



***Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. nov. (Corallinales, Rhodophytes), et mise au point sur les *Mesophyllum* des mers d'Europe.**

Jacqueline CABIOCH¹ et Maria Laura MENDOZA²

(¹) Station Biologique de Roscoff, BP 74, 29682 Roscoff cedex, France

(²) Centro Austral de Investigaciones Cientificas, Cadic- Conicet, CC 92, 9410 Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina

E-mail : mlmendoza@arnet.com.ar

Résumé : Le lectotype de *Lithophyllum expansum* Philippi, précédemment reconnu comme appartenant au genre *Mesophyllum* et considéré comme un synonyme hétérotypique de *Mesophyllum lichenoides*, a été étudié en comparaison avec des récoltes récentes. Sur la base des critères les plus actuels de la taxinomie, le taxon est élevé au rang d'espèce et nommé *Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. nov. Cinq espèces de *Mesophyllum* sont ainsi connues dans les mers d'Europe : *M. expansum*, *M. lichenoides*, *M. alternans*, *M. macroblastum*, *M. macedonis*. Leurs caractères distinctifs sont rappelés. Les grandes lignes de leur distribution bathymétrique et géographique demeurent à préciser à la lumière de la clarification ainsi proposée.

Abstract: *Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. nov (Corallinales, Rhodophyta) and a clarification on the *Mesophyllum* species reported in the European seas. The lectotype of *Lithophyllum expansum* Philippi, previously recognized as a *Mesophyllum* and considered a heterotypic synonym of *Mesophyllum lichenoides*, has been reinvestigated and compared to recent samples. On the basis of recently introduced new criteria, the taxon is elevated to the rank of species and named *Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. nov. Five species of *Mesophyllum* are thus reported in European waters: *M. expansum*, *M. lichenoides*, *M. alternans*, *M. macroblastum*, *M. macedonis*. Their main diagnostic features are here recalled; this clarification should help to improve in the future the knowledge of bathymetric and geographic distribution of these species.

Keywords: Corallinales, *Mesophyllum*, *M. expansum*, systematics, European seas.

Introduction

De précédentes investigations (Cabioch & Mendoza, 1998) sur les Corallinales foliacées de Méditerranée ont fait ressortir l'extrême complexité de leur approche. Outre leur grande diversité spécifique, les ressemblances morphologi-

ques peuvent être fortes entre genres et espèces différentes et d'importantes variations peuvent intervenir au sein d'une même espèce. Une telle situation explique sans doute que le genre *Mesophyllum* a longtemps été considéré comme représenté, sur les côtes des mers d'Europe, par une seule espèce *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine (Hamel & Lemoine, 1953 ; South & Tittley, 1986 ; Cabioch et al., 1992) qui apparaît ainsi largement distribuée tant du point de vue bathymétrique que géographique.

Reçu le 3 février 2003 ; accepté après révision le 12 juin 2003.

Received 3 February 2003; accepted in revised form 12 June 2003.

L'examen de collections de différentes provenances a permis dans un premier temps (Cabioch & Mendoza, 1998) de préciser les caractères de *Mesophyllum alternans* (Foslie) Cabioch & Mendoza, espèce méditerranéo-atlantique, à la fois très polymorphe et commune notamment dans les formations coralligènes. De telles clarifications ont été rendues possibles par les résultats de travaux entrepris depuis deux décennies dans le domaine de la systématique des Corallinales et qui ont eu deux conséquences déterminantes. D'une part le réexamen critique des échantillons-types conservés dans certaines collections importantes telles que celles de Trondhjem (**TRH**) (Woelkerling, 1993), de Leiden (**L**) (Woelkerling, 1983 ; Woelkerling & Verheij, 1995) et du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (**PC**) (Furnari et al., 1996 ; Woelkerling et al., 1993 ; Woelkerling & Lamy, 1998), a posé de nouvelles bases pour la redéfinition des espèces à partir de récoltes de terrain. D'autre part des études approfondies, réalisées dans l'hémisphère austral, ont en outre, dans le cas particulier du genre *Mesophyllum*, entraîné une forte avancée des connaissances tant au niveau des espèces qu'au niveau de la définition du genre (Keats & Chamberlain, 1994 ; Woelkerling & Harvey, 1993 ; Womersley, 1996).

La connaissance des Corallinales foliacées de Méditerranée pose encore actuellement des questions incomplètement élucidées. Ces formes foliacées se partagent entre deux sous-familles : les Lithophylloideae et les Mélobésioideae, toutes deux très complexes et souvent morphologiquement confondues. Parmi les Lithophylloideae, l'espèce la plus abondante, responsable de la construction des fonds coralligènes, fut longtemps dénommée *Pseudolithophyllum expansum* (Philippi) Lemoine (Hamel & Lemoine, 1953). Boudouresque & Verlaque (1978) ont ensuite décrit une seconde espèce, *Pseudolithophyllum cabiochae*. Examinant le lectotype de *Lithophyllum expansum* (espèce-type de *Pseudolithophyllum expansum*) dans l'herbier Philippi, Woelkerling (1983) y a reconnu une anatomie de *Mesophyllum* et l'a considéré comme un synonyme hétérotypique de *Mesophyllum lichenoides*. De nouvelles recherches au sein des collections anciennes ont conduit à nommer *Lithophyllum grandiusculum* (Montagne) Woelkerling, Penrose & Chamberlain (Woelkerling et al., 1993) l'ancien *P. expansum* qui fut transformé peu de temps après (Furnari et al., 1996) en *Lithophyllum frondosum* (Dufour) Furnari, Cormaci & Alongi. Tout récemment Athanasiadis (1999b) a remplacé cette dénomination par celle plus ancienne de *Lithophyllum stictaeforme* (Areschoug) Hauck, laissant momentanément de côté le devenir de la seconde espèce correspondant à *P. cabiochae*. L'insuffisante prise en compte des variations des caractères morphogénétiques au sein de ces espèces laisse à penser que l'identification des Lithophylloideae foliacées de Méditerranée n'est actuellement pas complètement clarifiée.

Poursuivant nos investigations sur un plus grand nombre de collections, notre attention s'est trouvée attirée par une Mélobésioideae demeurée jusqu'à présent énigmatique et souvent désignée en Méditerranée sous le nom de *Mesophyllum lichenoides* var. *agariciformis* (Pallas) Harvey. Ses caractères diffèrent de ceux de *M. lichenoides* mais correspondent à ceux de l'échantillon-lectotype de *Lithophyllum expansum* Philippi. L'étude comparée de ce lectotype avec les récoltes en notre possession, a permis d'établir que ce taxon constitue une espèce bien individualisée, de la désigner sous le nom de *Mesophyllum expansum* (Philippi) comb. nov., et d'en définir les caractères distinctifs.

Une étude récente d'Athanasiadis (1999a) a décrit, sous le nom de *Mesophyllum macedonis*, une nouvelle espèce endémique de la Mer Egée, qui s'ajoute à la complexité actuelle des Corallinales foliacées de Méditerranée. Dans ce travail Athanasiadis donne une récapitulation précise et détaillée du statut incertain de l'épithète *agariciformis*, basé au départ sur le *Millepora agariciformis* Pallas et créé pour des formes à lames dressées verticales et anastomosées. Il fut attribué par la suite à tort à des formes à lames horizontales. Il semble que dans son acception d'origine cette espèce puisse correspondre au *Lithophyllum decussatum* (Ellis & Solander) Philippi.

Il apparaît ainsi actuellement que le genre *Mesophyllum* est représenté sur les côtes des mers européennes par cinq espèces. Le but de ce travail est d'en préciser les caractères anatomiques et reproducteurs ainsi que leurs variations afin de faciliter leur identification. La description détaillée de *M. expansum* sera donc suivie d'une comparaison récapitulative avec les quatre autres taxons.

Matériel et méthodes

Les spécimens étudiés étaient conservés soit dans le formol neutre à 4 % dans l'eau de mer, soit simplement séchés à l'air. Dans la plupart des cas, lieu et date de récolte sont connus, mais aucune précision concernant l'écologie n'est donnée.

Les échantillons ont été étudiés à la fois à l'aide de techniques classiques de l'histologie (Cabioch, 1971) et à l'aide de la microscopie électronique à balayage. Dans le premier cas le matériel formolé ou sec et au préalable longuement réhydraté par le formol, a été décalcifié par le liquide de Perenyi et des coupes sériées de 6 µm d'épaisseur réalisées dans le but de reconstituer au mieux l'organisation de l'anatomie ainsi que celle des structures reproductrices. Les coupes ont été colorées par l'hématoxyline d'Ehrlich et contrastées par la fuchsine acide.

Pour la microscopie électronique à balayage, les échantillons lavés rapidement à l'eau distillée et soniqués puis séchés, ont été ombrés à l'or à l'aide d'un appareil à pulvé-

risation cathodique Baltec SCD 005 et examinés sous une tension de 15 ou de 20 Kv à l'aide d'un microscope Jeol 5200.

A l'exception des types, les échantillons examinés ainsi que les préparations sont déposés dans la collection du laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN Paris (PC)).

La terminologie utilisée est celle redéfinie par Cabioch (1972 ; 1988). Les dimensions des cellules et des structures reproductrices sont exprimées selon les normes proposées par Adey & Adey (1973). Les abréviations désignant les herbiers suivent l'index de Holmgren et al. (1990).

Matériel examiné

Mesophyllum expansum (Philippi) Cabioch & Mendoza comb. nov.

Lithophyllum expansum Philippi, 1837 : 389, lieu, date et collecteur non indiqués, Leiden (L 9395 n° 2), lectotype désigné par Woelkerling, 1983 : 307, étiqueté de la main de Philippi.

Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine, 1928 : 252, Antibes, France (Bornet, 21 mars 1859, étiqueté par Bornet : *Melobesia stictaeformis* Areschoug, puis *M. lichenoides* par M. Lemoine, MNHN, PC) ; Endoume, France (Berner, 1930, MNHN, PC) ; Marseille, France, plongée, sans profondeur indiquée (J. Picard, 1966, MNHN, PC) ; Mazagan, Maroc (Hamel, 1939, MNHN, PC).

Pseudolithophyllum expansum (Philippi) Lemoine, 1924 : 122, Cap Ferrat, France, 1 m au dessous du niveau, (Feldmann, mai 1964, MNHN, PC) ; Villefranche sur Mer, France, au niveau avec *Corallina* (Feldmann, 4 mai 1966, MNHN, PC) ; Corse, France, Pointe Rossa, sud de Calvi, fonds de débris de coquilles et de Bryozoaires, 70 à 90 m de profondeur (Feldmann, 9 juillet 1962, MNHN, PC) ; Corse, France, mouillage de Girolata, sans profondeur indiquée (Feldmann, 11 juillet 1962, MNHN, PC) ; Corse, France, Cap Cavallo, fond de roche à *Cystoseira* et sable grossier, sans profondeur indiquée (Feldmann, 11 juillet 1962, MNHN, PC) ; Corse, France, Piana, Golfe de Porto, fond coralligène, 90 m de profondeur, en mélange avec *M. alternans*, *M. lichenoides*, *M. macroblastum* (Feldmann, 12 juillet 1962, MNHN, PC).

Mesophyllum macroblastum (Foslie) Adey, 1970 : 25, Golfe de Naples, Italie, collecteur et date non indiqués (Trondheim (TRH), sans numéro, holotype, lame 191) ; Port Cros, France, plongée Calanque du Tuf, 15 m de profondeur (Récolte 14, février 1974, collection Copejans, Université de Gand) ; Corse, France, Piana, Golfe de Porto, fond coralligène, 90 m de profondeur (Feldmann, 12 juillet 1962, MNHN, PC) ; Corse, France, Propriano, pointe Marma Molina, fond de roche de 30 à 40 m de profondeur, en mélange avec *L. stictaeforme* (Feldmann, 15 juillet 1962, MNHN, PC).

Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine, 1928 : 252, Roscoff, France, Ile Verte (Cabioch, 16 janvier 1979, sans numéro ; 23 juillet 1996, collection Cabioch 2-2-225-CD3) ; Plouguerneau, France (Cabioch, 9 avril 1963, collection Cabioch 2-2-17-CD8).

Mesophyllum alternans (Foslie) Cabioch & Mendoza, 1998 : 208, Banyuls sur mer, France, coralligène (Cabioch, juillet 1969, collection Cabioch 2-5-33-CD2) ; Banyuls sur mer, France, (Rodriguez Prieto, 13 août 1995, dans la collection Cabioch 50-1-1-HD1) ; Port Cros, France, 15-20 m de profondeur (récolte 14, février 1974, collection Copejans, Université de Gand).

Résultats

Mesophyllum expansum (Philippi) Cabioch et Mendoza comb. nov.

Basionyme : *Lithophyllum expansum* Philippi, 1837 : 389.

Lectotype : sans lieu ni date, collecteur non indiqué, spécimen conservé au Rijksherbarium de Leiden (L 9395 2), désigné et illustré par Woelkerling 1993 : 307 et étiqueté de la main de Philippi.

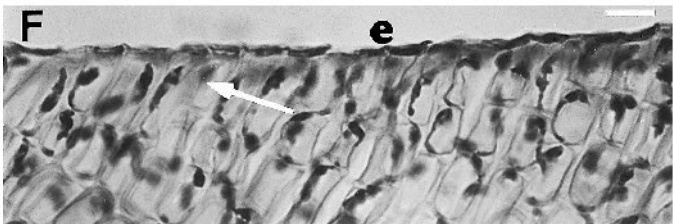
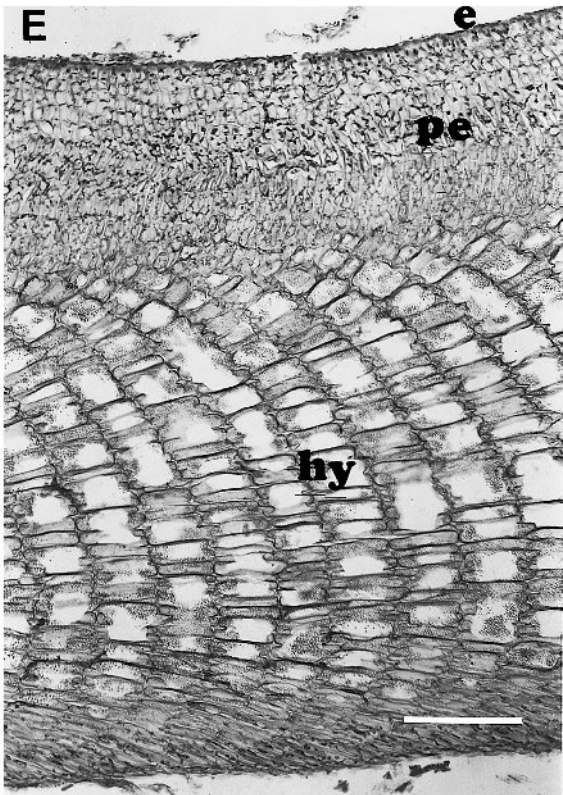
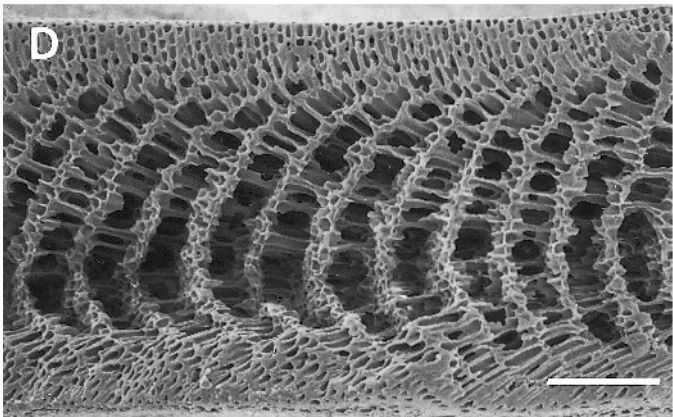
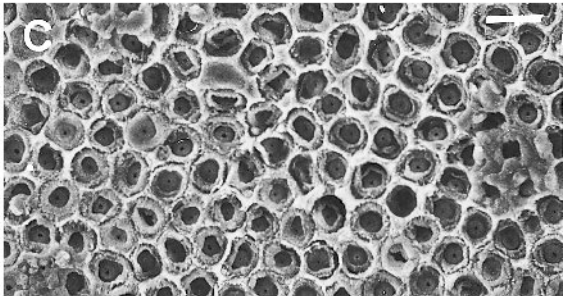
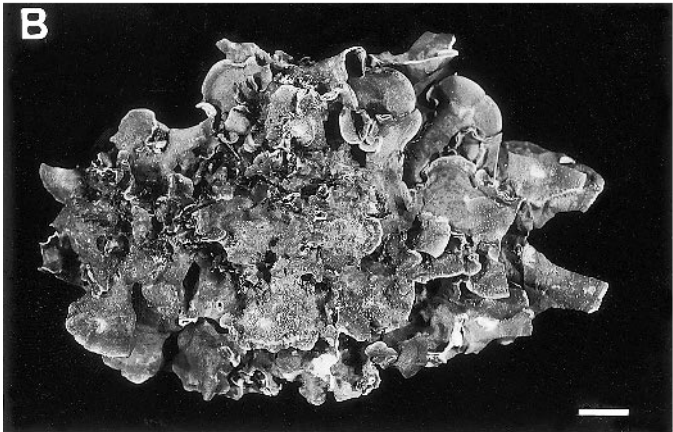
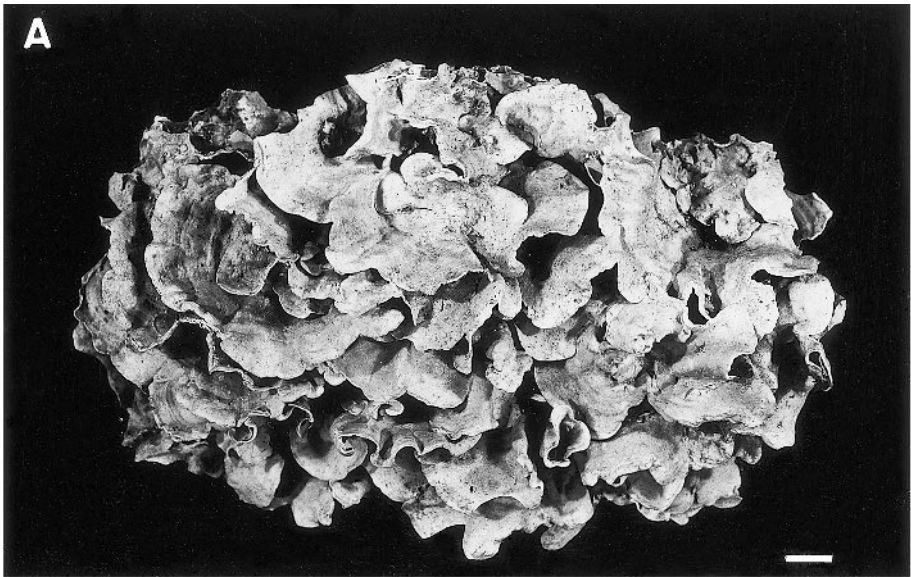
Caractères de *Mesophyllum expansum* d'après l'ensemble des récoltes examinées

(1) Ecologie et distribution géographique

L'espèce fut longtemps confondue soit avec *Lithophyllum stictaeforme* (sous le nom de *Pseudolithophyllum expansum*), soit avec *Mesophyllum lichenoides*. Elle est encore actuellement quelquefois désignée à tort sous le nom de *M. lichenoides* var. *agariciformis*. L'examen des collections de J. Feldmann montre qu'il est possible de la récolter depuis les régions les plus superficielles (1 m) jusqu'en profondeur (90 m) ; elle semble être une espèce d'affinité sciaphile, peu fréquente mais pouvant connaître un développement important. Sa reconnaissance encore malaisée sur le terrain ne permet pas de préciser davantage les caractères de sa distribution. Les localisations que nous en connaissons se situent en Méditerranée occidentale mais un échantillon provenant de Mazagan (Maroc) et conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (PC) attesterait de sa présence en Atlantique. Il semble que l'on puisse rattacher également à *M. expansum* un échantillon de la collection Foslie figuré par Printz (1929) sous le nom de *Lithothamnion lichenoides* (Ellis et Solander) Foslie f. *agariciformis* (Johnston) Foslie, provenant de Banyuls (Printz, 1929, pl. 11, Fig. 10).

(2) Morphologie externe

Le thalle est constitué de lames peu adhérentes superposées en 2 à 6 couches, naissant les unes des autres (Fig. 1A, 1B).



Il peut atteindre parfois une envergure remarquable de 25 cm et offre alors une allure de polypore (Fig. 1A). Les lames ont une surface d'aspect velouté et leur couleur souvent orangé sur le sec laisse penser que, sur le vivant, les thalles peuvent être d'un violet sombre. Chaque lame peut atteindre une envergure de 2 à 6 cm ; ses bords sont découpés en lobes de 1 à 2 cm de large. La surface des lames est souvent marquée d'ondulations concentriques, ce qui distingue l'espèce des *Lithophyllum* foliacés de Méditerranée. Les marges sont arrondies et finement ourlées, contrairement à celles de *L. stictaeforme* qui sont souvent atténuées. Le thalle, bien que fixé et saxicole au départ, est fort peu adhérent au substrat et les nombreux échantillons étudiés avaient été aisément cueillis.

Les organes de reproduction observés sont toujours des conceptacles asexués multipores en forme de dômes larges et peu bombés. Ils sont généralement épars à la surface des lames, plus rarement regroupés en rangées au niveau d'une ondulation. Les lames ont une surface quelquefois productrice de faibles protubérances irrégulières.

(3) Anatomie

L'organisation anatomique a été étudiée sur des sections longitudinales radiales, c'est-à-dire orientées perpendiculairement à la marge et à la surface du thalle et ceci à la fois dans des régions jeunes de bordure en croissance et dans des régions centrales plus âgées.

Le thalle présente à partir de la marge une organisation longtemps uniforme (sur 2 cm environ), qui va en se compliquant dans les régions âgées. Son épaisseur totale est au début de 350 µm et peut atteindre 550 µm vers le centre.

L'organisation anatomique (Fig. 1D, 1E) comprend une région médullaire composée d'un ensemble de filaments prostrés (hypothalle) dont le méristème terminal et marginal assure l'accroissement horizontal du thalle. L'hypothalle est surmonté par un ensemble de filaments dressés (périthalle) formant un cortex s'accroissant par un méristème intercalaire composé d'une couche de cellules et surmonté d'un revêtement unistratifié de cellules protectrices (épithalle). Hypothalle et périthalle varient en épaisseur de façon simultanée. Le synchronisme de la division et de la croissance des

initiales hypothalliennes fait que les cellules qui en résultent sont disposées en lignes concentriques. L'hypothalle est alors qualifié de coaxial et ce caractère est permanent dans tous les échantillons examinés. Le nombre de couches de files hypothalliennes varie de 20 dans les régions les plus minces à 60 dans les régions plus épaisses. L'épaisseur totale de l'hypothalle peut varier de 150 µm à 400 µm. Ses cellules sont rectangulaires et ont 50 µm de long et 20 µm de large. Les anastomoses sont nombreuses entre cellules de files voisines ; ce sont exclusivement des fusions. Le méristème hypothallien marginal est constitué de cellules initiales courtes mais bien visibles car bien colorables. Le périthalle varie en épaisseur de 50 à 150 µm. Il est constitué de files de 4-5 et jusqu'à 10 couches de cellules rectangulaires de 10-15 µm de long et 4-5 µm de large, présentant entre éléments voisins des anastomoses latérales. Le méristème périthallien est constitué d'une couche de cellules peu distinctes des cellules végétatives. L'épithalle est formé d'une couche de cellules de forme assez variable selon les régions d'un même thalle, quelquefois arrondies, plus généralement aplaties (Fig. 1F). Une vue superficielle étudiée au microscope à balayage, montre des cellules petites, arrondies, à parois épaisses (Fig. 1C).

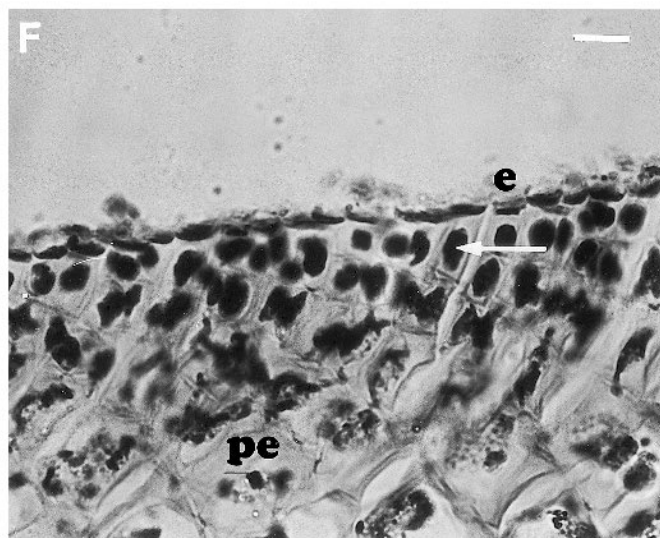
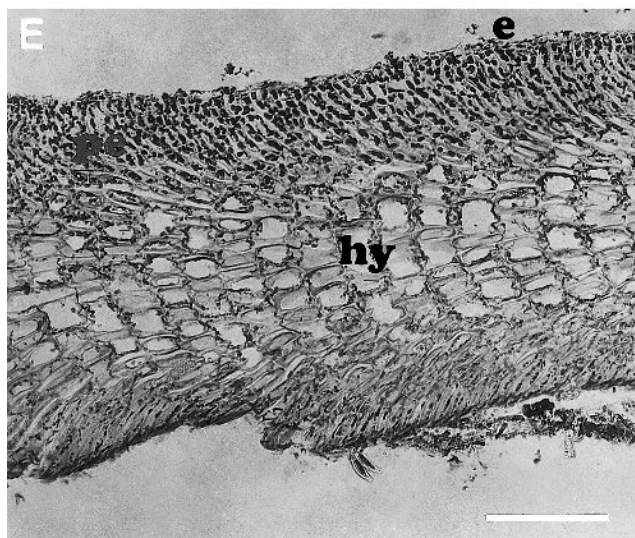
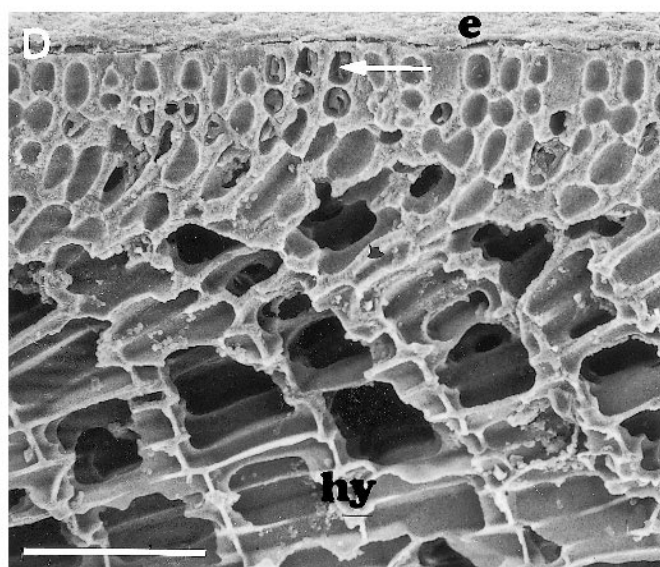
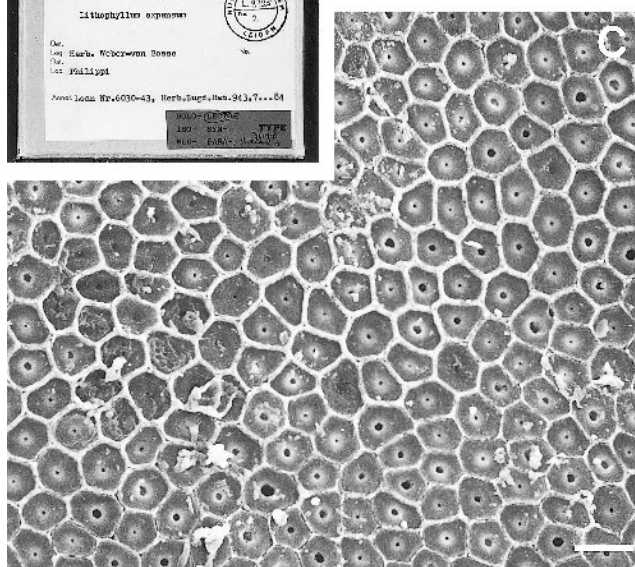
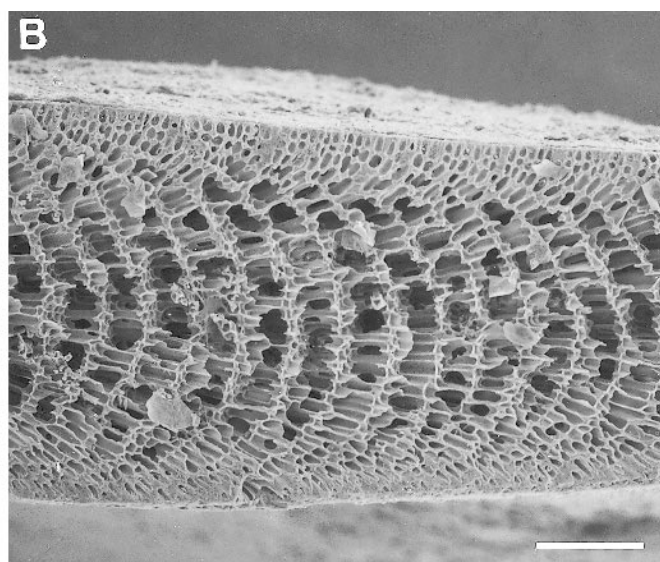
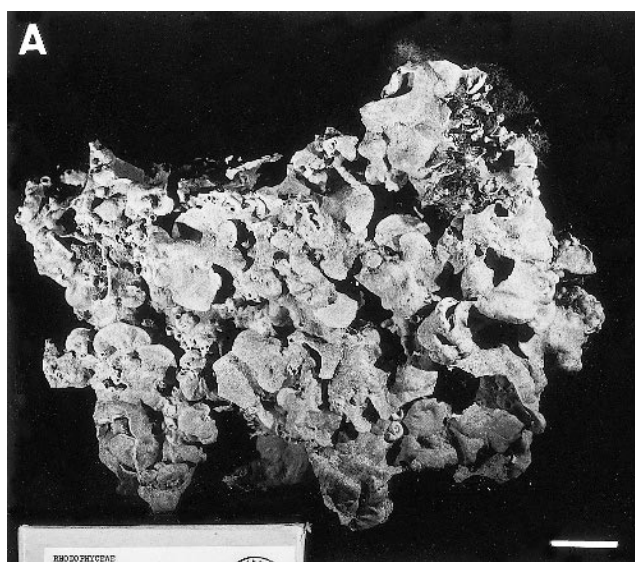
(4) Structures reproductrices

Les échantillons examinés étaient soit stériles soit le plus souvent porteurs de conceptacles asexués multipores dont la présence facilite le repérage du taxon.

Les conceptacles asexués sont souvent peu nombreux, épars, ou au contraire quelquefois densément groupés. Ils forment des dômes (Fig. 3A) peu surélevés, pouvant atteindre 1500 µm de diamètre externe. Ils s'ouvrent par 30 à 50 pores. Leur cavité présente, en coupe, un diamètre de 650 à 700 µm et une hauteur de 350 µm. Les pores sont entourés de 8 à 9 files de cellules rectangulaires de 5-10 µm de long et 5-6 µm de large, plus longues que les autres cellules du toit (Fig. 3C). En surface (Fig. 3B) les éléments les plus externes de ces files apparaissent disposés en une rosette très caractéristique de 8-9 cellules à contour polygonal et disposées légèrement en creux par rapport aux cellules environnantes.

Figure 1. *Mesophyllum expansum* (Philippi) Cabioch & Mendoza comb. nov. **A, E et F** : Spécimen de Marseille, France, récolte J. Picard ; **B, C et D** : Spécimen du Cap Ferrat, France, récolte J. Feldmann. **A et B.** Morphologie externe. **C.** Vue superficielle de l'épithalle. Microscopie électronique à balayage (MEB). **D.** Section longitudinale (MEB). **E.** id. microscopie optique. **F.** id. détail de l'épithalle et des initiales (flèche) périthalliennes, microscopie optique. (e) : épithalle ; (hy) : hypothalle ; (pe) : périthalle. Echelles : A, B = 1 cm ; C, F = 10 µm ; D, E = 100 µm.

Figure 1. *Mesophyllum expansum*. **A, E and F:** Specimen from Marseille, France, collected by J. Picard; **B, C and D:** Specimen from Cap Ferrat, France, collected by J. Feldmann. **A and B.** External aspect. **C.** Surface view of epithallus. Scanning electron microscopy (SEM). **D.** Longitudinal section (SEM). **E.** same, light microscopy. **F.** as in E, detail of epithallus and perithallial initials (arrow). (e): epithallus; (hy): hypothallus; (pe): perithallus. Scale bars: A, B = 1cm; C, F = 10 µm; D, E = 100 µm.



Comparaison avec l'échantillon-type

L'échantillon lectotype est constitué de deux morceaux déjà décrits et figurés par Woelkerling (1983). Le plus grand (Fig. 2A) mesure 9 cm de long sur 6 de large et 2 d'épaisseur. Il s'agit d'un fragment, ses périphéries étant bordées de cassures. Le thalle est formé de lames superposées, découpées en lobes ondulés présentant quelques stries concentriques à la face inférieure. Celle-ci est également marquée par des anastomoses qui consolident l'ensemble de la structure, formant des cavernes colonisées par une importante épifaune sessile de Bryozoaires et d'Eponges. La face supérieure est lisse et mate, peu brillante. Elle porte quelques protubérances et excroissances courtes ; les marges sont relativement épaisses et bien ourlées. L'ensemble pourrait rappeler l'aspect de certaines formes saxicoles de *M. lichenoides* des milieux battus de Manche-Atlantique et figurés par Harvey (1846-1851) sous le nom de *Melobesia agariciformis*. Il s'en distingue cependant par ses dimensions supérieures, une plus grande robustesse liée, sans doute, à une plus grande épaisseur des lames et peut-être à une meilleure cohésion de la structure.

Les spécimens que nous avons examinés ne présentent pas de structures reproductrices mais Woelkerling (1983) y a trouvé quelques rares conceptacles unipores coniques interprétés par l'auteur comme de nature mâle.

L'organisation anatomique (Fig. 2B, 2D, 2E, 2F) est très semblable à celle décrite précédemment dans le cas des échantillons de la nature. L'épaisseur du thalle est relativement constante dans les régions marginales et croît vers le centre où elle atteint 500 µm. Hypothalle et périthalle s'accroissent de façon concomitante. L'hypothalle, toujours coaxial, est au début formé de 20 à 35 couches de cellules rectangulaires. Le périthalle comprend 4 à 5 couches de cellules dans les régions jeunes et en atteint 10 dans les régions âgées. Ses initiales sont peu discernables. L'épithalle est constitué d'une couche de cellules aplaties qui, en vue superficielle, apparaissent petites et arrondies (Fig. 2C). L'anatomie du lectotype apparaît donc très semblable à celle des spécimens actuels de Méditerranée.

Comparaison avec *Mesophyllum lichenoides* (Ellis) Lemoine

M. expansum semble avoir été reconnu par quelques auteurs qui l'ont désigné sous le nom de *M. lichenoides* var. *agariciformis*, dénomination dont Athanasiadis (1999a) a montré récemment qu'elle ne pouvait être conservée.

Les caractères de *M. lichenoides*, espèce-type du genre, ont fait l'objet de plusieurs mises au point récentes (Woelkerling & Irvine, 1986 ; Woelkerling & Harvey, 1993 ; Irvine & Chamberlain, 1994). Leur comparaison avec les données de ce travail basées sur l'organisation anatomique et les seuls organes de reproduction asexuée, fait apparaître des différences importantes et discriminantes entre les deux espèces *M. expansum* et *M. lichenoides*.

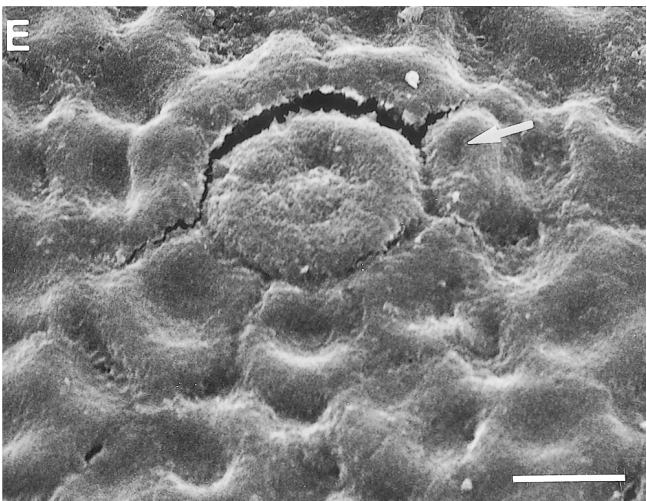
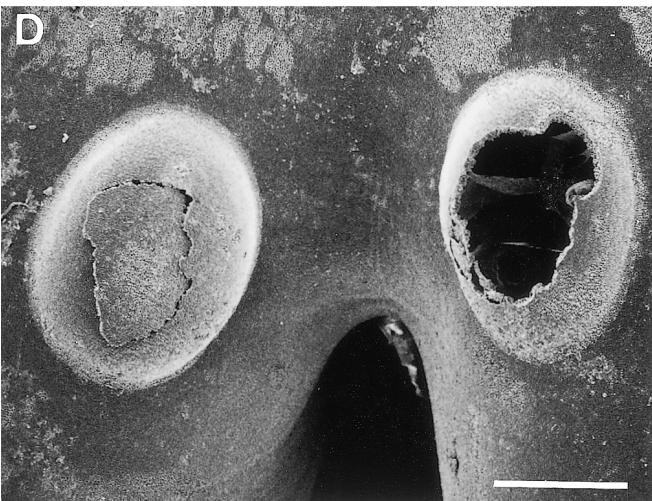
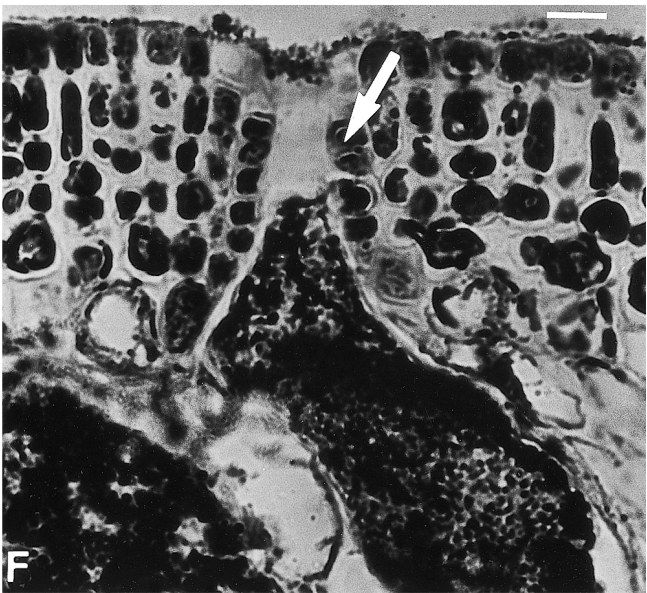
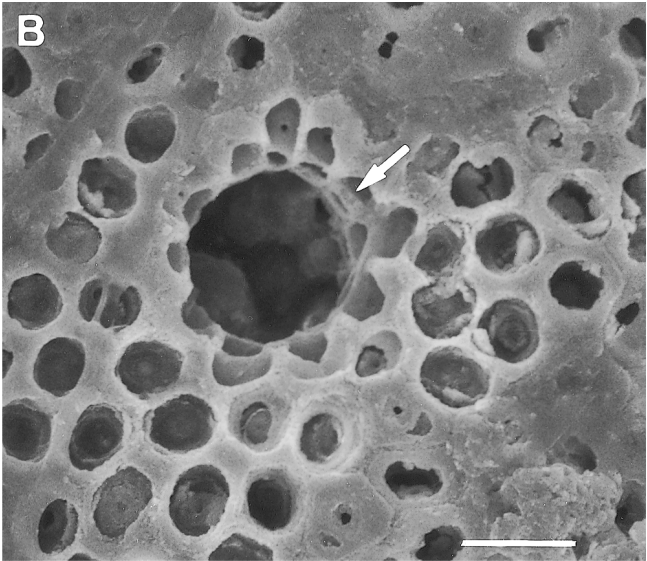
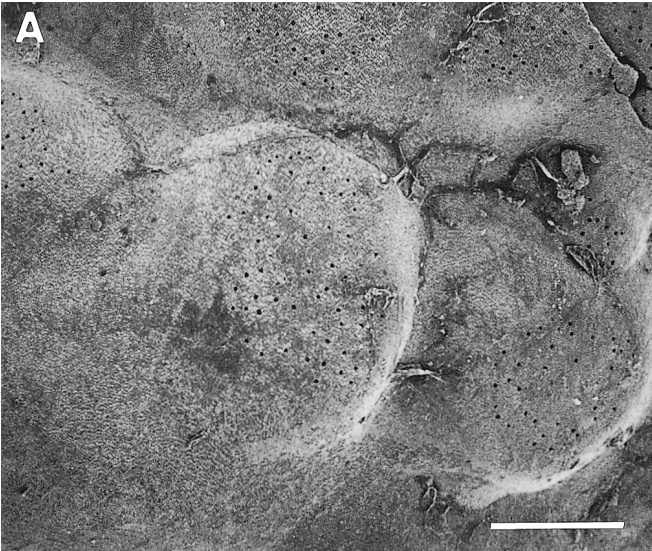
Les caractères communs aux deux taxons sont leur forte ressemblance morphologique due à leur port en lames foliacées lobées et leurs conceptacles asexués en dômes, ainsi que leur hypothalle coaxial marqué, permanent, très rarement non coaxial chez *M. lichenoides*. Une étude plus approfondie permet de recueillir un ensemble plus complet de particularités discriminantes résumé dans le Tableau 1.

Sur tous les spécimens examinés *M. lichenoides* diffère de *M. expansum* par ses dimensions toujours plus réduites (Fig. 4A), que ce soit celles des échantillons ou celles de leurs lobes, sa fragilité, son épiphytisme fréquent. Son anatomie (Fig. 4B, 4C, 4D, 4E, 4F) très constante se caractérise par un hypothalle coaxial de 15 à 16 couches de cellules ; il s'accroît par un méristème marginal à grandes cellules ; le périthalle, toujours réduit à 2 à 3 couches de cellules au maximum, s'accroît par une couche d'initiales grandes et toujours discernables. L'épithalle est formé d'une couche de cellules arrondies, souvent aplaties. Les conceptacles asexués sont hémisphériques (Fig. 3D, 3F), leurs pores sont entourés de files de cellules plus courtes que les autres cellules du toit. En surface (Fig. 3E) elles se disposent en une rosette de cellules arrondies, un peu surélevées par rapport aux autres cellules superficielles.

L'hypothalle de *M. expansum* croît par un méristème à petites cellules. Il a souvent une épaisseur beaucoup plus

Figure 2. *Mesophyllum expansum*. Lectotype (L 9395 n° 2) de *Lithophyllum expansum* Philippi. **A.** Morphologie externe. **B.** Section longitudinale (MEB). **C.** Vue superficielle de l'épithalle (MEB). **D.** Détail du périthalle et de l'épithalle sur une section longitudinale (MEB). **E.** Section longitudinale (microscopie optique). **F.** id. détail des initiales périthalliennes et de l'épithalle. (e) : épithalle ; (hy) : hypothalle ; (pe) : périthalle ; (flèche) : initiales périthalliennes. Echelles : A = 1 cm ; B, E = 100 µm ; C, F = 10 µm ; D = 50 µm.

Figure 2. *Mesophyllum expansum*. Lectotype (L 9395 n° 2) of *Lithophyllum expansum* Philippi. **A.** External aspect. **B.** Longitudinal section (SEM). **C.** Surface view of epithallus (SEM). **D.** Detail of epithallus and perithallus on a longitudinal section (SEM). **E.** Longitudinal section (light microscopy). **F.** same, detail of perithallial initials and epithallus. (e): epithallus; (hy): hypothallus; (pe): perithallus; (arrow): perithallial initials. Scale bars: A = 1 cm; B, E = 100 µm; C, F = 10 µm; D = 50 µm.



importante que celui de *M. lichenoides*. Le périthalle est toujours plus épais et ses initiales non discernables. Les cellules épithalliennes sont toujours très aplaties. Les différences sont tout aussi marquées au niveau des conceptacles asexués (Tableau 1) en dômes aplatis ainsi que de leurs pores.

Comparaison avec les autres Mesophyllum des mers d'Europe

(1) *Mesophyllum alternans* (Foslie) Cabioch & Mendoza

L'espèce, reconnue récemment (Cabioch & Mendoza, 1998), a été également longtemps confondue avec *M. lichenoides* et de ce fait sa distribution géographique demeure non élucidée. Elle est connue avec certitude de l'Atlantique et de la Méditerranée occidentale. Elle présente de larges variations dans sa morphologie et sa distribution bathymétrique. Près de la surface elle peut être saxicole, formant des rosettes superposées ; elle peut être épiphyte sur les bases de Posidonies, formant des lames minces de plusieurs centimètres d'envergure ; elle est enfin abondante, associée à *L. stictaeforme*, dans les fonds coralligènes où elle constitue des revêtements parfois importants, pouvant atteindre plusieurs dizaines de centimètres d'envergure. Le thalle est alors une croûte à surface lisse et tourmentée, épousant les irrégularités du substrat (Fig. 5A). Il peut présenter des protubérances courtes. La couleur est rouge ou rose saumon vif sur le vivant ; la marge est blanche, non adhérente. Les formes simples, foliacées, ont souvent près du bord des ondulations parallèles à la marge.

En section (Fig. 5B), le thalle présente un hypothalle d'épaisseur constante, coaxial ou, par endroits, non coaxial, surmonté par un périthalle très développé présentant des alternances de 10 à 12 couches de cellules petites et ovoïdes et de 8 à 10 couches de grandes cellules rectangulaires. L'épithalle est formé d'une couche de cellules arrondies, souvent aplaties. L'épaisseur totale peut atteindre 1200 µm. En vue superficielle les cellules épithalliennes ont une forme polygonale très caractéristique (Fig. 5C).

Les conceptacles multipores, tout à fait remarquables,

sont proéminents et de forme tabulaire. Ce sont des disques épais avec un rebord incliné à 45 degrés et un plateau central plan ou légèrement concave où se localisent les pores. En coupe ils apparaissent formés dans le périthalle et disposés en plusieurs strates superposées dans les formes épaisses. Les pores sont entourés de files de cellules plus courtes que les autres cellules du toit et presque rondes. Extérieurement elles ont une taille et une forme identiques à celles des cellules environnantes et sont disposées en creux (Fig. 5D).

Ces caractères de morphologie, d'anatomie et de reproduction asexuée permettent à eux seuls une bonne discrimination de l'espèce au sein du genre dans les eaux européennes.

(2) *Mesophyllum macroblastum* (Foslie) Adey

L'espèce, décrite du golfe de Naples par Foslie (1897), a fait l'objet de peu de signalisations (Hamel & Lemoine, 1953 ; Babbini & Bressan, 1997). Elle semble cantonnée aux zones profondes de Méditerranée occidentale. Elle est particulièrement bien identifiable à l'état de tétrasporophytes par la forme très caractéristique de ses conceptacles multipores. Nous ne l'avons observée que dans des récoltes de profondeur (15 m, 30 à 40 m, 90 m) sur des fonds rocheux ou coralligènes. Woelkerling et Harvey (1993) en ont donné une description détaillée dans le cas des spécimens australiens. Nos propres observations, réalisées tant sur le type (Fig. 6) que sur des récoltes plus récentes de Méditerranée, concordent pleinement avec celles de ces auteurs. Le thalle est constitué de croûtes saxicoles (Fig. 6A), à surface lisse irrégulière et pourvue de protubérances ; elles adoptent les contours du substrat et leurs marges sont épaisses et quelque peu décollées. Il peut être également lamellaire. L'espèce est, comme les autres *Mesophyllum* de Méditerranée, de distribution mal connue en raison de sa relative difficulté d'identification.

La structure anatomique rappelle celle de *M. alternans* (Fig. 6C, 7B). Hypothalle et périthalle peuvent avoir un développement variable ; l'hypothalle est coaxial ou non

Figure 3. Comparaison des conceptacles asexués de *Mesophyllum expansum* et *M. lichenoides*. **A, B, C** : *M. expansum* (**A, B** : Spécimen du Cap Ferrat ; **C** : Spécimen de Marseille). **A.** Vue d'ensemble des conceptacles (MEB). **B.** Détail (MEB) d'un pore et de ses cellules en rosette (flèche). **C.** Section au niveau d'un pore (microscopie optique) montrant la disposition des files de cellules de bordure (flèche). **D, E, F** : *M. lichenoides* (Spécimen de Roscoff, France). **D.** Vue d'ensemble des conceptacles (MEB). **E.** Détail (MEB) d'un pore et de ses cellules en rosette (flèche). **F.** Section (microscopie optique) au niveau d'un pore montrant la disposition des files de cellules de bordure (flèche). Echelles : A, D = 500 µm ; B, C, E, F = 10 µm.

Figure 3. Compared asexual conceptacles of *Mesophyllum expansum* and *M. lichenoides*. **A, B, C** : *M. expansum* (**A, B** : Spécimen from Cap Ferrat ; **C** : Spécimen from Marseille). **A.** External aspect of conceptacles (SEM). **B.** Detail (SEM) of a pore and its rosette cells (arrow). **C.** Section (light microscopy) through a pore showing the lines of surrounding cells (arrow). **D, E, F** : *M. lichenoides* (Specimen from Roscoff, France). **D.** External aspect of conceptacles (SEM). **E.** Detail (SEM) of a pore and its rosette cells (arrow). **F.** Section (light microscopy) through a pore showing the lines of surrounding cells (arrow). Scale bars: A, D = 500 µm ; B, C, E, F = 10 µm.

Tableau 1. Principales caractéristiques des cinq espèces de *Mesophyllum* des mers d'Europe.
Table 1. Main diagnostic features of the five European species of *Mesophyllum*.

Caractères	Références	<i>M. expansum</i> (ce travail)	<i>M. lichenoides</i> (Irvine & Chamberlain, 1994)	<i>M. alternans</i> (Cabioch & Mendoza, 1998)	<i>M. macroblastum</i> (ce travail)	<i>M. macedonis</i> (Athanasiadis, 1999a)
Morphologie externe		lames libres	lames épiphytes ou croûtes épilithes	lames épiphytes ou croûtes épilithes	lames épiphytes ou croûtes épilithes	lames épilithes
Envergure maximale		25 cm	lames: 3 cm croûtes: 10 cm	variable jusqu'à plusieurs dm	8 cm	7 cm
Epaisseur du thalle		350 à 550 µm	100 à 200 µm	jusqu'à 1200 µm	jusqu'à 650 µm	100 à 170 µm
Hypothalle épaisseur nombre de couches de cellules		coaxial 150 à 400 µm 20 à 60	coaxial, rarement non coaxial 120 µm 15 à 20	coaxial ou non coaxial 60 à 250 µm 10 à 15	coaxial ou non coaxial 150 µm 20	non coaxial 80 µm 6 à 7
Périthalle épaisseur nombre de couches de cellules initiales périthalliennes		50 à 150 µm 4-5 à 5-10 de même taille que les cellules végétatives et peu colorables	50 µm 2 à 5 plus grandes que les cellules végétatives et très colorables	10 à 1100 µm, stratifié jusqu'à 60 de même taille que les cellules végétatives et très colorables	jusqu'à 500 µm, stratifié 5 à 45 de même taille que les cellules végétatives et peu colorables	3 à 4 plus grandes que les cellules végétatives et très colorables
Cellules épithalliennes en coupe en vue superficielle		aplaties ou très aplaties arrondies	rectangulaires, carrées arrondies	aplaties polygonales	aplaties arrondies	aplaties arrondies
Conceptacles asexués place dans le thalle diamètre externe diamètre interne nombre de pores cellules de bordure des pores <i>en coupe</i>		au contact de l'hypothalle jusqu'à 1500 µm jusqu'à 700 µm 30 - 50 semblables aux voisines	au contact de l'hypothalle jusqu'à 1250 µm 420 à 670 µm 30 - 40 plus petites que les voisines	dans le périthalle 500 à 1500 µm 300 à 600 µm 30 plus petites que les voisines	dans le périthalle 550 à 570 µm jusqu'à 350 µm 35 semblables aux voisines	au contact de l'hypothalle 600 µm 320 à 500 µm 60 - 100 plus étroites que les voisines
<i>en vue superficielle</i>		rosette de 8 à 9 cellules plus petites que les voisines en creux	rosette de 10 à 12 cellules semblables aux voisines en relief	rosette de 11 à 12 cellules semblables aux voisines en creux	rosette de 8 à 9 cellules semblables aux voisines même niveau	rosette de 4 à 6 cellules plus grandes que les voisines non précisé
<i>disposition</i>						

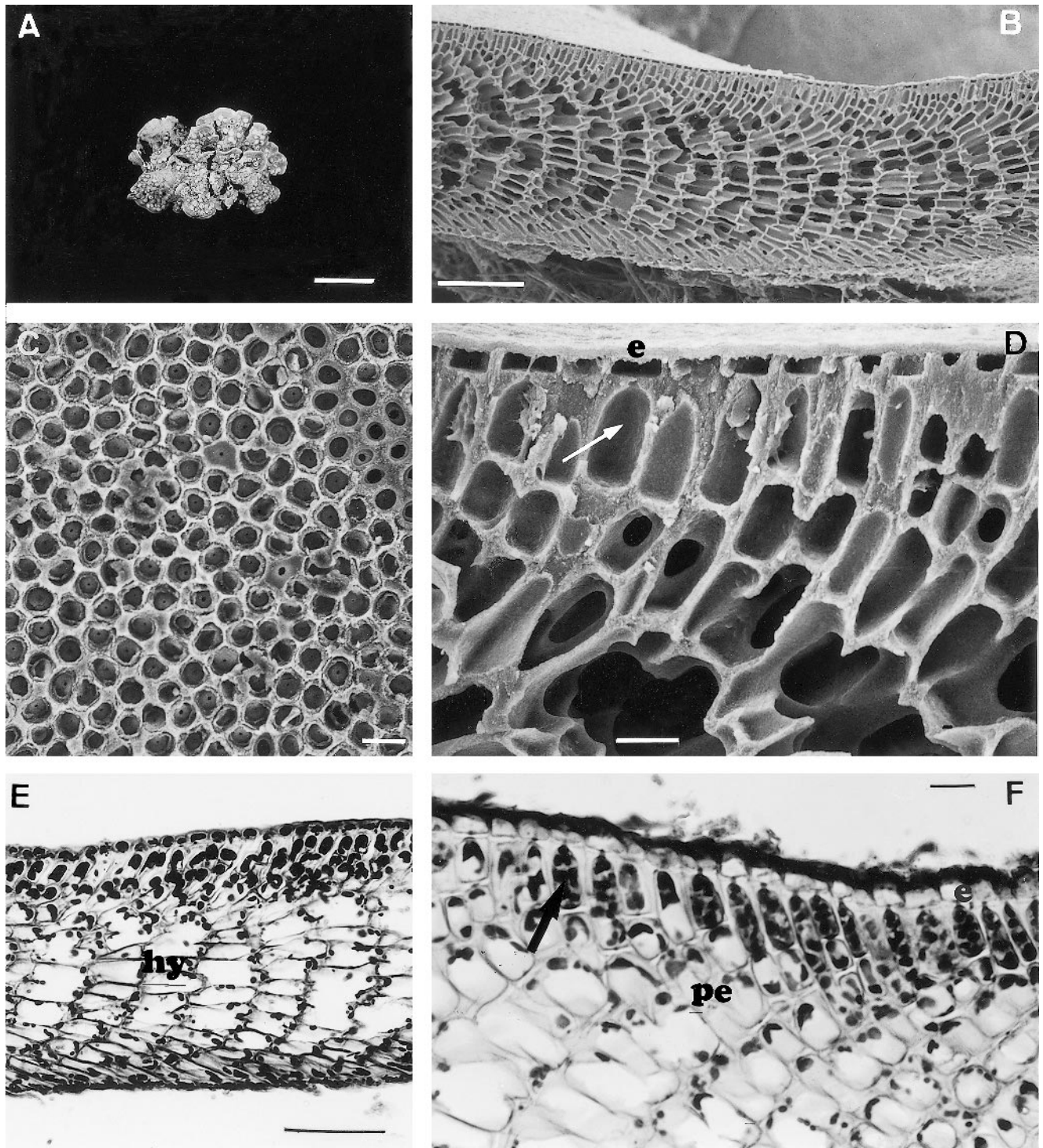


Figure 4. *Mesophyllum lichenoides* (Spécimen de Roscoff, France). **A.** Morphologie externe. **B.** Section longitudinale (MEB). **C.** Vue superficielle de l'épithalle (MEB). **D.** Section longitudinale (MEB), détail de l'épithalle et des initiales périthalliennes (flèche). **E.** Section longitudinale (microscopie optique). **F.** id. détail de l'épithalle et des initiales périthalliennes (flèche). (e) : épithalle ; (hy) : hypothalle ; (pe) : périthalle. Echelles : A = 1 cm ; B, E = 100 µm ; C, D, F = 10 µm.

Figure 4. *Mesophyllum lichenoides* (Specimen from Roscoff, France). **A.** External aspect. **B.** Longitudinal section (SEM). **C.** Surface view of epithallus (SEM). **D.** Longitudinal section (SEM), detail of epithallus and perithallial initials (arrow). **E.** Longitudinal section (light microscopy). **F.** same, detail of epithallus and perithallial initials (arrow). (e): epithallus; (hy): hypothallus; (pe): perithallus. Scale bars: A = 1 cm; B, E = 100 µm; C, D, F = 10 µm.

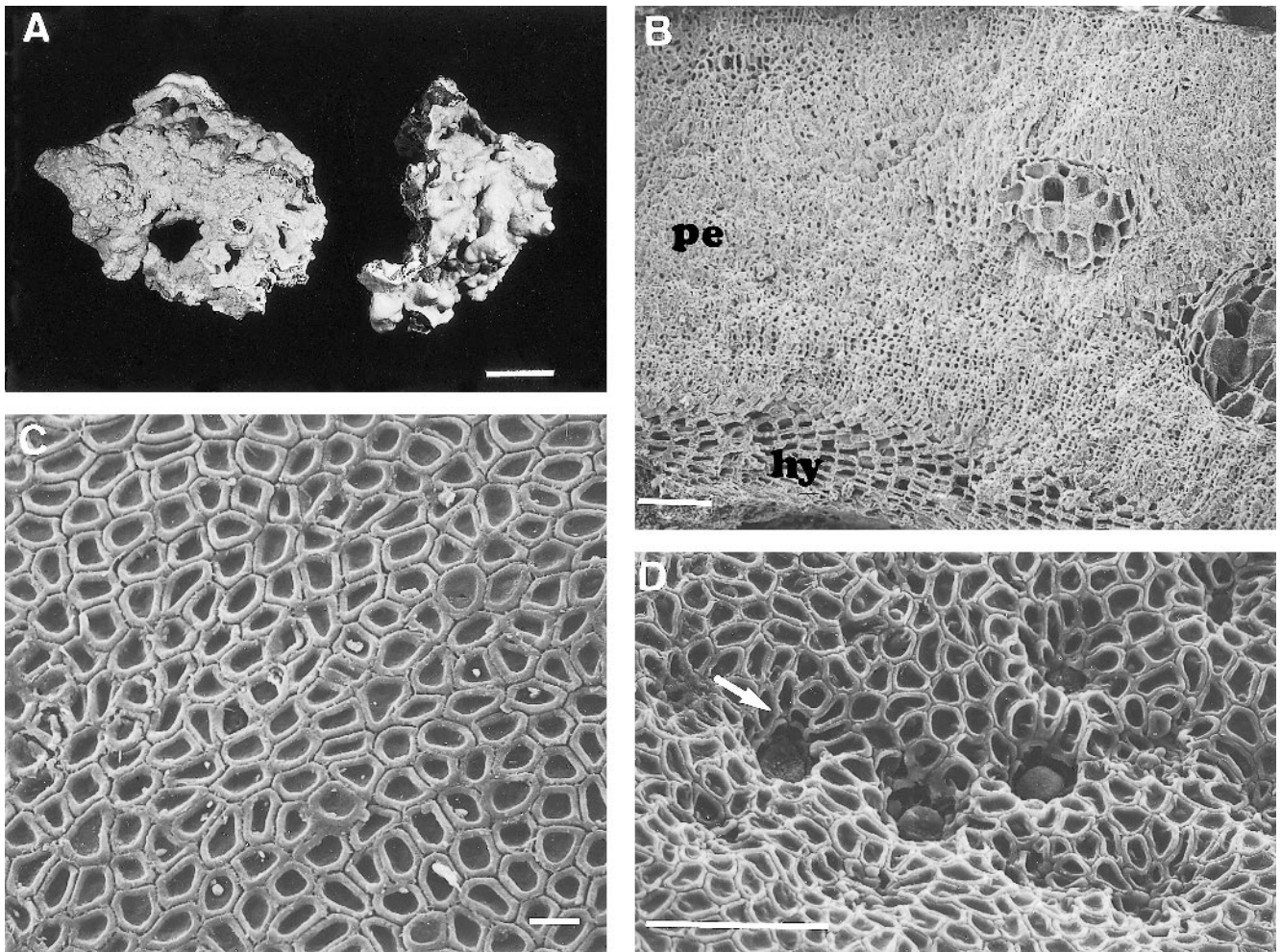


Figure 5. *Mesophyllum alternans*, Spécimen de Banyuls, France. (A, C et D : collection Cabioch 2-5-33-CD2 ; B : récolte Rodriguez Prieto 13 août 1995). A. Aspect externe. B. Section (MEB) longitudinale. C. Vue superficielle de l'épithalle (MEB). D. Détail des pores d'un conceptacle asexué et de leurs cellules en rosette (flèche), vue superficielle (MEB). (pe) : périthalle ; (hy) : hypothalle. Echelles : A = 1 cm ; B = 100 µm ; C = 10 µm ; D = 50 µm.

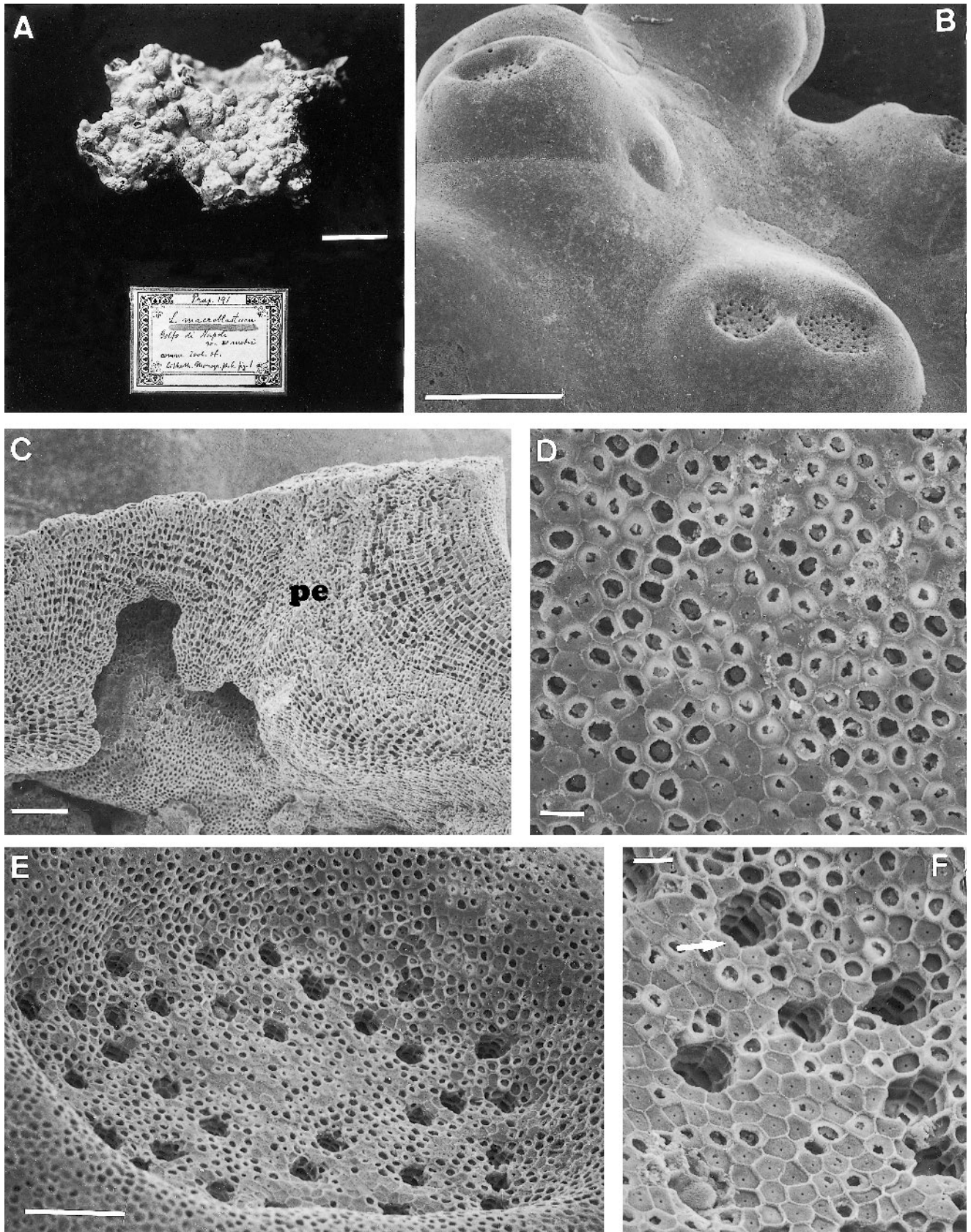
Figure 5. *Mesophyllum alternans*, Specimen from Banyuls, France. A, C et D: Cabioch collection 2-2-5-33-CD2; B: collected by Rodriguez Prieto 13 Aug. 1995. A. External aspect. B. Longitudinal (SEM) section. C. Surface view of epithallus (SEM). D. Detail (SEM) of pores of an asexual conceptacle and their rosette cells (arrow). (pe): perithallus; (hy): hypothallus. Scale bars: A = 1 cm; B = 100 µm; C = 10 µm; D = 50 µm.

coaxial par endroits ; le périthalle est développé et peut atteindre 500 µm d'épaisseur. Les cellules épithalliennes (Fig. 6D, 7C), disposées en une couche, sont généralement

aplaties sur les coupes mais arrondies en vue superficielle, ce qui les distingue nettement des épithalliennes polygonales de *M. alternans*.

Figure 6. *Mesophyllum macroblastum*. Holotype de *Lithothamnion macroblastum* Foslie (TRH). A. Morphologie externe. B. Aspect des conceptacles asexués multipores (MEB). C. Section longitudinale (MEB) dans une région stérile (pe : périthalle). D. Vue superficielle (MEB) de l'épithalle. E. Dépression centrale d'un conceptacle asexué montrant la disposition des pores (MEB). F. Détail (MEB) des pores et de leurs cellules en rosette (flèche). Echelles : A = 1 cm ; B = 500 µm ; C = 100 µm ; D, F = 10 µm ; E = 50 µm..

Figure 6. *Mesophyllum macroblastum*. Holotype of *Lithothamnion macroblastum* Foslie (TRH). A. External aspect. B. Surface view of asexual conceptacles (SEM). C. Longitudinal section (SEM) in a non reproductive region (pe: perithallus). D. Surface view (SEM) of epithallus. E. Central depressed zone of an asexual conceptacle showing the disposition of pores (SEM). F. Detail of pores with their rosette cells (arrow). Scale bars: A = 1 cm; B = 500 µm; C = 100 µm; D, F = 10 µm; E = 50 µm.



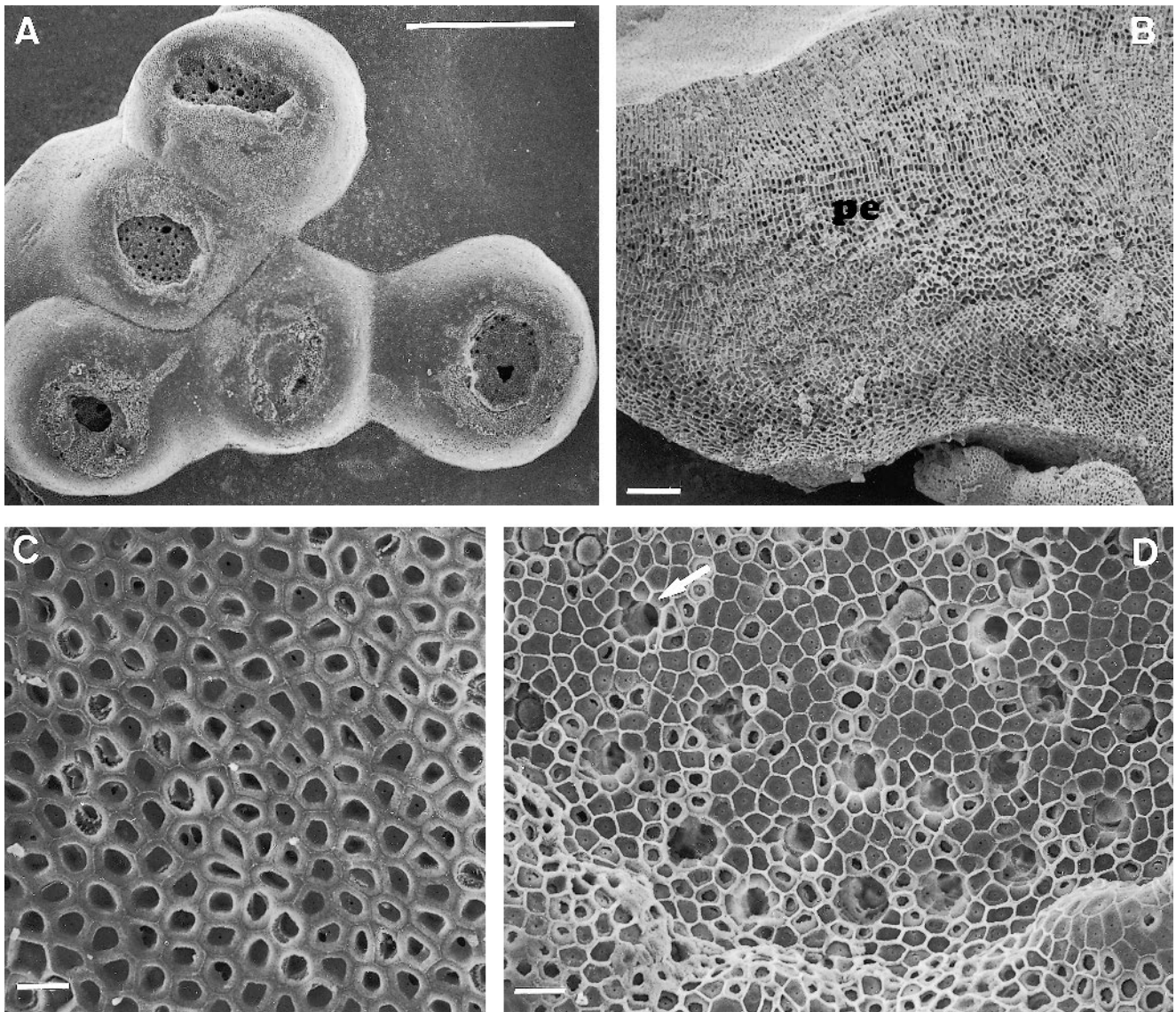


Figure 7. *Mesophyllum macroblastum*, Spécimen de Port Cros, France. MEB. **A.** Aspect des conceptacles asexués. **B.** Section longitudinale (*pe* : périthalle). **C.** Vue superficielle de l'épithalle. **D.** Dépression centrale d'un conceptacle asexué montrant les pores et leurs cellules en rosette (flèche). Echelles : A = 500 µm ; B = 100 µm ; C = 10 µm ; D = 15 µm..

Figure 7. *Mesophyllum macroblastum*, Specimen from Port Cros, France. SEM. **A.** External aspect of asexual conceptacles. **B.** Longitudinal section (*pe*: perithallus). **C.** Surface view of epithallus. **D.** Central depressed zone of an asexual conceptacle showing the pores and their rosette cells (arrow). Scale bars: A = 500 µm; B = 100 µm; C = 10 µm; D = 15 µm.

Les seuls organes de reproduction observés sur les spécimens de Méditerranée, sont des conceptacles asexués multipores formés au sein du périthalle. Souvent regroupés à la surface du thalle, ils ont une forme très remarquable. Formés sur de petites surélévations circulaires (Fig. 6B, 7A), ils comportent un bourrelet périphérique et un plateau central disposé en creux (Fig. 6E) où se localisent les pores. Ceux-ci sont entourés de files cellulaires peu différentes en coupe des cellules environnantes. En vue superficielle les

éléments terminaux de ces files apparaissent disposés en rosette de 8 à 9 cellules peu différentes des autres cellules de surface et affleurent à leur niveau (Fig. 6F, 7D).

(3) *Mesophyllum macedonis* Athanasiadis

Cette espèce, récemment reconnue (Athanasiadis, 1999a) a fait l'objet d'une description précise à l'aide des critères actuellement préconisés pour la définition des espèces au sein du genre. Nous ne l'avons pas rencontrée dans les col-

lections que nous avons examinées. *M. macedonis* est une espèce endémique de la Mer Egée, découverte à faible profondeur, en milieu sciaphile. Le thalle est encroûtant mais peu adhérent et faiblement attaché au substrat. Il est composé de lames horizontales disposées en quatre couches ou plus, superposées, de couleur rose, bordées de blanc. Il peut donc *a priori* ressembler à d'autres espèces de *Mesophyllum* méditerranéennes. Son envergure maximum observée serait de 7 cm.

Les lames ont de 100 à 170 µm d'épaisseur. L'hypothalle n'y est, semble-t-il, jamais coaxial ; le périthalle est réduit à deux à trois couches de cellules ; ses initiales, bien que de taille moyenne, sont très discernables après coloration. L'épithalle est constitué d'une couche de cellules de forme rectangulaire et paraissant très aplaties sur les illustrations données par l'auteur. Elles semblent arrondies sur les vues superficielles.

Les conceptacles asexués multipores constituent la seule manifestation d'une reproduction connue. Ils sont soit épars soit regroupés et proéminents. Leur forme non précisée paraît être en dôme sur les coupes. Leur plancher est directement au contact de l'hypothalle. Les pores sont nombreux, jusqu'à cent par plateau fertile. Ils sont entourés de 4 à 6 files de cellules étroites et plus allongées que les autres cellules du toit du conceptacle. En vue superficielle les plus externes se disposent en une rosette de 4 à 6 cellules plus larges que les cellules environnantes.

Par l'ensemble de ces caractères *M. macedonis* ne peut être confondu avec aucune des quatre espèces précédemment décrites.

Discussion - Conclusion

Le genre *Mesophyllum* apparaît ainsi représenté sur les côtes européennes par cinq espèces. Pour deux d'entre elles (*M. expansum*, *M. macedonis*) les caractères de la reproduction sexuée ne sont pas connus. *M. macedonis* est de distribution géographique restreinte compte tenu des connaissances actuelles. Les cinq espèces sont souvent foliacées au moins pour certaines de leurs formes et de ce fait très ressemblantes morphologiquement, ce qui explique les longues confusions et incertitudes recensées dans la littérature. Leur écologie, leur distribution bathymétrique, qui semble vaste, leur répartition biogéographique demeurent à préciser à l'aide de révisions des récoltes mentionnées dans les travaux de biocénotique.

Si les espèces apparaissent maintenant bien identifiées, leur appartenance au genre *Mesophyllum* n'est pas complètement démontrée au moins pour deux d'entre elles dont la reproduction sexuée n'est pas connue. La définition du genre, retypifié en 1986 (Woelkerling & Irvine, 1986) a été progressivement affinée par différents auteurs lorsque le nombre des espèces étudiées s'est accru. Woelkerling (1988)

rappelle que 147 espèces actuelles lui ont été attribuées, dont beaucoup demandent à être réexaminées. Le travail de Keats & Chamberlain (1994) montre combien le genre demeure actuellement encore insuffisamment connu. Lors de sa création (Lemoine, 1928), il regroupait des Mélobésioideae possédant un hypothalle coaxial. Il semble que ce caractère ne soit pas nécessairement permanent au sein d'un même individu (*M. alternans*) et Woelkerling & Harvey (1993) ont proposé de moduler quelque peu sa prise en compte. Poursuivant plus avant dans ce sens, Athanasiadis (1999a) range dans le genre un taxon (*M. macedonis*) à hypothalle toujours non coaxial. Sont également pris en compte dans la définition anatomique des *Mesophyllum*, la taille des cellules initiales hypo- ou périthalliennes, toujours supérieure ou égale à celle des cellules végétatives sous-jacentes, ainsi que la forme des cellules épithalliennes qui sont, vues en coupe, toujours arrondies ou aplaties.

Si les gamétophytes sont rarement représentés, les tétrasporophytes sont beaucoup plus fréquents. Keats & Chamberlain (1994) constatant que certains caractères de l'architecture des conceptacles multipores sont particulièrement stables et constants, ont proposé sur ces bases une meilleure définition des espèces. Ces caractères se sont révélés particulièrement discriminants dans le cas du présent travail. Ils associent morphologie externe des conceptacles et disposition à la fois interne et externe des files cellulaires bordant les pores. L'on peut alors, combinant les caractères de l'anatomie et de la reproduction asexuée, proposer une aide efficace pour l'identification des espèces. Dans le cas des espèces européennes (Tableau 1), souvent foliacées et de ce fait longtemps confondues, la morphologie externe demeure un critère insuffisant et le recours à la microscopie électronique à balayage, maintenant bien répandue, est nécessaire.

M. expansum, possède un ensemble de caractères qui le distinguent bien de *M. lichenoides* avec lequel il est pourtant encore confondu. Ce sont en particulier : l'importance du développement de l'hypothalle et ses variations, la petite taille des initiales périthalliennes, le fort développement du périthalle, la forme des conceptacles asexués ainsi que l'architecture de leurs pores.

Le genre *Mesophyllum* avait longtemps été considéré comme un genre des mers tropicales et tempérées chaudes. Adey (1970) a montré qu'il est particulièrement diversifié dans l'hémisphère austral. Cependant, il lui attribuait une prépondérance dans les régions froides de cet hémisphère qui n'est pas confirmée par les travaux récents. Dans l'hémisphère nord, parmi les espèces européennes, *M. macedonis* est une endémique de la Mer Egée, *M. expansum* et *M. alternans* connues de Méditerranée ont aussi été rencontrées dans l'Atlantique tempéré chaud, la première au Maroc, la seconde à Biarritz. Seul *M. lichenoides* remonte jusqu'en Ecosse. La présence dans l'Arctique d'espèces

attribuables au genre *Mesophyllum* n'est pas actuellement confirmée (Athanasiadis, 2001).

Les résultats de notre travail font ressortir deux points importants.

1 - les investigations réalisées depuis deux décennies au sein des collections anciennes ont permis une redéfinition des types et fourni la base indispensable pour une meilleure connaissance des espèces récoltées sur le terrain ;

2 - il est nécessaire d'étendre les investigations actuelles à un plus grand nombre de taxons afin d'affiner, sur les mêmes bases, la définition des genres et mieux connaître les variations de leurs caractères. Il sera alors possible d'offrir un plus vaste choix d'exemples représentatifs pour des études de biologie moléculaire tant phylogénétiques que taxinomiques.

Remerciements

Ces résultats n'ont pu être obtenus que grâce à de nombreuses contributions. Nous avons bénéficié du don par J. Feldmann de sa collection de Corallinales, notamment de ses récoltes effectuées en juillet 1962 au cours d'une mission à bord du N. O. Vinaretta Singer en Corse. Cette collection est actuellement déposée au MNHN (PC). Les récoltes de J. Picard, d'E. Coppejans et C. Rodriguez-Prieto ont fourni des données complémentaires importantes. A Roscoff nous avons reçu l'aide de J. Sourimant pour l'obtention et le tirage des vues au microscope électronique à balayage, celle de G. Omnes, de J. Orillon et de H. Ronné pour le tirage des autres clichés. L'étude des échantillons-types a été rendue possible par les prêts communiqués par le Dr Sivertsen pour ceux de la collection Foslie (TRH) et par le Pr Prud'homme van Reine pour ceux de la collection Philippi (L). Nous remercions également la direction du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (PC) et plus particulièrement Bruno de Reviers qui nous ont offert l'accès aux collections tant de l'herbier général que des types. Enfin ce travail a été réalisé dans le cadre de la convention d'échanges entre le Consejo Nacional de Investigaciones Cientificas y Tecnicas d'Argentine et le Centre National de la Recherche Scientifique en France.

Références

- Adey W.H. 1970. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, 1: 1-46.
- Adey W.H. & Adey P. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinales of the British Isles. *British Phycological Journal*, 8: 343-407.
- Athanasiadis A. 1999a. *Mesophyllum macedonis*, nov. sp. (Rhodophyta, Corallinales), a putative Tethyan relic in the North Aegean Sea. *European Journal of Phycology*, 34: 239-252.
- Athanasiadis A. 1999b. The taxonomic status of *Lithophyllum stictaeforme* (Rhodophyta, Corallinales) and its generic position in light of phylogenetic considerations. *Nordic Journal of Botany*, 19: 735-746.
- Athanasiadis A. 2001. Lectotypification of *Lithophyllum arcticum* (Corallinales, Rhodophyta) and a study of its relationships within the Melobesioideae. *Nordic Journal of Botany*, 21: 93-112.
- Babbini L. & Bressan G. 1997. Recensement des Corallinacées de la Mer Méditerranée et considérations phytogéographiques. *Bibliotheca phycologica*, 103 : 421 pp. (ed. Cramer : Berlin, Stuttgart).
- Boudouresque C.-F. & Verlaque M. 1978. Végétation marine de la Corse (Méditerranée). I. Documents pour la Flore des algues. *Botanica marina*, 21 : 265-275.
- Cabioch J. 1971. Etude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cahiers de Biologie Marine*, 12 : 121-186.
- Cabioch J. 1972. Etude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse ; conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cahiers de Biologie Marine*, 13 : 137-288.
- Cabioch J. 1988. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae - a reappraisal. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 42: 493-509.
- Cabioch J., Floc'h J.-Y., Le Toquin A., Boudouresque C.-F., Meinesz A. & Verlaque M. 1992. *Guide des Algues des Mers d'Europe*. Delachaux & Niestlé : Lausanne. 223 pp.
- Cabioch J. & Mendoza M.L. 1998. *Mesophyllum alternans* (Foslie) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta), a mediterraneo-atlantic species, and new considerations on the *Lithothamnion philippi* Foslie complex. *Phycologia*, 37: 208-221.
- Foslie M. 1897. On some Lithothamnium. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, 1897 (1): 1-20.
- Furnari G., Cormaci M. & Alongi G. 1996. *Lithophyllum frondosum* (Dufour) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta): the species to which Mediterranean "*Pseudolithophyllum expansum*" should be referred. *European Journal of Phycology*, 31: 117-122.
- Hamel G. & Lemoine M. 1953. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, VII : 15-136.
- Harvey W.H. 1846-1851. *Phycologia Britannica*. Vol.2, pl. 73. Reeve & Benham: London.
- Holmgren P. K., Holmgren N. H. & Barnett L. C. 1990. Index Herbariorum. Pt I. The Herbaria of the World. (Koeltz Scientific Books: Königstein) 693 pp. (*Regnum Vegetabile* vol. 120).
- Irvine L.M. & Chamberlain Y.M. 1994. *Seaweeds of the British Isles*. Vol. 1: Rhodophyta. Part 2B: Corallinales, Hildenbrandiales. HMSO: London. 276 pp.
- Keats D.W. & Chamberlain Y.M. 1994. Two melobesoid coralline algae (Rhodophyta, Corallinales), *Mesophyllum erubescens* (Foslie) Lemoine and *Mesophyllum funafutiense* (Foslie) Verheij from Sodwana Bay. *South African Journal of Botany*, 60: 175-190.
- Lemoine M. 1924. Corallinacées du Maroc I. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles du Maroc*, 4 (n° 5 et 6) : 113-134.

- Lemoine M. 1928.** Un nouveau genre de Mélobésiées : *Mesophyllum*. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **75** : 251-254.
- Philippi R.A. 1837.** Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Archiv für Naturgeschichte*, **3** : 387-393.
- Printz H. 1929.** M. Foslie: Contributions to a monograph of the Lithothamnia. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab Museet*, Trondheim. 60 pp + 75 Pls.
- South G.R. & Tittley I. 1986.** A checklist and Distributional Index of the Benthic Marine Algae of the North Atlantic Ocean. Hunstman Marine Laboratory and British Museum (Natural History), St. Andrews and London. 76 pp.
- Woelkerling W.J. 1983.** A taxonomic reassessment of *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R. A. Philippi's original collections. *British Phycological Journal*, **18**: 299-328.
- Woelkerling W.J. 1988.** *The coralline red algae: An analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. British Museum (Natural History)/ Oxford University Press. 268 pp.
- Woelkerling W.J. 1993.** Type collections of Corallinales (Rhodophyta) in the Foslie herbarium (TRH). *Gunneria*, **67**: 1-289.
- Woelkerling W.J. & Harvey A. 1993.** An account of southern Australian species of *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany*, **6**: 571-637.
- Woelkerling W.J. & Irvine L.M. 1986.** The neotypification and status of *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia*, **25**: 379-396.
- Woelkerling W.J. & Lamy D. 1998.** *Non-geniculate Coralline Red Algae and the Paris Museum: Systematics and Scientific History*. Publications Scientifiques du Muséum/A.D.A.C., Paris, 767 pp.
- Woelkerling W.J., Penrose D. & Chamberlain Y. M. 1993.** A reassessment of type collections of non-geniculate Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta) described by C. Montagne and L. Dufour, and of *Melobesia brassica-florida* Harvey. *Phycologia*, **32**: 323-331.
- Woelkerling W.J. & Verheij E. 1995.** Type collections of nongeniculate Corallinales (Rhodophyta) in the Rijksherbarium, Rijksuniversiteit Te Leiden (L), the Netherlands. *Blumea*, **40**: 33-90.
- Womersley H.B.S. 1996.** *The Marine Benthic Flora of Southern Australia. Rhodophyta. Part IIIB. Gracilariales, Rhodymeniales, Corallinales and Bonnemaisoniales*. Australian Biological Resources Study, Canberra. 392 pp.