendue saisonnière de la glace de mer pour chacun des sites correspondant aux stations d'échantillonnage. Une attention particulière a été portée aux sites des marges sud-est canadiennes. Par ailleurs, afin de cerner l'histoire d'*Alexandrium excavatum* à l'échelle des derniers millénaires, nous avons compilé les résultats obtenus dans des séquen-

ces sédimentaires des chenaux d'Anticosti, des Esquimans et Laurentien, du détroit de Cabot, de la baie des Chaleurs et des marges atlantiques au sud de Terre-Neuve (voir de Vernal *et al.*, 1993, 1996b ; Simard, 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

ÉCHANTILLONNAGE ET TECHNIQUES DE PRÉPARATION

Les échantillons de surface proviennent de la partie sommitale (0-1 cm) de carottes boîtes ou de carottes par gravité. La distribution des stations d'échantillonnage est illustrée à la figure 1. Quelques séquences sédimentaires issues de carottages par piston ont également été sous-échantillonnées (tabl. I). Les échantillons de sédiment ont été préparés pour l'analyse palynologique selon le protocole suivant (voir de Vernal *et al.*, 1996a) : 1) tamisage humide du sédiment sur tamis de 120 μm et de 10 μm afin d'éliminer les sables grossiers, les silts fins et les argiles ; 2) traitements répétés à l'acide chlorhydrique (HCl-10 %) et à l'acide fluorhydrique (HF-49 %) pour éliminer les carbonates, les silicates et les fluorosilicates ; 3) bref traitement à la potasse (KOH-10 %) afin de défloculer la matière organique ; 4) tamisage final à 10 μm pour nettoyer le résidu de ses particules fines.

Le culot est ensuite monté dans de la glycérine-gélatinée pour les observations et les dénombrements au microscope optique sous grossissement de 400x à 1250x. Un minimum

TABLEAU I

Localisation des carottes analysées et références se rapportant à leur stratigraphie

n° carottes	coordonnées	profondeur de la tranche d'eau (m)	longueur de la carotte (cm)	références
89-007-016	49°42,80'N/ 61°56,91'O	258	538	1,2,3,4,5
89-007-021	49°31,28'N/ 60°48,13'O	281	483	1,2,3,4,5,6
89-007-036	50°06'92"N/ 58°43,59'O	300	861	1,2,3,4
89-007-111	47°31,00'N/ 59°53,06'O	503	785	1,2,3,4,5,6
90-031-019	49°19,48'N/ 64°23,54'O	322	1173	5,7,8,9
90-031-023	47°55,43'N/ 65°12,31'O	73	759	8,9
90-031-044	44°39,41'N/ 55°37,13'O	1381	941	6,8,9
90-031-047	45°51,14'N/ 57°35,56'O	473	1160	6,8,9

1) Vilks, G. et Rodrigues, C. G. 1989 ; 2) Vilks, G., MacLean, B. et Rodrigues, C. G. 1990 ; 3) Zevenhuizen, J. et Josenhans, H. 1992 ; 4) de Vernal, A., Guiot, J. et Turon, J.-L. 1993 ; 5) Rodrigues, C. G. et Vilks, G. 1995 ; 6) de Vernal, A., Hillaire-Marcel, C. et Bilodeau, G. 1996b ; 7) Rodrigues, C. G., Ceman, J. A. et Vilks, G. 1993 ; 8) Vilks, G. et Rodrigues, C. G. 1990 ; 9) Simard, A. 1996.

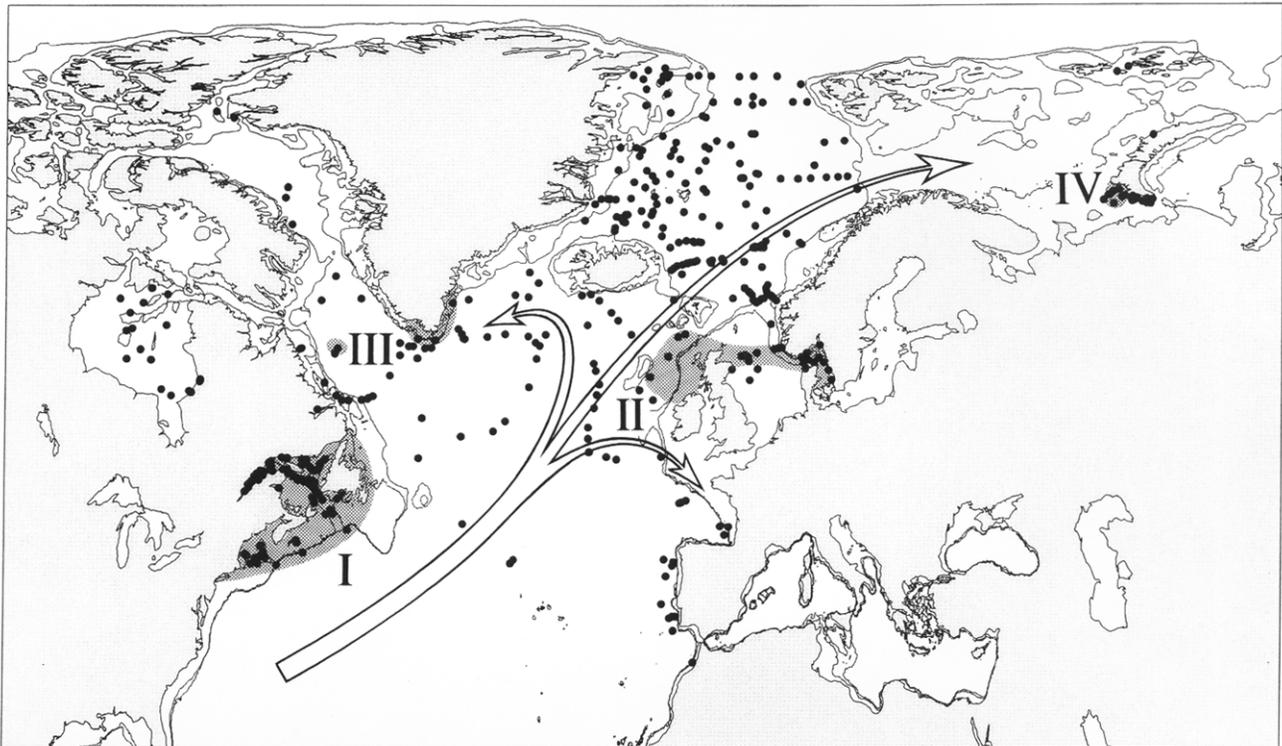


FIGURE 1. Carte de distribution des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans les sédiments récents de l'Atlantique Nord et de ses bassins adjacents. Les sites d'échantillonnage sont indiqués par des points. Les zones tramées I à IV correspondent aux zones caractérisées par la présence de kystes du type *Alexandrium excavatum*. Les flèches illustrent schématiquement la trajectoire de la dérive nord-atlantique et de ses principales branches, orientale et occidentale.

Distribution map of Alexandrium excavatum-type cysts in surface sediment samples from the North Atlantic and adjacent basins. Sampling sites are indicated by dots. Gray zones I to IV correspond to the occurrence zones of Alexandrium excavatum-type cysts. The arrows schematically illustrate the North Atlantic Drift and western and eastern branch trajectories.

de 300 kystes de dinoflagellés a été identifié et dénombré dans la plupart des échantillons. La concentration est calculée selon la méthode de grains marqueurs (Matthews, 1969) qui consiste en l'ajout d'un volume connu d'une suspension pré-calibrée de grains exotiques (*Eucalyptus globulus*) à chaque échantillon. Cette méthode permet d'obtenir des résultats reproductibles à $\pm 10\%$ selon un intervalle de confiance de 0,95 (de Vernal *et al.*, 1987). Toutefois, il est à noter que la limite inférieure de comptage, déterminée par la surface de la lame analysée, s'établit à environ 10 individus par unité de volume. L'identification a été réalisée au niveau du genre ou de l'espèce en suivant la nomenclature de Lentin et Williams (1989) mise à jour par de Vernal *et al.* (1992) pour ce qui concerne les taxons quaternaires.

Les procédures de traitement des échantillons ainsi que la systématique ont fait l'objet de standardisation pour établir une banque de données de référence des assemblages de kystes de dinoflagellés à l'échelle de l'Atlantique Nord et de ses bassins adjacents (voir Rochon, 1997 ; de Vernal *et al.*, 1997). Les résultats d'analyse dans les échantillons de surface auxquels nous nous référons dans le présent article sont issus de cette banque de données.

TAXONOMIE

Des kystes morphologiquement et physiologiquement distincts sont produits par certains dinoflagellés, notamment par les espèces du genre *Alexandrium* (Anderson et Wall, 1978 ; Dale, 1977). Des kystes temporaires, à membrane mince et peu résistante, sont occasionnellement produits en réponse à des stress environnementaux. De tels kystes ne se fossilisent pas. En revanche, la reproduction sexuée est accompagnée par la formation d'un hypnozygote protégé par un kyste dont la membrane épaisse, de nature chitineuse, a la capacité de se fossiliser (Dale, 1977 ; Cembella *et al.*, 1988). L'enkystement des cellules diploïdes, pour une période de dormance de durée variable, joue ainsi un rôle déterminant sur la dissémination, l'ensemencement et la régénération des populations.

La systématique des formes thécales et enkystées des dinoflagellés du genre *Alexandrium* est controversée. Pour ce qui concerne les formes thécales, la nomenclature est confuse. De nombreux taxons toxiques de morphologie semblable, sinon identique, ont été décrits indépendamment et désignés sous des appellations différentes : *Alexandrium tamarensis* (Anderson et Wall, 1978 ; Anderson *et al.*, 1994 ; Balech, 1985 ; Moestrup et Hansen, 1988), *Gonyaulax excavata* (Dale, 1977 ; White et Lewis, 1982), *Alexandrium exca-*

vatum (Balech, 1985 ; Turgeon, 1989), *Alexandrium catenella* (Balech, 1985 ; Anderson *et al.*, 1994), *Alexandrium fundyense* (Balech, 1985 ; Anderson *et al.*, 1994). Anderson *et al.* (1994) ont procédé à des observations et mesures de plusieurs populations *in vivo* et issues de cultures *in vitro* afin de vérifier des différenciations cellulaires, physiologiques, morphologiques ou biochimiques, justifiant une désignation spécifique distincte. Anderson *et al.* (1994) concluent que *Alexandrium tamarensis*, *Alexandrium catenella*, *Alexandrium excavatum* et *Alexandrium fundyense* sont des variétés d'une même espèce. Ils proposent que ces taxons morphologiquement semblables soient regroupés sous la dénomination *Alexandrium tamarensis*.

La systématique des kystes est aussi confuse que celle des thèques. Des descriptions de kystes de *Alexandrium tamarensis*, *Alexandrium excavatum* et *Alexandrium fundyense* issus de cultures ou de sédiments récents ont été réalisées par Dale (1977), Anderson et Wall (1978), Anderson (1980), Mudie (1980), White et Lewis (1982), et Anderson *et al.* (1994). Ces descriptions font état des attributs morphologiques suivants : une forme ovoïde et cavate, c'est-à-dire constituée de deux membranes distinctes, l'endospore et l'exospore (voir pl. 1). Les parois de l'endospore sont lisses, épaisses (1 à 2 μm) et entourées d'une membrane mucilagineuse formant l'exospore. La longueur du grand axe de l'endospore varie entre 35 et 50 μm . L'exospore est translucide, très mince et de dimension variable. La résistance de l'exospore est moindre que celle de l'endospore et son état de conservation peut varier selon le milieu de fossilisation. Une brèche ou fente transversale est souvent observée dans l'endospore et l'exospore (pl. 1 ; 5, 7 et 12). Elle est associée à l'archéopyle, soit à l'ouverture par laquelle la cellule diploïde s'exkyste avant de rétablir ses activités métaboliques (Anderson et Wall, 1978).

La majorité des kystes dénombrés dans les échantillons des marges est-canadiennes et de l'Atlantique Nord ont une morphologie conforme à la brève description faite ci-dessus (pl. 1 ; 1-7). Toutefois, certains spécimens présentent des variations morphologiques (pl. 1 ; 8-12). Quelques spécimens se singularisent en effet par une exospore dont la membrane de densité irrégulière évoque un relief paratabulaire (pl. 1 ; 11-12). Bien que de tels spécimens présentent certaines similitudes avec les kystes de *Piperodinium perplexum* illustrés par Mudie (1980), la présence de processus soutenant l'exospore est incompatible avec la diagnose des kystes du genre *Alexandrium*. D'autres spécimens d'*Alexandrium* prélevés dans le sédiment des marges est-canadiennes se singularisent par une membrane mucilagineuse très peu développée, sinon absente, sans doute en raison d'une altération diagénétique. Enfin, le rapport entre la longueur des axes polaire et équatorial est variable, certaines formes étant particulièrement allongées (pl. 1 ; 1-2 et 9-10), d'autres presque sphériques (pl. 1 ; 8). Des analyses morphométriques réalisées sur des kystes fossiles ($n = 63$) du golfe du Saint-Laurent et des marges est-canadiennes révèlent une longueur moyenne des axes polaire et équatoriale de l'endospore de $40,7 \pm 4,3 \mu\text{m}$ et de $19,9 \pm 1,2 \mu\text{m}$ respectivement. Eu égard aux incertitudes taxonomiques, nous utili-

serons ici le terme « type *Alexandrium excavatum* », au sens large, pour désigner des kystes morphologiquement semblables répondant à la description faite ci-dessus qui inclut quelques variantes morphologiques.

RÉSULTATS

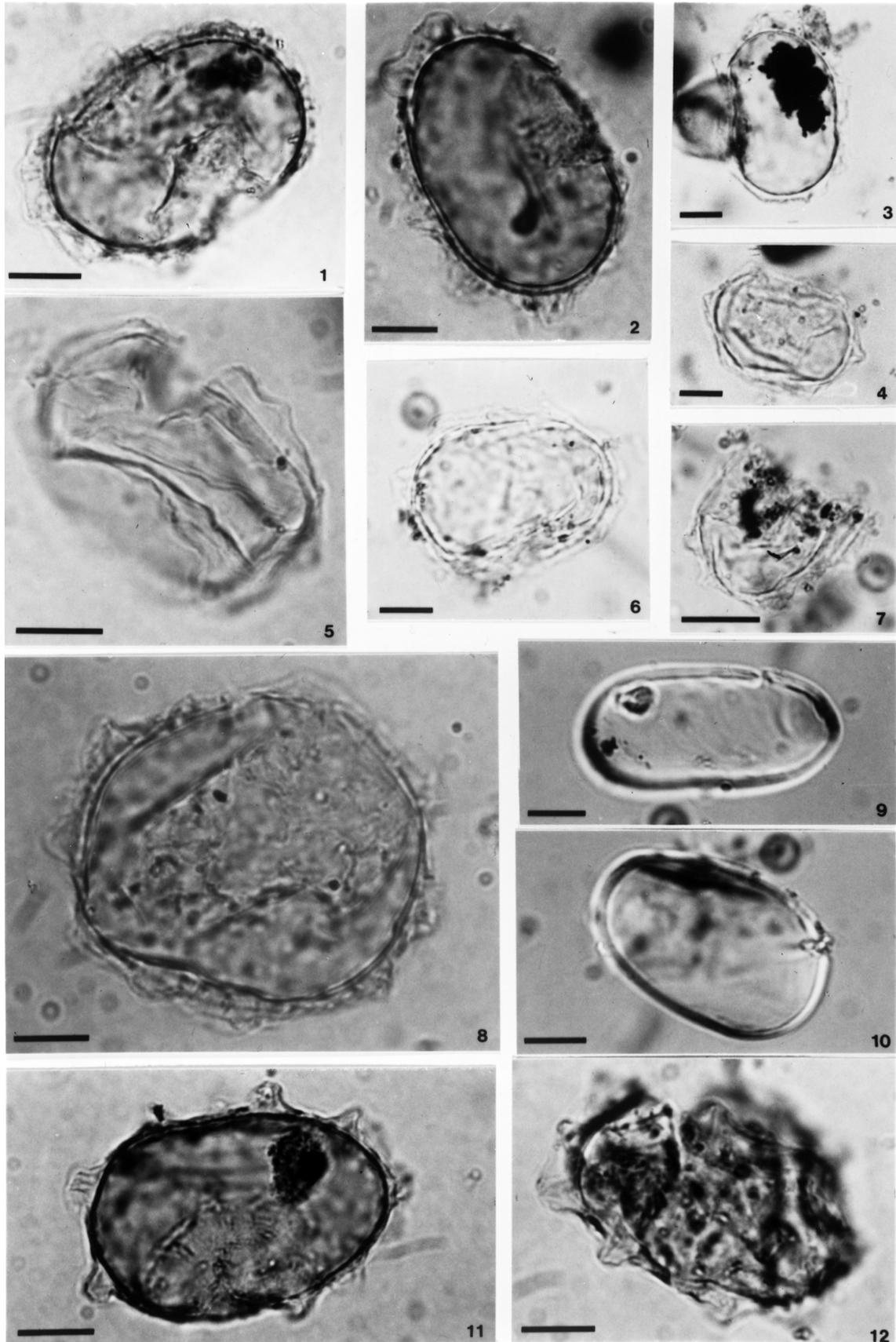
DISTRIBUTION DU TYPE *ALEXANDRIUM EXCAVATUM* À L'ÉCHELLE DE L'ATLANTIQUE NORD

Afin de définir les grandes zones de prolifération du type *Alexandrium excavatum*, on a exploité la banque de données des assemblages de kystes de dinoflagellés de l'Atlantique Nord et de ses bassins adjacents établie et archivée au GÉOTOP (voir Rochon, 1997 ; de Vernal *et al.*, 1997). Des kystes du type *Alexandrium excavatum* ont été recensés dans 46 échantillons sur un total de 439 échantillons analysés (voir fig. 1). Ceux-ci proviennent principalement de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent, des marges atlantiques est-canadiennes, du golfe du Maine (zone I), des marges anglo-scandinaves (zone II) ainsi que de la pointe sud du Groenland (zone III) et du sud de la mer de Barents (zone IV). Les kystes du type *Alexandrium excavatum* sont observés de façon quasi exclusive dans les domaines de marges continentales, où la profondeur de la tranche d'eau est inférieure à 500 mètres. Une telle distribution confirme le caractère néritique de l'espèce, tel que proposé par White et Lewis (1982), Cembella *et al.* (1991) et Anderson *et al.* (1984, 1994).

L'abondance du type *Alexandrium excavatum* est particulièrement élevée (100 à 500 kystes. cm^{-3}) le long des marges atlantiques nord-américaines (zone I ; fig. 1) et anglo-scandinaves (50 à 800 kystes. cm^{-3} ; zone II de la fig. 1), soit aux extrémités de l'axe principal de la dérive nord-atlantique. Bien que les kystes du type *Alexandrium excavatum* ne se déposent pas dans les sédiments du domaine océanique, il est possible que la dérive nord-atlantique joue un rôle sur la dispersion des thèques ou des kystes du type *Alexandrium excavatum*. La présence de quelques kystes du type *Alexandrium excavatum* au sud du Groenland (5-60 kystes. cm^{-3} ; zone III de la fig. 1) et de la mer de Barents (5-80 kystes. cm^{-3} ; zone IV de la fig. 1) peut illustrer un développement septentrional extrême de l'espèce qui pourrait être lié à une dispersion via des branches occidentale et orientale de la dérive nord-atlantique.

Dans les sédiments récents des marges nord-atlantiques, le type *Alexandrium excavatum* n'est jamais un élément dominant des assemblages de kystes de dinoflagellés. Il constitue un élément secondaire au sein de populations caractérisées par une diversité élevée des espèces, souvent dominées par des *Gonyaulacaceae*. Les pourcentages du type *Alexandrium excavatum* sont généralement inférieurs à 2 % de la somme des kystes de dinoflagellés (voir Simard, 1996).

Afin de préciser les liens entre le type *Alexandrium excavatum* et les conditions environnementales, nous avons procédé à l'analyse de sa distribution par rapport à certains paramètres physico-chimiques des eaux de surface. Les paramètres considérés ici sont les températures et salinités moyennes des mois de février et d'août dont les mesures ont



été compilées à partir des données publiées par NOAA (National Oceanographic Data Center) en 1994. Nous avons également considéré la distribution saisonnière du couvert de glace de mer telle que compilée à partir de mesures de 1953-1990 fournies par NCDC (National Climate Data Center) et de l'Atlas des glaces réalisé par Markham (1980) pour ce qui concerne l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. Dans l'ensemble, la distribution des assemblages de dinokystes présente des relations étroites avec les paramètres ci-dessus mentionnés, autorisant l'établissement de fonctions de transfert paléocéanographiques (par ex. de Vernal *et al.*, 1994, 1997). À l'échelle de l'Atlantique Nord, les kystes du type *Alexandrium excavatum* caractérisent les milieux marins des marges continentales où les températures estivale et hivernale s'établissent respectivement à 15-17 °C et ~4 °C, la salinité à 32 ‰, et où le couvert de glace de mer n'excède pas 2,5 mois par an (fig. 2).

PLANCHE 1. Illustration de kystes du type *Alexandrium excavatum* (Braarud, 1945 ; Balech, 1985) provenant de sédiments de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent (1-8 et 11-12) et de kystes de *Alexandrium tamarensis* (Lebour) issus de cultures *in vitro* réalisées à Woods Hole Oceanographic Institution (9 et 10). Les numéros de lames font référence au système d'archivage des préparations et lames palynologiques du GÉOTOP. La position des spécimens sur les lames est indiquée en référence aux coordonnées de l'*England Finder*. L'échelle horizontale correspond à 10 µm. 1 : carotte 89-007-016P, 120-122 cm ; UQP366-2 (B22/4) ; coupe équatoriale ; 2 : carotte 89-007-016P, 120-122 cm ; UQP366-2 (B33/0) ; coupe équatoriale ; 3 : carotte 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (K21/0) ; coupe équatoriale ; 4 : carotte 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (K21/0) ; coupe équatoriale ; 5 : carotte 89-007-016P, 120-122 cm ; UQP366-2 (F32/0) ; vue tangentielle ; 6 : carotte 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (F31/1) ; coupe équatoriale ; 7 : carotte 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (F33/0) ; coupe équatoriale ; 8 : échantillon de sédiment de surface prélevé aux fins de culture, UQAR-30.8.92.2F ; UQP811-1 (D40/0) ; coupe équatoriale ; 9 : culture CN16XMR01 ; UQP811-4 (D40/0) ; coupe équatoriale ; 10 : culture CN16XMR01 ; UQP811-4 (D40/4) ; coupe équatoriale ; 11 : échantillon de sédiment de surface prélevé aux fins de culture, 30.8.92.2F ; UQP811-1 (J43/3) ; coupe équatoriale ; 12 : carotte 89-007-111, 360-362 cm ; UQP360-6 (K38/2) ; vue tangentielle.

PLATE 1 : Illustration of cysts of *Alexandrium excavatum*-type (Braarud, 1945 ; Balech, 1985) collected in sediment from the Estuary and Gulf of St. Lawrence (Figs. 1-8 and 11-12), and of cysts of *Alexandrium tamarensis* (Lebour) obtained from de cultures *in vitro* made in Woods Hole Oceanographic Institution (Figs. 9 and 10). The numbers of the slides refer to palynological samples and slides archived at GEOTOP. The specimen location on the slides is indicated after England Finder coordinates. The horizontal scale is 10 µm. 1 : core 89-007-016P, 120-122 cm ; UQP366-2 (B22/4) ; equatorial section ; 2 : core 89-007-016P, 120-122 cm ; UQP366-2 (B33/0) ; equatorial section ; 3 : core 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (K21/0) ; equatorial section ; 4 : core 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (K21/0) ; equatorial section ; 5 : core 89-007-016P, 120-122 cm ; UQP366-2 (F32/0) ; tangential view ; 6 : core 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (F31/1) ; equatorial section ; 7 : core 89-007-036P, 340-342 cm ; UQP379-6 (F33/0) ; equatorial section ; 8 : surface sediment sample collected for cyst culture, UQAR-30.8.92.2F ; UQP811-1 (D40/0) ; equatorial section ; 9 : culture CN16XMR01 ; UQP811-4 (D40/0) ; equatorial section ; 10 : culture CN16XMR01 ; UQP811-4 (D40/4) ; equatorial section ; 11 : surface sediment sample collected for cyst culture, UQAR-30.8.92.2F ; UQP811-1 (J43/3) ; equatorial section ; 12 : core 89-007-111, 360-362 cm ; UQP360-6 (K38/2) ; tangential view.

DISTRIBUTION DU TYPE *ALEXANDRIUM EXCAVATUM* LE LONG DES MARGES NORD-EST AMÉRICAINES

À l'échelle des marges nord-est américaines, de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent en particulier, on dispose d'un échantillonnage de sédiments de surface selon une maille relativement dense dans l'espace. Le nombre de stations dépasse en effet la centaine, permettant ainsi des analyses de la distribution du type *Alexandrium excavatum* relativement détaillées dans l'espace. Celle-ci illustre une certaine discontinuité spatiale dans l'estuaire et la partie amont du golfe du Saint-Laurent (fig. 3). Les concentrations y sont peu élevées et variables, de <10 à 160 kystes.cm⁻³, évoquant une production moyenne relativement faible et hétérogène. Le caractère mosaïque de la distribution des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans l'estuaire du Saint-Laurent a aussi été démontré par l'analyse détaillée de sédiment prélevé par carottage boîte (voir Turgeon, 1989 ; Mekireche-Telmat, 1997). En revanche, en aval du golfe du Saint-Laurent, dans la partie distale du chenal Laurentien et le long des marges continentales dans le domaine atlantique, les kystes du type *Alexandrium excavatum* sont relativement abondants et présentent une distribution continue. Les concentrations sont en effet de 150 à 500 kystes.cm⁻³ dans la partie distale du chenal Laurentien et varient entre 100 et 200 kystes.cm⁻³ dans le golfe du Maine et au large de la Nouvelle-Écosse. Au vu de vitesses de sédimentation de l'ordre de 1 mm.an⁻¹ (par ex. de Vernal *et al.*, 1996b), de telles concentrations évoquent des flux de l'ordre de 10¹ kystes.cm⁻².an⁻¹, soit 10⁵ kystes.m⁻².an⁻¹.

La distribution régionale du type *Alexandrium excavatum* illustre un gradient décroissant des zones distales du golfe du Saint-Laurent vers les secteurs amont du golfe et de l'estuaire. Une telle distribution tend à indiquer un ensemencement régional du golfe du Saint-Laurent à partir des populations des marges continentales du domaine atlantique. L'hydrodynamisme expliquerait la distribution des kystes du type *Alexandrium excavatum*. Une dispersion des populations végétatives par les courants de surface joue certainement un rôle important (voir Anderson *et al.*, 1984). Par ailleurs, les courants de fond ou de surface (El-Sabh, 1975), peuvent également constituer un mécanisme de transport des kystes sur de grandes distances (Cembella *et al.*, 1988 ; Turgeon, 1989). Des vecteurs biologiques (par ex. poissons planctonophages) peuvent aussi contribuer à la dispersion de cellules protégées par leur kyste.

Un ensemencement exogène du golfe du Saint-Laurent par des vecteurs hydrodynamiques ou biologiques à partir des populations du type *Alexandrium excavatum* provenant des marges atlantiques est probable. Une même souche serait ainsi à l'origine des populations du domaine atlantique et du golfe du Saint-Laurent, tel que proposé par Anderson *et al.* (1994). Il n'est toutefois pas exclu que des populations se développent localement, par exemple dans la région du panache des rivières Manicouagan et Outardes (voir Roy, 1992) ainsi que dans les baies et les estuaires de la Nouvelle-Écosse (Mudie, 1980 ; White et Lewis, 1982 et Anderson *et al.*, 1994). Dans un tel cas, la régénération locale à partir des kystes serait déterminante.

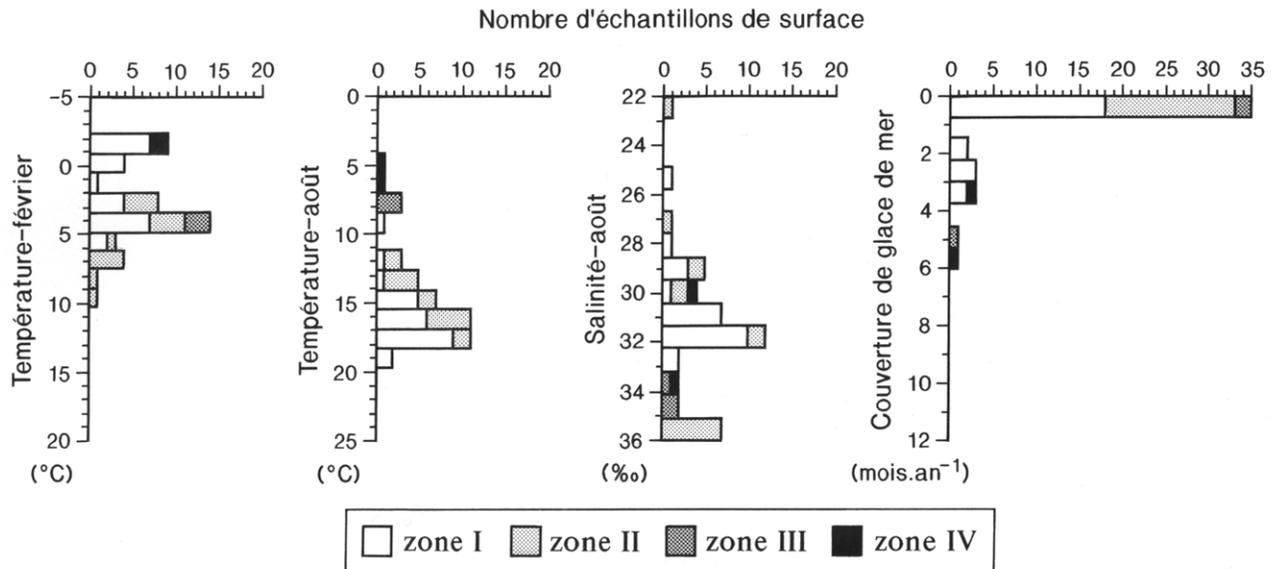


FIGURE 2. Histogramme de fréquence des kystes du type *Alexandrium excavatum* par rapport aux conditions de surface (les zones I à IV correspondent à celles illustrées sur la fig. 1).

Frequency histogram of the occurrence of *Alexandrium excavatum*-type cysts versus sea-surface conditions (zones I to IV as in Fig. 1).

HISTOIRE POSTGLACIAIRE DES POPULATIONS DU TYPE *ALEXANDRIUM EXCAVATUM* DANS LE GOLFE DU SAINT-LAURENT

L'ensemencement du golfe du Saint-Laurent par le type *Alexandrium excavatum* n'est pas un phénomène récent. Afin de retracer l'évolution des populations dans le temps, nous avons compilé les résultats d'analyses palynologiques réalisées dans plusieurs carottes des chenaux d'Anticosti, des Esquimans, Laurentien de même que du détroit de Cabot et des marges continentales est-canadiennes (fig. 4a ; voir de Vernal *et al.*, 1992 ; Simard, 1996). Le cadre stratigraphique dans les séries sédimentaires a été établi sur des bases microfloristiques, microfaunistiques ou isotopiques (tabl. I). Chacune des séquences couvre près de 12 000 ans de sédimentation. Les analyses révèlent d'importantes variations de l'abondance des kystes du type *Alexandrium excavatum* (fig. 4b). Toutefois, dans la plupart des séquences, une présence notable des kystes du type *Alexandrium excavatum* s'observe dès le début du Postglaciaire, vers 10 400 ans BP, soit au moment de l'établissement de conditions tempérées après l'événement froid du Dryas récent (de Vernal *et al.*, 1996b). Le type *Alexandrium excavatum* peut ainsi être associé à des conditions tempérées semblables à celles de l'Actuel.

À l'échelle de l'Holocène (depuis 10 000 ans), l'abondance des kystes du type *Alexandrium excavatum* est excessivement variable d'un site à l'autre. Les concentrations sont très élevées en marge du golfe du Saint-Laurent, dans le secteur aval du chenal Laurentien : elles y sont de l'ordre de 10^3 à 10^4 kystes. (carottes 90-031-047/-044). De telles concentrations permettent d'estimer des flux de l'ordre de 10^2 kystes.cm⁻².an⁻¹ au site 90-031-044 où les vitesses de sédimentation moyennes sont d'environ $50 \text{ cm} \cdot 10^{-3} \cdot \text{an}^{-1}$. Le milieu épicontinental du golfe du Saint-Laurent présente un contraste avec

les marges atlantiques. Les concentrations y sont, en moyenne, beaucoup plus faibles et la présence du type *Alexandrium excavatum* y est discontinue, voire ponctuelle. En fait, la distribution temporelle des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans le détroit de Cabot, à l'amont du chenal Laurentien, dans la baie des Chaleurs et le chenal d'Anticosti, illustre une présence datant du début du Postglaciaire.

La distribution postglaciaire du type *Alexandrium excavatum* dans le golfe du Saint-Laurent illustre un acmé daté d'environ 10 000 à 8000 ans BP. Les concentrations de kystes du type *Alexandrium excavatum* enregistrées lors de cet acmé varient d'un site à l'autre, selon un gradient de l'amont vers l'aval. L'acmé se caractérise en effet par des concentrations de l'ordre de 10^4 kystes.cm⁻³ dans la partie distale du chenal Laurentien (90-031-044/047), d'environ 2000 kystes.cm⁻³ dans le détroit de Cabot (89-007-111) et en amont du chenal Laurentien (90-031-019), d'environ 1000 kystes.cm⁻³ dans la baie des Chaleurs (90-031-023) et d'environ 500 à 1000 kystes.cm⁻³ dans le chenal d'Anticosti (87-007-021/-016). Les concentrations atteignent près de 5000 kystes.cm⁻³ dans le chenal des Esquimans (87-007-036), à proximité du détroit de Belle-Isle. Un maximum d'abondance des kystes du type *Alexandrium excavatum* antérieur à 6000 ans BP est par ailleurs signalé le long de la Nouvelle-Écosse, dans le bassin de Bedford (Miller *et al.*, 1982 ; Mudie et Harland, 1996). Dans l'ensemble, le patron de la distribution spatiale des kystes du type *Alexandrium excavatum* lors de l'acmé qui a marqué le début de l'Holocène présente des similitudes avec celui de l'Actuel. La distribution spatio-temporelle des kystes du type *Alexandrium excavatum* tend ainsi à démontrer un mode d'ensemencement du golfe du Saint-Laurent à partir des marges continentales est-américaines dès le début du Postglaciaire.

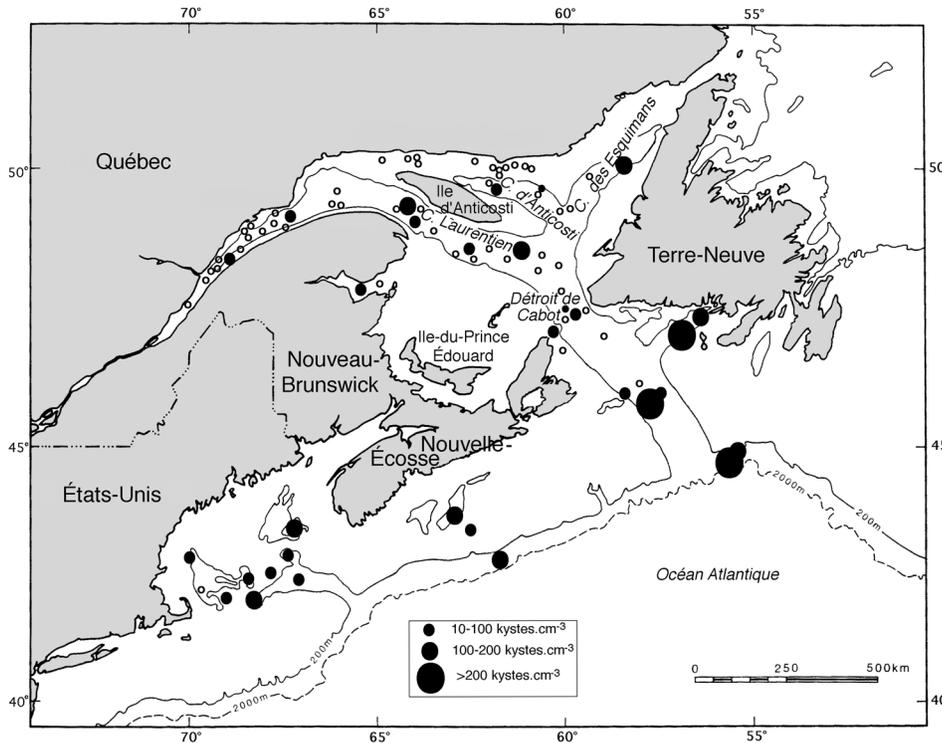


FIGURE 3. Abondance (kystes. cm^{-3}) des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans les sédiments de surface de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent et le long des marges continentales dans le domaine atlantique. Tous les sites d'échantillonnage et d'analyse sont reportés sur la figure : les cercles noirs font état des concentrations et les ronds ouverts (o) correspondent aux échantillons dans lesquels le type *Alexandrium excavatum* n'a pas été observé, ses concentrations étant inférieures aux limites de comptage.

Abundance (cysts. cm^{-3}) of the cysts of *Alexandrium excavatum*-type in surface sediment samples of the Estuary and Gulf of St. Lawrence and along the continental margins of the North Atlantic domain. All sampling sites are reported on the figure: black circles show the concentrations and open circles (o) correspond to samples in which no cyst of *Alexandrium excavatum*-type has been found, concentrations being lower than the detection limits of analyses.

L'acmé du type *Alexandrium excavatum* au début du Postglaciaire est un événement écostratigraphique important à l'échelle du secteur aval du golfe du Saint-Laurent. Il est utile de mentionner que la présence importante des kystes du type *Alexandrium excavatum* semble avoir aussi marqué le début de l'Holocène dans différents secteurs des marges continentales nord-atlantiques. Dans la mer du Labrador, au large de Terre-Neuve et au sud-ouest du Groenland, un pic d'abondance du type *Alexandrium excavatum* est en effet enregistré entre 10 500 et 8500 ans BP (carottes HU-90-013-013 et HU-91-045-094 ; voir Hillaire-Marcel *et al.*, 1994 ; données archivées au GÉOTOP). La présence des kystes du type *Alexandrium excavatum* pendant cet intervalle est également signalée dans la mer du Nord, au large de la Norvège (voir Rochon, 1997). Il est ainsi probable que l'acmé du type *Alexandrium excavatum* au début de l'Holocène se soit étendu aux domaines néritiques des moyennes latitudes (40-60° N) de l'Atlantique Nord.

L'acmé postglaciaire du type *Alexandrium excavatum* permet de poser certaines hypothèses pour ce qui concerne ses affinités écologiques. Cet acmé coïncide en effet avec le dernier maximum d'insolation estivale aux moyennes et hautes latitudes de l'hémisphère nord, tel que déterminé par les paramètres orbitaux de la planète (Berger, 1978). Une luminosité estivale supérieure à celle de l'Actuel caractérisaient donc l'intervalle pendant lequel le type *Alexandrium excavatum* a connu un développement maximal. Son acmé correspond ainsi à des températures relativement élevées dans les eaux de surface, non seulement le long des marges de Nouvelle-

Écosse (Mudie et Harland, 1996), mais aussi en aval du golfe du Saint-Laurent, où les eaux de surface atteignaient près de 15 °C en août (voir de Vernal *et al.*, 1993, 1996b).

CONCLUSION

L'étude des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans le sédiment fournit une image moyenne de sa distribution dans l'espace et de son développement dans le temps. À une échelle de temps sub-actuelle, la distribution des kystes illustre un développement préférentiel du type *Alexandrium excavatum* dans le domaine néritique amphi-atlantique, où les température et salinité estivales sont d'environ 15-17 °C et 32 ‰, respectivement. Elle tend par ailleurs à indiquer un ensemencement du golfe du Saint-Laurent à partir des marges continentales nord-est américaines et sud-est canadiennes.

À l'échelle du Postglaciaire, un acmé du type *Alexandrium excavatum* est enregistré autour de 9000 ans BP à l'aval du golfe du Saint-Laurent. Il est marqué par des flux de l'ordre de 10^2 kystes. $\text{cm}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$, soit de deux ordres de grandeur plus élevés que ceux mesurés aujourd'hui. L'analyse de plusieurs séries sédimentaires révèle un maximum d'abondance particulièrement important dans le domaine atlantique, le long des marges sud-est canadiennes, qui ont probablement constitué le principal centre de dispersion des populations. L'acmé du type *Alexandrium excavatum* se serait étendu à l'ensemble du golfe du Saint-Laurent et à certaines zones marginales de la mer du Labrador et de l'Atlantique du Nord-Est. Il correspond à une période de transition glaciaire/interglaciaire et à une période d'insolation

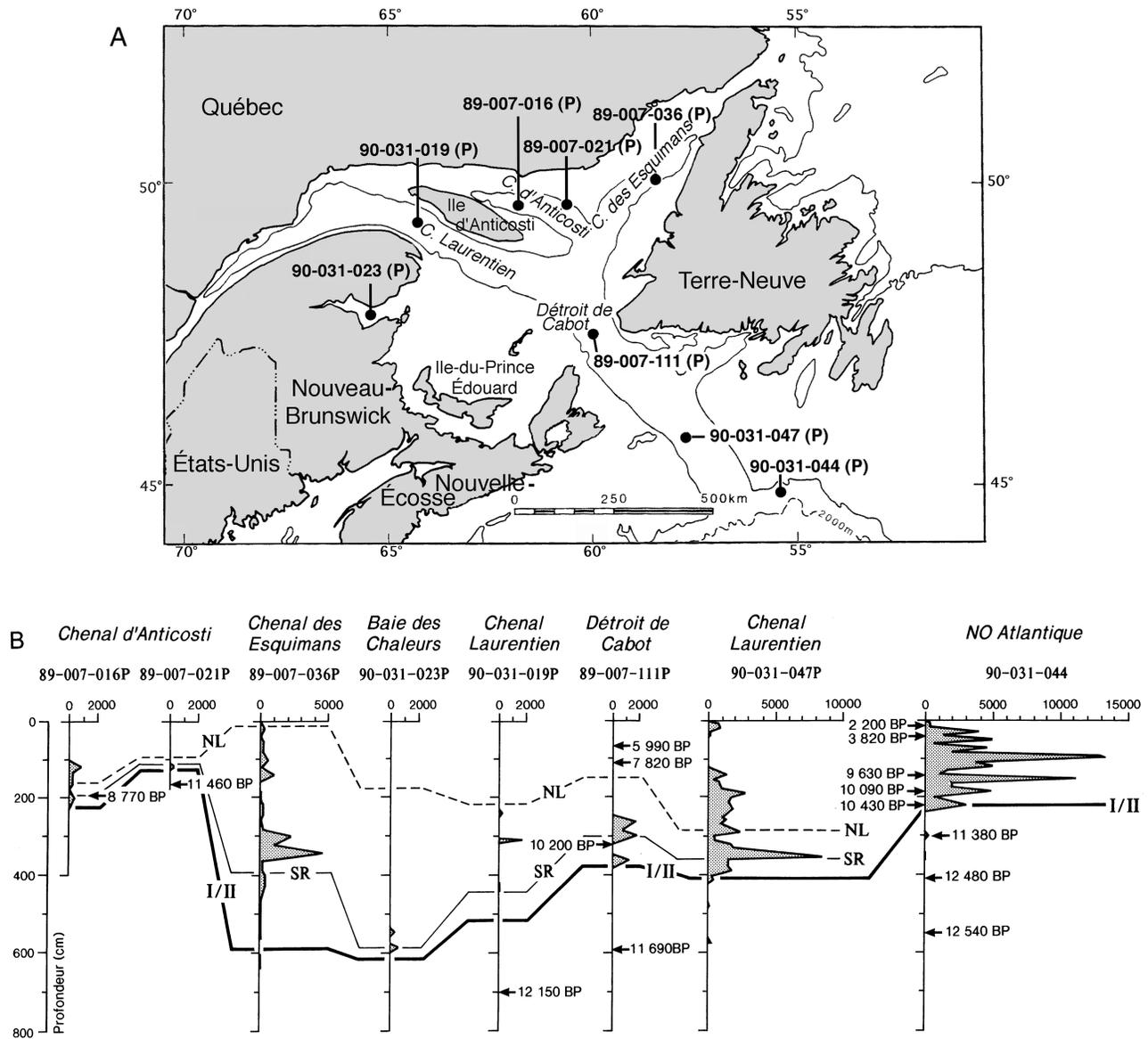


FIGURE 4. Distribution postglaciale des kystes du type *Alexandrium excavatum* dans le golfe du Saint-Laurent et le chenal Laurentien. Les éléments de stratigraphie et les données palynologiques sont tirées de plusieurs sources (voir les références au tabl. I). A) Localisation des sites de carottage (P = carotte par piston). B) Concentration des kystes du type *Alexandrium excavatum* (kystes.cm⁻³) par rapport à la profondeur. Les âges au ¹⁴C sont issus de mesures par accélérateur de particules réalisées sur des coquilles de lamellibranches ou sur des tests de foraminifères ; ils sont corrigés de -410 ans afin de tenir compte de la différence entre les réservoirs atmosphériques et océaniques (Rodrigues *et al.*, 1993 ; de Vernal *et al.*, 1993, 1996b). Outre les âges au ¹⁴C, quelques repères écostratigraphiques faisant référence aux grandes zones d'assemblages de dinokystes sont utilisés à des fins de corrélations régionales (I/II = transition de l'écozone I à l'écozone II marquée par le passage de population à Pérédiniacées à des populations à Gonyaulacées ; SR = abondance maximale de *Spiniferites ramosus* ; NL = abondance maximale de *Nematospaeropsis labyrinthus* ; voir de Vernal *et al.*, 1993).

Postglacial distribution of *Alexandrium excavatum*-type in the Gulf of St. Lawrence and the Laurentian Channel. Stratigraphical and palynological data are from several sources (see references in Table I). A) Location of coring sites (P = piston core). B) Concentration of *Alexandrium excavatum*-type cysts (cysts.cm⁻³) versus depth. The ¹⁴C ages are from accelerator mass spectrometry measurements performed on bivalve or foraminifer shells. The ages are corrected by -410 years to account for the air-sea reservoir difference (see Rodrigues *et al.*, 1993 ; de Vernal *et al.*, 1993, 1996b). In addition to the ¹⁴C ages, a few ecostratigraphic datum based on dinocyst assemblages zones are used for correlations on a regional scale (I/II = transition from Peridiniaceae to Gonyaulacaceae assemblages; SR = occurrence of *Spiniferites ramosus*; NL = occurrence of *Nematospaeropsis labyrinthus*; see de Vernal *et al.*, 1993).

estivale maximale dans l'hémisphère Nord. À une échelle régionale, il coïncide avec l'établissement de températures estivales relativement élevées dans les eaux de surface, semblables à celles de l'Actuel.

Cette étude démontre que le secteur aval du golfe du Saint-Laurent est une région favorable à la prolifération du type *Alexandrium excavatum*, susceptible de blooms de grande ampleur. Au vu de nos observations, il serait intéressant d'assurer la surveillance des populations du détroit de Cabot, puisqu'il constitue apparemment une voie de dispersion privilégiée vers l'intérieur du golfe du Saint-Laurent.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à une subvention du ministère des Pêches et des Océans et du Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et au soutien du Fonds pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR) du Québec. Nous remercions Suzanne Roy (INRS-Océanologie), Kim Juniper (Université du Québec à Montréal) et Gail Chmura (McGill University) pour la lecture critique du mémoire qui est à l'origine de ce manuscrit. Nous remercions également Don Anderson (Woods Hole Oceanographic Institute) qui a généreusement fourni des kystes de culture pour des observations taxonomiques, ainsi que Peta Mudie (Atlantic Geoscience Centre), J. Matthiessen (Alfred Wegener Institute) et Les Cwynar (University of New Brunswick) pour leur lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Anderson, D. M., 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygote. *Journal of Phycology*, 16 : 166-172.
- Anderson, D. M. et Wall, D., 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *Gonyaulax excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *Journal of Phycology*, 14(2) : 224-234.
- Anderson, D. M., Kulis, D.M. et Binden, B. J., 1984. Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* : I. Cyst yield in batch cultures. *Journal of Phycology*, 20 : 418-425.
- Anderson, D. M., Kulis, D. M., Doucette, G. J., Gallagher, J. C. et Balech, E., 1994. Biogeography of toxic dinoflagellates in the genus *Alexandrium* from the northeastern United States and Canada. *Marine Biology*, 120 : 467-478.
- Balech, E., 1985. The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the *Tamarensis* group, p.33-38. In D.M. Anderson, A.W. White et D.G. Baden, édit., *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier Science, New York, 458 p.
- Berger, A. L., 1978. Long term variations of caloric insolation resulting from the earth's orbital elements. *Quaternary Research*, 9 : 139-167.
- Braarud, T., 1945. Morphological observations on marine dinoflagellate cultures (*Parella perfarata*, *Gonyaulax tamarensis*, *Protoceratium reticulatum*). *Avh. Norsk. Vidensk. Acad. Oslo Nat.-Natur.*, 11 : 1-18.
- Cembella, A. D. et Taylor, F. J. R., 1985. Biochemical variability with the *Protogonyaulax tamarensis/catenalla* species complex, p. 55-60. In D. M. Anderson, A. W. White et D. G. Baden, édit., *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier Science, New York, 458 p.
- Cembella, A. D., Destombe, C. et Turgeon, J., 1991. Toxin composition of alternative life history stages of *Alexandrium*, as determined by high-performance liquid chromatography, p. 333-338. In E. Graneli, B. Sundstrom, B. Elder et D. M. Anderson, édit., *Toxic Marine Phytoplankton*. Academic Press, New York, 499 p.
- Cembella, A. D., Turgeon, J., Thériault, J.-C. et Béliand, P., 1988. Spatial distribution of *Protogonyaulax tamarensis* resting cysts in nearshore sediments along the north coast of the Lower St. Lawrence Estuary. *Journal of Shellfish Research*, 7(4) : 597-609.
- Dale, B., 1976. Cyst formation, sedimentation and preservation : Factors affecting dinoflagellate assemblages in Recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Review of Paleobotany and Palynology*, 22 : 39-60.
- 1977. Cysts of the toxic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech from Oslofjorden, Norway. *Sarsia*, 63 : 29-34.
- de Vernal, A., Guiot, J. et Turon, J.-L., 1993. Late and Postglacial paleoenvironments of the Gulf of St. Lawrence : Marine and terrestrial palynological evidence. *Géographie physique et Quaternaire*, 47(2) : 167-180.
- de Vernal, A., Henry, M. et Bilodeau, G., 1996a. Techniques de préparation et d'analyse en micropaléontologie : Les cahiers du GÉOTOP. Département des Sciences de la terre. Université du Québec à Montréal, 55 p.
- de Vernal, A., Hillaire-Marcel, C. et Bilodeau, G., 1996b. Reduced meltwater outflow from the Laurentide ice margin during the Younger Dryas. *Nature*, 381 : 774-777.
- de Vernal, A., Larouche, A. et Richard, P. J. H., 1987. Evaluation of palynomorph concentrations : Do the aliquot and the marker-grain methods yield comparable results ? *Pollen et Spores*, 29(2-3) : 291-303.
- de Vernal, A., Turon, J.-L. et Guiot, J., 1994. Dinoflagellate cyst distribution in high latitude marine environments and quantitative reconstruction of sea-surface salinity, temperature and seasonality. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 31(1) : 48-62.
- de Vernal, A., Rochon, A., Turon, J.-L. et Matthiessen, J. 1997. Organic-walled dinoflagellate cysts : Palynological tracers of sea surface conditions in middle to high latitude marine environments. *GEOBIOS*, 30(7) : 905-920.
- de Vernal, A., Londeix, L., Mudie, P. J., Harland, R., Morzadec-Kerfourn, M. T., Turon, J.-L. et Wrenn, J.H., 1992. Quaternary organic-walled dinoflagellate cysts of the North Atlantic Ocean and adjacent seas : Ecostratigraphy and biostratigraphy, p. 289-328. In M. J. Head et J. H. Wrenn édit., *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. A.A.S.P. Foundation. Dallas, 438 p.
- El-Sabh, M. I., 1975. Transport and currents in the Gulf of St. Lawrence. Thèse de doctorat, McGill University/Bedford Institute of Oceanography, Montréal/Halifax, 180 p.
- Hillaire-Marcel, C., de Vernal, A., Bilodeau, G. et Wu G., 1994. Isotope stratigraphy, sedimentation rates, deep circulation, and carbonate events in the Labrador Sea during the last circa 200 ka. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 31(1) : 63-89.
- Lentin, J. K. et Williams, G. L., 1989. Fossil dinoflagellates : Index to genera species. American Association of Stratigraphic Palynologists Contributions Series, 28, 856 p.
- Markham, W. E., 1980. Atlas des glaces, littoral de l'est canadien. Environnement Canada, Atmospheric Environment Service, Ottawa, 98 p.
- Matthews, J., 1969. The assessment of a method for the determination of absolute pollen frequencies. *New Phytologica*, 68 : 161-166.
- Medcof, J. C., 1985. Life and death with *Gonyaulax* : An historical perspective, p. 1-8. In D. M. Anderson, A. W. White et D. G. Baden, édit., *Toxic Dinoflagellates*. Elsevier Science, New York, 458 p.
- Mekireche-Telmat, R., 1997. Contenu palynologique et flux microfloristiques récents dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 81 p.
- Miller, A. A. L., Mudie, P. J. et Scott, D. B., 1982. Holocene history of Bedford Basin, Nova Scotia : Foraminifera, dinoflagellate, and pollen records. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 19(12) : 2342-2367.
- Moestrup, O. et Hansen, P. J., 1988. On the occurrence of potentially toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* (*Gonyaulax excavata*) and *Alexandrium Ostenfeldii*. *Ophelia*, 28(3) : 195-213.
- Mudie, P.J., 1980. Palynology of later Quaternary marine sediments. Thèse de doctorat, Université de Dalhousie, Halifax, 628 p.

- Mudie, P. J. et Harland, R., 1996. Chapter 21 : Aquatic Quaternary, p. 843-877. In J. Jansonius et D. C. McGregor édit., *Palynology : Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 2, 413 p.
- National Oceanographic Data Center, 1994. *World Ocean Atlas*, CD-ROM Data Sets. U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration. National Environment Satellite, Data and Information Service. Ocean Climate Laboratory.
- Rochon, A., 1997. *Palynologie marine dans le nord-est de l'Atlantique du Nord : distribution des kystes de dinoflagellés dans les sédiments récents et changements environnementaux le long des marges sud scandinaves au cours du dernier cycle climatique*. Thèse de doctorat, Université du Québec à Montréal, 178 p.
- Rochon, A. et de Vernal, A., 1994. Palynomorph distribution in Recent sediments from the Labrador Sea. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 31 : 115-127.
- Rodrigues, C.G. et Vilks, G., 1995. The impact of glacial lake runoff on the Goldthwait and Champlain Seas : The relationship between glacial lake Agassiz runoff and the Younger Dryas. *Quaternary Science Review*, 13 : 923-944.
- Rodrigues, C. G., Ceman, J. A. et Vilks, G., 1993. Late-Quaternary paleoceanography of deep and intermediate water masses off Gaspé Peninsula, Gulf of St. Lawrence : Foraminiferal evidence. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30 : 1390-1401.
- Roy, S., 1992. Influence de la température et de la lumière sur la germination des kystes d'*Alexandrium* spp. (algue toxique) de la rive nord de l'estuaire du Saint-Laurent. Rapport interne du Centre océanographique de Rimouski, I.N.R.S.-Océanologie, Rimouski, 14 p.
- Shier, W. T. et Mebs, D., 1990. *Handbook of toxicology*. Marcel Dekker, New York/Basel, 814 p.
- Simard, A., 1996. Distribution postglaciaire d'*Alexandrium excavatum* (Braarud 1945) Balech et Tangen 1985 le long des marges est-canadiennes : production et dispersion des kystes en relation avec les changements environnementaux. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 144 p.
- Spector, D. L., Pfister, L. A. et Treimer, R. E., 1981. Ultrastructure of the dinoflagellate *Peridinium cinctum fovoplanum*. II : Light and electron microscope observations on fertilization. *American Journal of Botany*, 68 : 34-43.
- Taylor, F. J. R., 1987. The biology of dinoflagellates. *Botanical Monographs*. Blackwell Scientific Publications, 21, Oxford, 785 p.
- Turgeon, J., 1989. Distribution spatiale des kystes d'*Alexandrium* spp. (Balech et Tangen) dans les sédiments de l'estuaire maritime du Saint-Laurent le long de la côte de Gaspé ainsi que dans le havre et la baie de Gaspé. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, 115 p.
- Vilks, G. et Rodrigues, C. G., 1989. Dawson Cruise 89-007 : Gulf of St. Lawrence. Geological Survey of Canada. Open File Report 2119.
- 1990. CSS Hudson Cruise 90-031. November 19-December 5. Compilé par Thibaudeau S. et Currie R., Geological Survey Open File 2426.
- Vilks, G., MacLean, B. et Rodrigues, C. G., 1990. Late Quaternary high resolution seismic and foraminiferal stratigraphy in the Gulf of St. Lawrence, p. 49-58. In *Current Research, Part B*, Geological Survey of Canada, Paper 90-1B.
- Walker, L. M. et Steidinger, K. A., 1979. Sexual reproduction in the toxic dinoflagellate *Gonyaulax monilata*. *Journal of Phycology*, 15 : 312-315.
- Wall, D. et Dale, B., 1967. The resting cysts of modern marine dinoflagellates and their paleontological significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2 : 349-354.
- White, A. W. et Lewis, C. M., 1982. Resting cysts of the toxic red tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in Bay of Fundy sediments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39 : 1185-1194.
- Zevenhuizen, J. et Josenhans, H., 1992. Quaternary geology of the Gulf of St. Lawrence. Geological Survey of Canada. Open File Report 2119.