

03 JUIN 1994

Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines

Méditerranée
Espèces introduites
Algues
Phanérogames marines
Conséquences écologiques et économiques

Mediterranean
Introduced species
Marine algae
Seagrasses
Ecological and economic consequences

Marc VERLAQUE

Centre National de la Recherche Scientifique, Laboratoire de Biologie Marine et d'Écologie du Benthos, Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille Cedex 9, France.

Reçu le 29/04/93, révisé le 6/09/93, accepté le 13/09/93.

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude bibliographique est de faire le point sur le problème des introductions récentes de plantes en Méditerranée afin d'analyser les vecteurs, les modalités de propagation et les conséquences éventuelles sur l'environnement et sur les activités humaines. 95 cas (94 algues macroscopiques et une phanérogame marine) sont inventoriés et discutés. Trois principales voies d'introduction apparaissent : le trafic maritime, le canal de Suez et l'aquaculture. L'apparition récente de *Caulerpa taxifolia* sur notre littoral a attiré l'attention sur une nouvelle source potentielle : les aquariums. Parmi les acclimations réussies, les espèces tempérées froides atlantiques et pacifiques semblent pour l'instant se cantonner au nord de la Méditerranée (Golfe du Lion, Adriatique), alors que plusieurs végétaux d'origine tropicale ou sub-tropicale colonisent déjà de larges aires. Plusieurs algues introduites tendent à pulluler au détriment de la végétation méditerranéenne. Contrairement à certains cas d'introductions terrestres, aucune phase d'effondrement n'a été constatée en Méditerranée ; par contre des fluctuations importantes de populations semblent exister dans les lagunes côtières. Au niveau économique, jusqu'à présent, les deux activités les plus touchées par le phénomène sont l'aquaculture et la pêche. Avec la disparition progressive des frontières européennes, le développement mondial de l'aquaculture et la multiplication des aquariums géants, le transfert d'organismes marins vivants va devenir une activité de routine et les risques de nouvelles introductions vont considérablement s'accroître en Méditerranée. Seule une législation internationale, établie entre tous les pays riverains, pourra limiter les problèmes.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 1, 1-23.

ABSTRACT

Checklist of introduced plants in the Mediterranean: origins and impact on the environment and human activities

This review addresses the problem of recently introduced plants in the Mediterranean in order to analyse their vectors, the dispersal processes and the possible ecological and economic consequences. Ninety-five cases (94 macroscopic algae and one seagrass) are listed and discussed. Three major routes of access into the Mediterranean are indicated: shipping, the Suez canal and aquaculture. The recent introduction of *Caulerpa taxifolia* along our coasts has called



attention to a new potential source: aquaria. Among the successful acclimatizations, cold-temperate Pacific and Atlantic species remain confined to the north of the Mediterranean (Gulf of Lions, Adriatic), whereas some tropical or sub-tropical plants colonize large areas. Some introduced algae proliferate to the detriment of the indigenous Mediterranean vegetation. In contrast with some terrestrial introductions, no population crash has been observed in the Mediterranean, although some notable fluctuations seem to occur in coastal lagoons. From an economic point of view, the two activities most affected by this phenomenon are aquaculture and fishing. With the gradual disappearance of European frontiers, the worldwide development of marine cultures and the multiplication of giant Seaworlds, the transfer of live marine organisms will become routine and the risk of new introductions will considerably increase in the Mediterranean. Only international legislation, established by the countries of the littoral, will be able to control these problems.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 1, 1-23.

INTRODUCTION

Très tôt, du fait de sa propension à se déplacer, l'Homme est apparu comme un agent volontaire ou involontaire d'introduction d'espèces, comme en témoigne l'origine exotique d'un grand nombre de nos plantes cultivées. Lent et fortement aléatoire pendant des millénaires, ce phénomène s'est brusquement accéléré à la fin du XIX^{ème} siècle avec l'avènement de la société industrielle. L'acclimatation d'un organisme «exotique» dans une région, si elle n'échoue pas comme dans la plupart des cas, peut passer complètement inaperçue. Parfois, cependant, l'intrus devient rapidement envahissant, au détriment de l'écosystème récepteur. Dans les milieux terrestres et dulçaquicoles, les conséquences de ces introductions sont telles, en termes de pertes économiques et de dommages environnementaux, qu'une importante littérature leur a été consacrée (Mooney et Drake, 1986 ; Drake *et al.*, 1989 ; Pieterse et Murphy, 1990 ; Groves et di Castri, 1991, pour ne citer que les plus récents). En eau douce, les plantes envahissantes les plus redoutables se caractérisent en général par une croissance rapide et une intense multiplication végétative (Cook, 1990 ; Pieterse, 1990). Inoffensives et souvent discrètes dans leur contrée d'origine, elles connaissent un développement exubérant dans leurs nouveaux territoires. Des phénomènes d'eutrophisation peuvent favoriser ces pullulations, mais c'est loin d'être une règle (Joyce, 1992). En fait, il suffit que l'intrus soit plus tolérant, croisse et se multiplie plus vite que les espèces autochtones pour qu'il les supplante rapidement, d'autant qu'il se trouve, en général, libéré de leurs ennemis habituels (maladies, parasites, prédateurs et compétiteurs). En mer, les premières introductions spectaculaires sur le littoral atlantique et en Méditerranée sont constatées à l'orée du XX^{ème} siècle. Rapidement, les problèmes se précisent avec l'accélération du phénomène et l'arrivée d'organismes néfastes pour les espèces indigènes et pour les activités humaines (germes pathogènes, parasites, compétiteurs ou prédateurs). Parmi les espèces introduites, les algues marines benthiques tiennent une place honorable. Hormis quelques très rares exceptions, les capacités naturelles de dispersion de ces

végétaux sont limitées (van den Hoek, 1987) et l'apparition brutale d'une algue loin de sa région d'origine résulte en général d'une introduction. Bien que le transport naturel d'algues sur bois flottants ait été envisagé pour certaines colonisations lointaines, la plupart d'entre elles ont une origine anthropique. Plusieurs synthèses ont déjà été consacrées aux espèces marines introduites en Europe (Anonyme, 1972 ; 1982 ; ICES, 1992). Farnham (1980) fait le bilan des algues apparues depuis peu dans le sud de l'Angleterre. Dizerbo (1984) traite des végétaux introduits sur le littoral armoricain. Rueness (1989) évoque les problèmes écologiques posés par l'acclimatation et l'extension en Europe des algues accidentellement importées avec les huîtres japonaises. Un important inventaire des végétaux marins introduits sur les côtes des pays de l'Atlantique Nord a récemment été réalisé par Wallentinus (1992 *a*). En Méditerranée, Zibrowius (1991) considère, de façon non exhaustive, la flore et surtout la faune, et dresse la liste suivante des vecteurs d'introduction :

- le trafic maritime et les activités «offshore» qui assurent le transports, soit sur la coque des navires et sur les structures remorquées (salissures ou «fouling»), soit dans l'eau ou, pour les temps anciens, sur le sable et les roches utilisés comme ballast ;
- le canal de Suez ;
- l'importation dans un but d'élevage ou de culture ;
- le transport accidentel lors des importations précédentes ;
- le rejet d'organismes vivants importés pour d'autres usages (consommation, appâts, conditionnement, recherche scientifique, aquariums).

Nous nous proposons ici d'inventorier la plupart des plantes susceptibles d'avoir été introduites en Méditerranée (Mer Noire exclue). Seuls les végétaux macroscopiques (algues et phanérogames) sont pris en compte. Notre objectif est d'analyser : les différentes sources d'importation, la cinétique de propagation en Méditerranée, les causes et le degré de réussite des taxons ainsi que leur impact sur l'environnement et les activités humaines. Au préalable, se pose le problème de la mise en évidence d'une introduction.

CRITERES D'IDENTIFICATION D'UNE INTRODUCTION

Une espèce est qualifiée d'introduite lorsque son apparition dans une région résulte directement ou indirectement d'une activité humaine (Carlton, 1985). En mer, il a fallu attendre la fin du XIX^{ème} siècle pour que les connaissances en systématique et en biogéographie permettent l'identification d'une introduction. On peut penser que la plupart des organismes à large valence écologique qui avaient vocation d'être introduits par le trafic maritime l'avaient déjà été depuis longtemps. Il est probable qu'aujourd'hui, beaucoup d'espèces de salissures qui ont une répartition mondiale, correspondent à des introductions anciennes (Carlton, 1989). Pour les algues, ce pourrait être le cas pour des Ectocarpaceae et pour certaines algues vertes (Chaetophorales, *Cladophora*, Ulvales) ou rouges (Protofloridae, *Audouinella*). Pour les autres, il faut, comme le soulignait Sauvageau (1918), une circonstance fortuite, le passage d'un algologue, pour que leur présence nous soit révélée. En Méditerranée, il n'est pas rare de découvrir des taxons nouveaux pour la flore. Le problème est de déterminer leur identité et leur origine. Par définition, l'espèce doit être nouvelle pour la région. Les inventaires systématiques sont donc des outils précieux. Nous avons considéré celui de Ribera *et al.* (1992) pour les algues brunes, celui de Gallardo *et al.* (1993) pour les vertes, ainsi que plusieurs travaux plus régionaux. L'étude des aires de distribution est riche en information. Ainsi, la découverte récente en Méditerranée de plusieurs algues du proche Atlantique n'illustre sans doute que les progrès de nos connaissances sur la flore de la région. Citons, dans l'ordre chronologique : *Hildenbrandia canariensis* Boergesen (Boudouresque et Verlaque, 1978), *Laurencia microcladia* Kützing et *Polystrata fosliei* (Weber van Bosse) Denizot (Verlaque, 1981), *Peyssonnelia immersa* Maggs et Irvine (Athanasiadis, 1987) *Ralfsia expansa* (J. Agardh) J. Agardh (Boddi, 1987-1988). *Polysiphonia sphaerocarpa* Boergesen (Verlaque, 1989), *Chaetomorpha pachynema* (Montagne) Montagne in Kützing (Cremades, 1989), *Hildenbrandia occidentalis* Setchell in Gardner (Rull Lluh *et al.*, 1991), *Stichothamnion cymatophilum* Boergesen (Sartoni, 1992). Ce pourrait également être le cas pour l'*Antithamnion ogdeniae* Abbott, une espèce décrite des Iles Vierges et retrouvée en divers points de Méditerranée (fig. 1). Les affinités floristiques du lieu de récolte sont à prendre en considération. Ainsi, la flore atlantique lusitano-méditerranéenne de Messine (Sicile) résulte non d'une introduction récente mais des conditions hydrologiques et courantologiques qui règnent dans cette région (Cinelli, 1981 ; 1985 ; Giaccone *et al.*, 1985). Inversement, l'existence d'une aire très disjointe peut plaider en faveur d'une arrivée récente. Dans le cas d'espèces nouvelles pour la science, l'appartenance à un groupe taxinomique inconnu en Méditerranée et dans l'Atlantique Nord peut, associée à d'autres critères, indiquer une introduction récente. Avec le progrès des connaissances, les interprétations évoluent, c'est le cas par exemple pour *Acetabularia parvula* Solms-Laubach

(fig. 2) considérée successivement comme une endémique méditerranéenne, une migrante de Mer Rouge, puis comme une relique de la Téthys. Une espèce introduite se distingue souvent des populations d'origine par certaines particularités morphologiques, biologiques ou écologiques. Au Japon, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt est plutôt discrète, avec une hauteur maximale de 1,5 m et une niche écologique réduite, alors qu'en Europe c'est une algue envahissante à large valence écologique et qui peut atteindre 10 m de hauteur (Rueness, 1989). Le même phénomène s'observe en Méditerranée avec l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh (Meinesz et Hesse, 1991). L'existence d'anomalies dans le cycle de reproduction peut également être le signe d'une introduction récente (Feldmann, 1957). Certaines variations résultent sans doute des nouvelles conditions qui règnent dans les territoires d'accueil. Les anomalies du cycle de développement et la dérive des caractéristiques spécifiques peuvent aussi être liées à la taille réduite de l'inoculat. L'analyse de la répartition et de la chronologie des signalisations peut être riche en informations. Parmi les critères en faveur d'une introduction, nous retiendrons :

- une première apparition en une ou plusieurs stations ponctuelles et disjointes ;
- la présence, à proximité de ces localités, d'une source potentielle d'introduction (port, installation aquacole...) ;
- la multiplication rapide des signalisations et l'existence d'un gradient dans l'importance des différentes populations ;
- pour chaque population, l'accroissement progressif de la densité pouvant aller jusqu'à une pullulation ;
- et surtout, la conjonction des deux derniers phénomènes (extension de l'aire et pullulation).

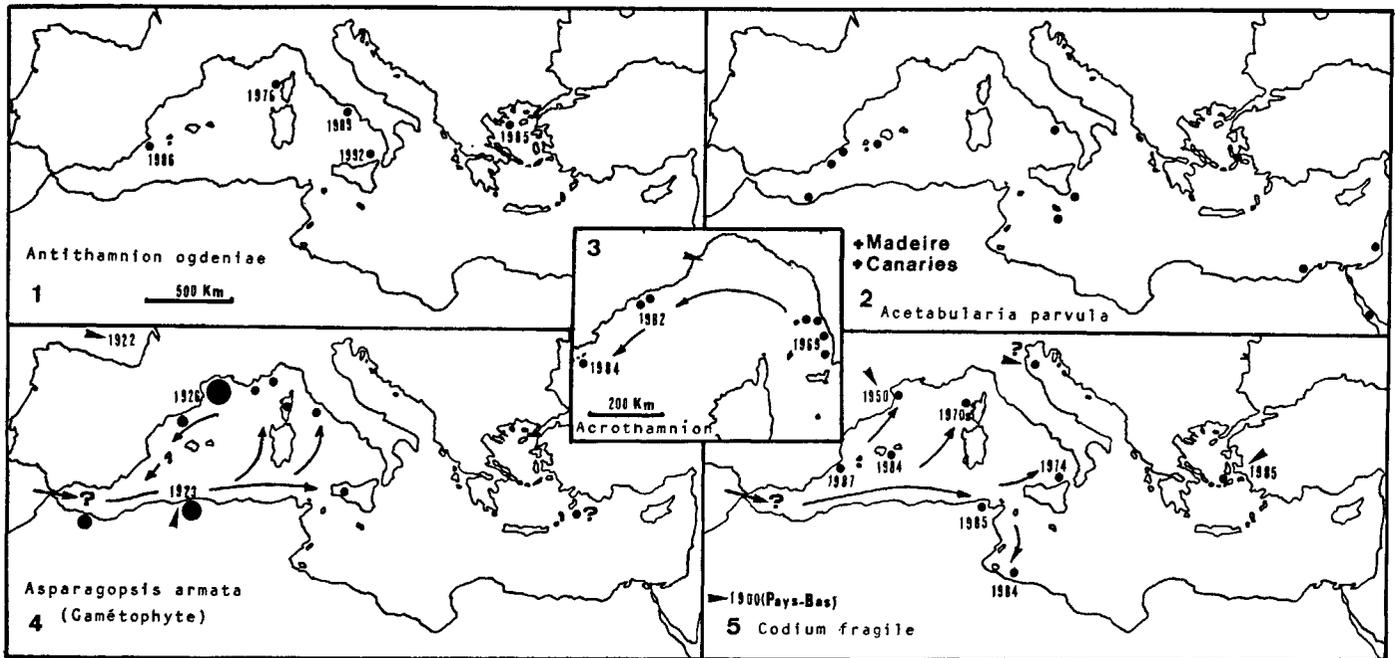
Plusieurs techniques d'estimation de la distance génétique entre les populations (expériences de croisement, hybridation DNA-DNA, analyse des complexes enzymatiques) peuvent également être mises en oeuvre. Par exemple, des expériences de croisement ont confirmé l'origine japonaise du *Sphaerotrichia divaricata* (C. Agardh) Kylin de l'étang de Thau [France (Peters *et al.*, 1992)]. De même, les hybridations DNA-DNA permettent une approche expérimentale extrêmement prometteuse de la biogéographie des algues. Ainsi Bot *et al.* (1989 *a et b* ; 1991) apportent une vision inédite et planétaire de la différenciation et de la diffusion du genre *Cladophora*.

Dans notre travail, nous avons retenu les introductions probables (fortement ou modérément) ainsi que les cas litigieux.

INVENTAIRE DES INTRODUCTIONS RÉCENTES

Trafic maritime et origine inconnue

Chaque taxon est présenté avec sa région probable d'origine. La première station en Méditerranée n'est pas forcément le point d'arrivée de l'espèce, elle peut simplement correspondre à une zone mieux étudiée que d'autres. Les algues cosmopolites ne sont pas prises en considération.



Figures 1 à 5

Cartes de distribution en Méditerranée.

1. *Antithamnion ogdeniae* (d'après Pizzuto et Serio, 1992, complété).
2. *Acetabularia parvula* (d'après Giraud, 1960 ; Cirik, 1978 ; Cinelli, 1979 ; Perez Ruzafa et Honrubia, 1984).
3. *Acrothamnion preissii* (d'après Cinelli *et al.*, 1984 ; Thélin, 1984).
4. *Asparagopsis armata* (gamétophyte) ; la taille des points illustre l'importance des populations.
5. *Codium fragile*.

Distribution maps in the Mediterranean.

1. *Antithamnion ogdeniae* (from Pizzuto and Serio, 1992, amended).
2. *Acetabularia parvula* (from Giraud, 1960 ; Cirik, 1978 ; Cinelli, 1979 ; Perez Ruzafa and Honrubia, 1984).
3. *Acrothamnion preissii* (from Cinelli *et al.*, 1984 ; Thélin, 1984).
4. *Asparagopsis armata* (gametophyte) ; population density is indicated by the size of the circles.
5. *Codium fragile*.

RHODOPHYCEAE

- *Acrothamnion preissii* (Boergesen) Wollaston (origine probable : indo-pacifique). Cinelli *et al.* (1984) dresse la carte de répartition de l'espèce (fig. 3). Apparemment introduit dans le port de Livourne (Cinelli et Sartoni, 1969), *A. preissii* s'est ensuite propagé vers le Nord-Ouest (Bianchi et Morri, 1993). En France, il a été récolté à Villefranche-sur-Mer (Boillot *et al.*, 1982) et à Port-Cros (Thélin, 1984). En 1992, il était commun à Menton (Verlaque, inédit). A l'instar de beaucoup d'espèces introduites, une fois installée, l'algue tend à pulluler (Cinelli *et al.*, 1984 ; Meinesz, communication personnelle).

- *Aglaothamnion feldmanniae* Halos (origine probable : Atlantique Nord). Les deux seules stations méditerranéennes étant deux grands ports : Livourne (Sartoni et Sarti, 1976) et Toulon (Verlaque, 1989), son introduction par le trafic maritime est hautement probable.

- *Antithamnion algeriense* Verlaque et Seridi (endémique ou origine indo-pacifique ?). Découverte depuis peu en Algérie (Verlaque et Seridi, 1991, sous le nom de *A. algeriensis*), l'algue vient d'être retrouvée sur l'île d'Alboran (Ribera

Siguan et Soto Moreno, 1992), puis aux îles Mèdes, au nord-est de l'Espagne, où elle tend à devenir commune (Ribera Siguan, communication personnelle). Ceci, allié à ses affinités taxinomiques exclusivement indo-pacifiques, plaide en faveur d'une arrivée récente en Méditerranée. L'espèce est à rechercher dans l'Indo-Pacifique.

- *Antithamnion ogdeniae* Abbott (indigène ou origine Atlantique tropical ?). Décrite des Iles Vierges (Abbott, 1979), l'espèce a été signalée pour la première fois en Méditerranée, en Corse, sous le nom d'*A. antillanum* Boergesen (Boudouresque et Verlaque, 1976 ; Verlaque 1990). Depuis, elle a été retrouvée sporadiquement dans tout le bassin méditerranéen [fig. 1 (Athanasiadis, 1985 ; Pizzuto et Serio, 1992)]. Son aire disjointe peut être le signe d'une introduction, cependant, d'après Athanasiadis (1990), *A. ogdeniae* pourrait être un synonyme récent de l'algue méditerranéenne décrite en 1842 par J. Agardh sous le nom de *Callithamnion decipiens*. Dans ce cas, nous serions simplement en présence d'une redécouverte tardive.

- *Antithamnionella ternifolia* (Hooker and Harvey) Lyle [= *A. sarniensis* Lyle (origine probable : hémisphère

Sud]]. Contrairement à l'avis de Magne (1991), qui la range parmi les endémiques nord-atlantiques, cette algue possède plusieurs caractéristiques qui font penser à une introduction en Europe : présence dans le Pacifique et dans l'Atlantique Sud (Athanasiadis, 1990 ; Magne, 1991), existence d'anomalies lors de la reproduction (Magne, 1986 *a* et *b*) et développement exubérant dans l'Atlantique (L'Hardy Halos, 1968 ; Magne, 1991). Cette hypothèse avait d'ailleurs été évoquée très tôt après sa description (Sauvageau, 1925 *b*). En Méditerranée, nous n'avons trouvé qu'une seule signalisation en France : port de Toulon [Var (Verlaque et Tine, 1981)]. Il vient d'être retrouvé dans le département des Bouches-du-Rhône [Cassis (Verlaque, inédit)].

- *Asparagopsis armata* Harvey et «*Falkenbergia rufolans*» *stadium* (origine probable : Australie). *A. armata* est un des exemples classiques d'introduction d'algues exotiques en Europe (Feldmann et Feldmann, 1942). La première signalisation européenne du sporophyte («*Falkenbergia stadium*») a été réalisée à Guéthary (Atlantique) en 1922, peu avant la découverte du gamétophyte en 1925 (Sauvageau, 1925 *a* et *b*). Presque simultanément, ce dernier a fait son apparition en Algérie en 1923 (Sauvageau, 1925 *b*), puis dans les Pyrénées-Orientales, à Banyuls, en 1926 (Hamel, 1926). Très rare au moment de sa découverte, l'espèce devient abondante dès 1927 (conférence inédite de J. Feldmann, 1975, Leningrad). Aujourd'hui le gamétophyte est commun en Algérie, en Espagne et dans le sud-ouest de la France (jusqu'au Var, à l'Est), alors que dans le reste du bassin occidental (Corse, Italie) il demeure très rare. En Tunisie, il n'a été signalé que sur la côte Nord (Ben Maiz *et al.*, 1987 *a*). Dans la haute Adriatique, Giaccone (1978) cite l'espèce sans préciser la nature de ou des phases présentes. Il en va de même en Méditerranée orientale, où nous n'avons trouvé qu'une seule mention d'*A. armata* à l'île de Rhodes [Koussouris *et al.*, 1973 (fig. 4)]. Par contre, le sporophyte a été signalé dans l'ensemble de la Méditerranée, toutefois, comme le soulignent Diapoulis et Verlaque (1981), tous les «*Falkenbergia*» ne correspondent pas obligatoirement au sporophyte d'*A. armata*. Il pourrait s'agir dans certains cas du «*F. hillebrandii*», sporophyte de l'*Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevijan (Chihara, 1962), également présent dans cette région. *Asparagopsis armata* possède trois atouts précieux qui lui permettent d'étendre rapidement son aire de répartition : il est évité par les herbivores, ses deux phases peuvent se multiplier végétativement, et son stade «*Falkenbergia*» a la capacité de se reproduire par des spores apoméiotiques (Feldmann, 1957). Le transport à longue distance doit être assuré par les bateaux (Svedelius, 1933). Actuellement, sur notre littoral, «*Falkenbergia*» est présent toute l'année dans tout l'étage phytal, ce qui fait de l'*A. armata*, algue apparue depuis moins d'un siècle en Méditerranée, une des espèces les plus fréquentes du bassin nord occidental ! Dans le Golfe du Lion, *Asparagopsis* et «*Falkenbergia*» pullulent saisonnièrement (fin hiver-printemps) et aucun signe de régression n'a pu être observé à ce jour.

- *Bonnemaisonia intricata* (C. Agardh) Silva et «*Trailliella intricata*» *stadium* (origine probable : Japon). La date d'apparition de l'algue en Europe reste indéterminée en

raison d'une confusion entre le stade «*Trailliella*» (sporophyte) et le genre *Spermothamnion*. Les premières récoltes attestées ont été réalisées dans l'Atlantique («*Trailliella*» : 1890, île de Wight ; *Bonnemaisonia* : 1893, Cornouailles) (cf. Dixon et Irvine, 1977). En Méditerranée, le sporophyte a été découvert pour la première fois à la Galite, en Tunisie (Petersen, 1918). Depuis, il a été retrouvé dans l'ensemble du bassin occidental. Par contre, le gamétophyte semble n'avoir été vu qu'au sud de l'Espagne, près de Gibraltar (Conde et Seoane Camba, 1982 *a* et *b*). En Europe, la reproduction ne semble pas se dérouler normalement. Les individus mâles et les carpospores longtemps absents (Feldmann et Feldmann, 1942) restent aujourd'hui rarissimes, ce qui laisse supposer une propagation par bouturage ou par spores apoméiotiques (Dixon et Irvine, 1977).

- *Botryocladia madagascariensis* G. Feldmann (origine probable : Afrique du Sud, Madagascar) : Sicile (Cormaci *et al.*, 1992).

- *Ceramium graecum* Lazaridou et Boudouresque (endémique ou origine australe ?). Les taxons les plus proches de cette algue décrite depuis peu en Grèce (Lazaridou et Boudouresque, 1992) se rencontrent uniquement dans l'hémisphère Sud (Afrique du Sud et Australie), ce qui pourrait plaider en faveur d'une arrivée récente en Méditerranée. L'espèce est à rechercher dans les autres régions de Méditerranée.

- *Ceramium strobiliforme* Lawson et John (origine probable : Afrique occidentale) : Sicile (Cormaci *et al.*, 1992).

- *Chondria collinsiana* Howe (indigène ou origine tropicale ?). Signalé en Mer Égée sur la base d'un seul spécimen stérile (Athanasiadis, 1987), il pourrait s'agir d'une confusion avec le *C. curvilineata*.

- *Chondria curvilineata* Collins et Hervey (indigène ou origine : Caraïbes ?). Depuis sa découverte en Corse en 1981 (Verlaque, 1987), *C. curvilineata* a été retrouvée en Égypte (Boudouresque *et al.*, 1983) et dans le Var (France).

- *Chondria polyrhiza* Collins et Hervey (indigène ou origine : Caraïbes ?). Signalé en Mer Égée sur la base d'un seul spécimen (Athanasiadis, 1987).

- *Goniotrichopsis sublittoralis* Smith (origine probable : Pacifique Nord-Est). L'espèce a été découverte simultanément dans la Manche et aux Baléares (Magne, 1992).

- *Hypnea cervicornis* J. Agardh (indigène ou origine subtropicale ?). Signalée pour la première fois aux Baléares (Gomez-Garreta *et al.*, 1979), cette espèce à affinités tropicales a été retrouvée en de nombreuses localités des deux bassins méditerranéens. Cormaci et Furnari (1988), qui l'ont récoltée à Syracuse, la considèrent comme une émigrée récente. Le genre *Hypnea* offre plusieurs cas d'introduction dans le monde (cf. migration lessepsienne et Russell, 1992).

- *Pleonosporium caribaeum* (Boergesen) Norris (origine probable : Antilles). L'espèce semble avoir atteint en premier lieu la région de Brest, où elle était déjà abondante au moment de sa découverte (Ardre *et al.*, 1982, sous le nom de *Mesothamnion caribaeum* Boergesen). En Méditerranée, ces auteurs la signalent dans le Var et les Alpes-Maritimes.

- *Plocamium secundatum* (Kützinger) Kützinger (origine probable : sub-antarctique) : Sicile (Cormaci *et al.*, 1991).

- *Polysiphonia setacea* Hollenberg (origine probable : zone tropicale). En 1987, à Hyères (Var), une algue rouge apparaît et prolifère au point de gêner la pêche en colmatant les filets. Il s'agit du *Polysiphonia setacea*, espèce largement répandue dans toutes les mers chaudes (Verlaque, 1989). Depuis, nous l'avons retrouvée dans les Alpes-Maritimes et surtout en Corse où il commence à pulluler de façon inquiétante, recouvrant d'un «gazon» ténu tous les peuplements ombragés (tombants, mattes de posidonies, détritique côtier). Simultanément, sur la côte occidentale italienne, un autre *Polysiphonia* nouveau pour la Méditerranée, *P. cf. pseudovillum* Hollenberg, est signalé par Benedetti Cecchi et Cinelli (1989). Rapidement, les peuplements sont envahis (Airoldi et Cinelli, 1992). Il s'agit là aussi du *P. setacea* (Airoldi, communication personnelle). En Méditerranée, l'absence d'organes reproducteurs sexués et la rareté des tétraspores nous amènent à penser que l'algue se multiplie surtout par bouturage. Compte-tenu de ses origines tropicales, elle devrait connaître un essor important dans les provinces chaudes de Méditerranée : région centro-occidentale (Baléares, bloc cyrno-sarde) et bassin oriental.

- *Rhodothamniella codicola* (Boergesen) Bidoux et Magne (origine probable : îles Canaries). Deux arguments plaident en faveur d'une introduction récente en Méditerranée (Bidoux et Magne, 1989). Le premier, c'est que l'algue semble actuellement cantonnée dans le bassin occidental. Le second, c'est qu'elle a été découverte en Méditerranée fixée sur les *Codium fragile* apparus sur la côte des Albères après la deuxième guerre mondiale (*cf. infra*).

- *Solieria filiformis* (Kützinger) Gabrielson (origine probable : Atlantique tropical et sub-tropical). Une seule station dans une lagune du sud de l'Italie (Tarante) où l'algue, libre sur le fond, est abondante et ne produit que des tétraspores (Cecere, 1990 ; Cecere et Perrone, 1990).

ULVOPHYCEAE

- *Codium fragile* (Suringar) Hariot var. *tomentosoides* (Van Goor) Silva (origine probable : Japon, Burrows, 1991). Découverte en Europe (Pays-Bas) en 1900 (Silva, 1957), l'algue a probablement pénétré en Méditerranée, au cours de la deuxième guerre mondiale, fixée sur les navires en provenance de l'Atlantique. En 1946, *C. fragile* était déjà commun à Banyuls (conférence inédite de J. Feldmann, 1975, Leningrad). Depuis, il s'est largement répandu en Méditerranée occidentale [fig. 5 (Delépine, 1959 ; Meslin, 1964)]. A l'Est, il a atteint la Sicile (Battiato *et al.*, 1980) et la Tunisie (Bizerte, Djellouli, 1987). L'espèce est présente dans la Haute et Moyenne Adriatique (Giaccone, 1978), notamment dans les installations conchylicoles italiennes (Giaccone, communication personnelle). Dans le bassin oriental, il vient d'être signalé dans la région ouest des côtes libyennes (Nizamuddin, 1991). Plus à l'Est, nous n'avons trouvé qu'une citation, en Turquie (Guner *et al.*, 1985). Aux États-Unis, hormis les processus naturels de propagation (gamètes, reproduction végétative et thalles flottants), Carlton et Scanlon (1985) recensent quatre pos-

sibilités de dispersion anthropique : les bateaux, le transfert de coquillages, les engins de pêche et le rejet d'individus utilisés pour l'emballage des appâts ou des produits de la pêche. Les localisations isolées de l'Adriatique et du bassin oriental correspondent probablement à des introductions par le trafic maritime et la conchyliculture. En Bretagne, dans le Golfe de Gascogne et en Méditerranée, seuls les individus femelles sont connus et la reproduction semble être uniquement parthénogénétique (Feldmann, 1956 ; Delépine, 1959). L'espèce est peu appréciée par les herbivores méditerranéens.

- *Codium taylori* Silva (origine probable : Atlantique tropical et sub-tropical) : Israël (Silva, 1960), Égypte, Alexandrie (Aleem, 1993).

Migration lessepsienne et pré-lessepsienne

Une seconde grande voie de pénétration en Méditerranée est apparue avec le creusement du canal de Suez en 1869. L'absence d'écluses et l'existence, la plus grande partie de l'année, d'un courant Sud-Nord ont favorisé très tôt, le passage d'espèces de la Mer Rouge vers la Méditerranée. Au début, les migrations étaient rares en raison de la forte salinité (68) des lacs Amers. Progressivement celle-ci baissa sous l'effet du courant. Actuellement, elle avoisine 41 et ne constitue plus une barrière sérieuse pour les organismes de Mer Rouge. Une autre entrave à la migration a disparu en 1965 avec la mise en eau du Grand Barrage d'Assouan. La diminution du débit du Nil a entraîné une augmentation de la salinité (31) dans le delta où débouche le canal (Por, 1978 ; Head, 1987). A présent, les conditions de température et de salinité qui règnent dans les deux régions limitrophes du canal sont comparables (18 à 28°C et 41 à 44 au nord de la Mer Rouge ; 16 à 30°C et 39 à la saison sèche, en Méditerranée, Godeaux, 1989).

Dans une importante synthèse, Por (1978) estime qu'environ 10 % des espèces du bassin levantin viennent de mer Rouge via le canal de Suez. Il les qualifie de migrants «lessepsiens». Les travaux récents semblent confirmer cette valeur (Por, 1990). Suivant les organismes, le passage a pu s'effectuer soit à la faveur du courant, soit avec les bateaux. De nombreux végétaux de l'Indo-Pacifique ont été découverts sur les côtes levantines. Sur la base de Por (1978), nous avons établi la liste des espèces susceptibles d'être des migrants, plus ou moins récents, de mer Rouge (s.l.n. : sous le nom de).

RHODOPHYCEAE

- *Acanthophora najadiformis* (Delile) Papenfuss (Aleem, 1948 ; s.l.n. *A. delilei* Lamouroux) ;

- *Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevijan ;

- *Audouinella sargassicola* (Boergesen) Garbary (Aleem, 1950 ; s.l.n. *Acrochaetium sargassicola* Boerg.) ;

- *Audouinella spatoglossii* (Boergesen) Garbary (Aleem, 1950 ; s.l.n. *Kylinia spatoglossii* Boerg. Aleem) ;

- *Audouinella subseriata* (Boergesen) Garbary (Aleem, 1950 ; s.l.n. *Acrochaetium subseriatum* Boerg.) ;

- *Chondria pygmaea* Garbary et Vandermeulen (Cormaci et al., 1992) ;
- *Gracilaria arcuata* Zanardini (Feldmann, 1931 ; Aleem, 1948) ;
- *Gracilaria cf. disticha* (J. Agardh) J. Agardh (Lipkin, 1972) ;
- *Halymenia ulvoidea* Zanardini (Aleem, 1993) ;
- *Hypnea esperi* Bory (Lipkin, 1972) ;
- *Hypnea hamulosa* Lamouroux (Reinbold, 1898 ; s.l.n. *H. valentiae* (Turner) Montagne ; Aleem, 1948 et 1993 ; s.l.n. *H. cornuta* (Kützinger) J. Ag.) ;
- *Hypnea harveyi* Kützinger (Aleem, 1993) ;
- *Hypnea nidifica* J. Agardh (Forti, 1928) ;
- *Liagora farinosa* Lamouroux ;
- *Lophocladia lallemandii* (Montagne) Schmitz (Petersen, 1918 ; Feldmann et Feldmann, 1938) ;
- *Rhodymenia erythraea* Zanardini (Aleem, 1948) ;
- *Sarconema filiforme* (Sonder) Kylin (Aleem, 1948 ; s.l.n. *S. furcellatum* Zanardini) ;
- *Sarconema scinaoides* Boergesen (Diapoulis et al., 1985) ;
- *Solieria dura* (Zanardini) Schmitz (Aleem, 1950).

FUCOPHYCEAE

- *Cystoseira myrica* (Gmelin) C. Agardh (une seule signalisation douteuse, Lipkin, 1972) ;
- *Padina boergeseni* Allender et Kraft (Ramon et Friedmann, 1965 ; s.l.n. *P. gymnospora* (Kützinger) Vickers) ;
- *Padina boryana* Thivy (Nizamuddin, 1981 ; s.l.n. *P. tenuis* Bory ; Aleem, 1993) ;
- *Spatoglossum asperum* J. Agardh (Lundberg, 1989), confusion probable avec *S. variable* ou *Stypopodium schimperi* car cette algue de l'Océan Indien n'existe pas en Mer Rouge (Papenfuss, 1968 ; Farghaly, 1980) ;
- *Spatoglossum variable* Figari et de Notaris (Aleem, 1948) ;
- *Stypopodium schimperi* (Buchinger ex Kützinger) Verlaque et Boudouresque (Mayhoub, 1989 ; Mayhoub et Billard, 1991 ; s.l.n. *S. zonale* (Lamouroux) Papenfuss).

ULVOPHYCEAE

- *Acetabularia calyculus* Quoy et Gaimard (Rayss, 1955 ; Lipkin, 1972) ;
- *Acetabularia parvula* Solms-Laubach (Aleem, 1948 ; s.l.n. *A. moebii* Solms-Laubach) ;
- *Caulerpa mexicana* (Sonder) J. Agardh (Rayss, 1941 ; s.l.n. *C. crassifolia* (Ag.) J. Agardh) ;
- *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh (Hamel, 1926 ; Aleem, 1992 ; 1993) ;
- *Caulerpa scalpelliformis* (R. Brown ex Turner) C. Agardh (Hamel, 1930 ; Carmin 1934) ;
- *Cladophora cf. patentiramea* (Montagne) Kützinger (Verlaque, inédit) ;

- *Cladophoropsis zollingeri* (Kützinger) Boergesen (Aleem, 1948) ;
- *Derbesia boergeseni* (Iyengar et Ramanathan) Mayhoub et «*Halicystis boergeseni*» stadium (Mayhoub, 1976 a et b).

PHANÉROGAME MARINE

- *Halophila stipulacea* (Forsskål) Ascherson (Fritsch, 1895).

Cette liste est sans doute incomplète en raison du caractère encore fragmentaire des connaissances sur les flores de Mer Rouge et de Méditerranée orientale. Par contre, les signalisations souvent ponctuelles et isolées d'espèces à la taxinomie difficile (*Hypnea*, Solieriaceae, Dictyotales) demandent à être confirmées par de nouvelles récoltes. Le cas du *Stypopodium schimperi* illustre les problèmes systématiques rencontrés lors de la découverte d'une algue inconnue : décrite d'abord comme une espèce nouvelle (*S. tubruquense*, Nizamuddin et Godeh, 1989), elle a été ensuite attribuée au *S. zonale* de l'Atlantique (Mayhoub et Billard, 1991), avant d'être reconnue comme étant une algue de Mer Rouge (Verlaque et Boudouresque, 1991). Très rapidement deux théories se sont affrontées au sujet de l'origine de ces espèces à affinités tropicales : celle d'une migration plus ou moins récente à partir de la Mer Rouge (migration «érythréenne» sensu Godeaux, 1989) et celle des espèces paléoméditerranéennes, reliques tertiaires de la Téthys. Dès les premières découvertes postérieures à 1869, date d'ouverture du canal, l'hypothèse d'une migration a été évoquée. Pour la flore, elle a été envisagée notamment par Aleem (1948 ; 1950 et 1951). Dans un second temps, des réserves furent émises. Selon Rayss (1941 ; 1954 ; 1955 ; 1959 a et b ; 1963), la grande majorité des algues concernées seraient des reliques tropicales de la Téthys. L'auteur appuie sa thèse sur une série d'arguments :

1) La flore méditerranéenne possède un cortège de paléoendémiques reliques de la Téthys (Giaccone et Geraci, 1989), telles que *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Ptilophora mediterranea* (Huvé) Norris, *Rissoella verruculosa* (Bertoloni) J. Agardh.

2) Des algues à affinités tropicales, présentes dans l'Indo-Pacifique, existaient déjà en Méditerranée avant le percement du canal de Suez. Ainsi, *Liagora farinosa* a été récolté en Turquie en 1808 (Rayss, 1941) et l'espèce pan-tropicale *Asparagopsis taxiformis* a été décrite d'Alexandrie (Égypte) en 1813.

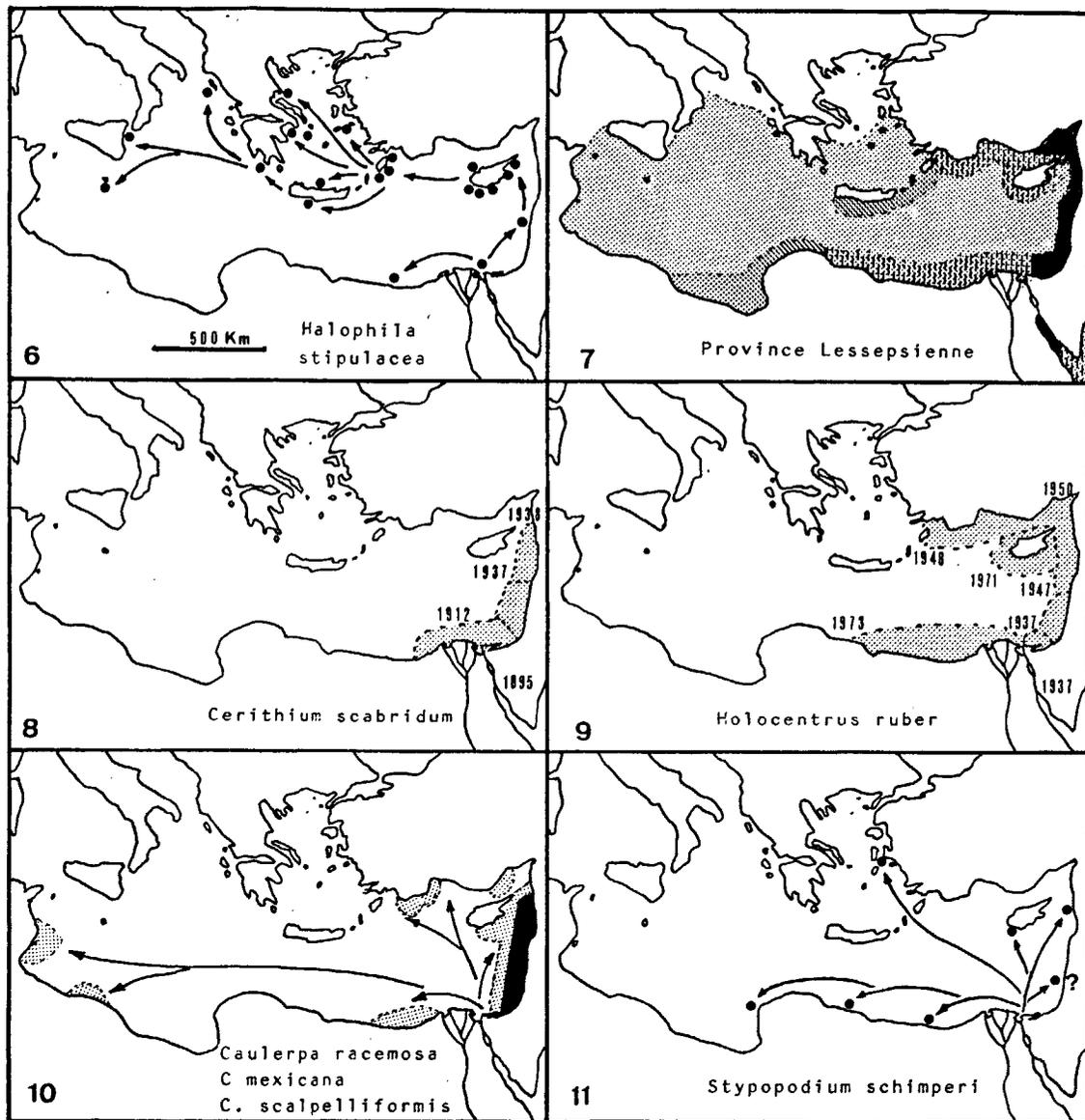
3) Des algues supposées lessepsiennes ont été, par la suite, retrouvées loin du bassin levantin, en Méditerranée occidentale et dans le proche Atlantique (Canaries, Madeire, Afrique), comme *Acetabularia parvula* (Rayss, 1955 ; Giraud, 1960 ; Cinelli, 1979), et *Rosenvingea intricata* (J. Agardh) Boergesen (Rayss, 1959 b).

4) Enfin, d'après Rayss (1959 b et 1963), les individus de Méditerranée présenteraient plus de ressemblances avec ceux des Indes orientales qu'avec ceux de Mer Rouge ; ce serait le cas pour les représentants des Solieriaceae (*Sarconema*, *Solieria*).

Depuis les années 1970, le passé mouvementé de la Méditerranée a été révélé par la paléo-océanographie (Rogl et Steininger, 1984), et l'hypothèse des reliques tertiaires a perdu beaucoup de sa force. Au Messinien, entre cinq et six millions d'années, le passage entre la Méditerranée et l'Atlantique s'est fermé à plusieurs reprises, entraînant un assèchement plus ou moins sévère du bassin méditerranéen. La plupart des organismes marins sont morts, et il est à présent admis que peu d'algues indo-pacifiques ont dû réussir à supporter ces crises de salinité (Por, 1978 ; Round, 1981). Celles qui se sont accommodées aux eaux hypersalées ou saumâtres de cette époque (« espèces messiniennes ») sont à rechercher aujourd'hui dans les lagunes littorales, les algues exclusivement marines de la Méditerranée actuelle étant, dans une large majorité, des arrivants d'âge pliocène et d'origine atlantique (Por, 1978 ; Por et Dimentman, 1985 ; Luning, 1990). On doit cependant admettre, pour les quelques paléoendémiques incontestables (*Posidonia*, *Ptilophora*, *Rissoella*), l'existence, pendant le Messinien, de zones « refuges » en Méditerranée ou dans des mers périphériques (Atlantique ou bassins aujourd'hui disparus). Les taxa à affinités tropicales de Méditerranée orientale qui se retrouvent dans le bassin occidental et/ou dans le proche Atlantique, tels que *Acanthophora najadiformis*, *Acetabularia calyculus*, *A. parvula*, *Asparagopsis taxiformis*, *Liagora farinosa*, *Lophocladia lallemandii* et *Rosenvingea intricata*, ont, selon nous, une bonne probabilité d'appartenir aussi à ce stock de reliques tertiaires. Tous les autres sont-ils pour autant des migrants lessepsiens ? Une nouvelle hypothèse a vu le jour avec les découvertes archéologiques réalisées en Égypte. A plusieurs reprises, dans les temps pharaoniques (premières dynasties), puis romains et arabes, l'homme a ouvert une voie navigable entre la Méditerranée et la Mer Rouge en faisant communiquer le golfe de Suez avec une branche du Nil (cf. Por, 1978). De là est née l'idée d'une migration pré-lessepsienne. Rayss (1941) rejette cette possibilité en raison du transit obligé dans les eaux douces du delta du Nil. Cette objection ne tient pas car beaucoup d'algues marines ont la capacité de supporter un bref séjour en eau douce. Hay et Gaines (1984) ont testé ces possibilités avec plusieurs Rhodophyceae des Caraïbes : *Acanthophora spicifera* (Vahl) Boergesen, *Centroceras clavulatum* (C. Ag. in Kunth) Montagne in Durieu, *Laurencia papillosa* (C. Agardh) Greville, *Hypnea musciformis* (Wulfen in Jacquin) Lamouroux, *H. spinella* (C. Agardh) Kützing et *Spyridia filamentosa* (Wulfen) Harvey in Hooker. Toutes supportent un séjour de plusieurs heures en eau douce. Un passage d'algues de Mer Rouge sur la coque des bateaux antiques est donc envisageable. Une autre possibilité, peut-être moins stressante, est le transport à bord des embarcations, soit fixé sur les pierres de ballast, soit pris dans des filets de pêche ou dans des nasses. Cette hypothèse de migration pré-lessepsienne a été évoquée pour certains poissons (Ormond et Edwards, 1987), pour la phanérogame *Halophila stipulacea* (Péres, 1967 ; Por, 1971) et l'algue rouge *Acanthophora najadiformis* (Aleem, 1948 ; s.l.n. *A. delilei*). Elle pourrait l'être également pour d'autres algues comme les *Caulerpa*. Ce processus, s'il s'avérait exact, constituerait sans doute le plus ancien

exemple d'introduction d'espèces marines par l'homme en Méditerranée.

En conclusion, hormis les quelques reliques tertiaires probables, il apparaît raisonnable de considérer les autres taxons recensés comme des migrants lessepsiens ou pré-lessepsiens, la distinction entre les deux n'étant évidente que pour les végétaux apparus récemment et encore en phase de colonisation, tels que *Stypopodium shimperi* (Mayhoub, 1989 ; Mayhoub et Billard, 1991 ; Verlaque et Boudouresque, 1991). Depuis la réduction du débit du Nil due à la mise en service du grand barrage d'Assouan (1965), les migrants de Mer Rouge ne sont plus gênés par de faibles salinités et le facteur critique pour leur extension semble être, à présent, la température. Les groupes qui ont le mieux réussi, comme les poissons et les crustacés décapodes, nous informent sur leurs possibilités d'extension en Méditerranée (Por, 1978 ; Ormond et Edwards, 1987). Au Nord, les limites se situeraient, d'une part, au voisinage d'une ligne hypothétique joignant Izmir, l'île d'Andispara et l'île d'Eubée (« *Andispara line* » sensu Por, 1978 et 1990), bien qu'il y ait des exceptions comme *Halophila stipulacea* [fig. 6 (Lipkin, 1975 a)] et, d'autre part, en Mer Ionienne, au voisinage d'une ligne joignant le golfe de Tarante (Italie) au sud de l'Albanie. A l'Ouest, le seuil siculo-tunisien paraît être une barrière naturelle difficile à franchir pour des raisons hydrologiques (température et salinité trop faibles) et courantologique (courant d'eau atlantique en provenance de Gibraltar). Por (1978 ; 1980) définit une province méditerranéenne « lessepsienne » (fig. 7) correspondant à la zone potentiellement accessible aux migrants de Mer Rouge. L'étude des cas les mieux documentés nous informe sur la cinétique de progression en Méditerranée. Por (1978) illustre plusieurs exemples pris dans la faune (fig. 8 et 9). Nous voyons que, quelle que soit l'extension de l'espèce dans le bassin levantin, son aire de répartition augmente de proche en proche suivant des routes bien précises : vers le Nord, le long des côtes du Moyen-Orient puis de Turquie et, dans une moindre mesure, vers l'Ouest (Afrique du Nord). Ce modèle est vérifié au niveau de la flore avec *Halophila stipulacea* (fig. 6), les *Caulerpa* (fig. 10) et *Stypopodium schimperi* (fig. 11). Sur le plan de la réussite, il ne fait aucun doute que les migrants de Mer Rouge ne restent généralement pas des espèces occasionnelles. Contrairement à divers exemples d'invasions pris dans la faune terrestre où, après une phase de croissance, voire de pullulation, on observe un effondrement des effectifs, beaucoup d'entre eux développent de grandes populations souvent dominantes et stables (Por, 1978 ; 1990). Safriel et Ritte (1986) ont émis l'hypothèse que, parmi les candidats à la migration, les espèces à stratégie « r » sensu Mac Arthur et Wilson (1967) seraient avantagées. Comme le souligne Por (1990), ceci mériterait une étude plus approfondie. D'ores et déjà, la réussite des migrants végétaux semble surtout liée à leur passage par le canal de Suez en quantité suffisante, à leur arrivée dans un environnement favorable, à leur compétitivité, à leur résistance au broutage (les *Caulerpa* et *S. schimperi* appartiennent au groupe d'algues évitées par les herbivores) et à l'existence de niches écologiques vacantes en Méditerranée orientale (Por, 1978 ; Sara, 1985 ; Head, 1987).



Figures 6 à 11

Cartes de distribution en Méditerranée orientale.

6. *Halophila stipulacea* (d'après Lipkin, 1975 a ; Biliotti et Abdelahad, 1990, complété).
7. La province lessepsienne ; l'importance relative des aires d'installation des migrants et leur extension en Mer Rouge sont indiquées par quatre densités de grisé (d'après Por, 1990).
8. *Cerithium scabridum* Philippi [Gastropoda (d'après Por, 1978)].
9. *Holocentrus ruber* [Forsskål (Pisces), d'après Por, 1978].
10. *Caulerpa racemosa* (gris clair), *C. mexicana* et *C. scalpelliformis* (gris foncé).
11. *Styopodium schimperi* (d'après Verlaque et Boudouresque, 1991).

Distribution maps in the eastern Mediterranean.

6. *Halophila stipulacea* (from Lipkin, 1975 a; Biliotti and Abdelahad, 1990, amended).
7. The Lessepsian Province; the relative importance of the areas of settlement of the migrants and of their staging areas in the Red Sea is indicated through four scales of shading (from Por, 1990).
8. *Cerithium scabridum* Philippi [Gastropoda (from Por, 1978)].
9. *Holocentrus ruber* [Forsskål (Pisces), from Por, 1978].
10. *Caulerpa racemosa* (light shading), *C. mexicana* and *C. scalpelliformis* (dark shading).
11. *Styopodium schimperi* (from Verlaque and Boudouresque, 1991).

La conchyliculture

Les premiers transferts de coquillages remontent à l'Antiquité. Déjà les Romains effectuaient des transplantations d'huîtres, *Ostrea edulis* Linnaeus, dans un but de grossissement ou d'ensemencement. Il faut cependant attendre le XIX^{ème} siècle pour que cette activité prenne son véritable essor le long des côtes européennes d'abord, puis, grâce à l'apparition des grands «steamers», entre les deux rives de l'Atlantique (Carlton, 1989 ; Utting et Spencer, 1992). En Méditerranée, des transferts d'huîtres de l'Adriatique ont été réalisés avant 1939 (Anonyme, 1972), mais ce n'est qu'à partir des années 1960 que les problèmes devinrent sérieux avec l'importation massive de *Crassostrea gigas* (Thunberg) du Pacifique [Japon, Colombie Britannique et Californie (Anonyme, 1972 ; 1982 ; Grizel et Héral, 1991)]. Huîtres et collecteurs abritent souvent de nombreux organismes et l'absence, l'inadaptation ou la mauvaise application des techniques de décontamination ont été à l'origine d'introductions involontaires. Elton (1958) le souligne en ces termes : «The greatest agency of all that spreads marine animals to new quarters of the World must be the business of oyster culture». Cette remarque s'applique également aux algues (Critchley et Dijkema, 1984). Ainsi, les installations conchylicoles de Méditerranée (fig. 12) constituent des «têtes de pont» à partir desquelles peuvent débarquer de véritables contingents d'espèces exotiques. Parmi les premières algues importées ou, du moins, diffusées avec les huîtres, nous avons *Codium fragile*, déjà évoqué précédemment, ainsi que *Colpomenia peregrina* (Sauvageau) Hamel. Originnaire du Pacifique, *C. peregrina* est apparu sur le littoral atlantique vers 1905 (Sauvageau, 1927). En Méditerranée, *C. peregrina* devait déjà exister dans l'étang de Thau (France) avant 1918 (Ville, 1968). Blackler (1967) mentionne un spécimen récolté à Naples en 1939, mais il faut attendre les années 1950-1960 pour que les signalisations se multiplient : 1956, Banyuls (Mendez Domingo, 1957) ; 1957, étang de Thau ; et de 1960 à 1967, Languedoc (Ville, 1968) ; 1964, Naples (Blackler, 1967) ; 1967, Algérie (Boudouresque et Boudouresque, 1969) ; et 1975, Port-Cros (France) (Coppejans, 1983). Il a été retrouvé à Marseille (Belsher, 1979) et en Espagne (Conde, 1984 ; Rull Lluch et Gomez Garreta, 1990). Présent en Sicile (Battiatto et Ponte, 1975), il ne semble pas encore avoir atteint le bassin oriental. Actuellement, l'espèce aurait colonisé la totalité de la Méditerranée occidentale (fig. 13) ; toutefois, certaines signalisations, basées sur des critères morphologiques peu fiables (Ville, 1968 ; Clayton, 1975), demandent à être confirmées. Sur notre littoral, hormis dans l'étang de Thau, *C. peregrina* reste très rare. Son développement pourrait être associé aux hivers rigoureux (Mendez Domingo, 1957).

Au début des années 1970, l'importation massive de *Crassostrea gigas* de Colombie Britannique, du Japon et de la Manche marque le début d'une vague d'introductions en Méditerranée. La zone la plus affectée, ou peut-être seulement la mieux étudiée, est l'étang de Thau. A partir de 1980, les signalisations se succèdent à un rythme rapide :

- *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Anonyme, 1980 ; Perez *et al.*, 1981) ;

- *Desmarestia viridis* (O.F. Müller) Lamouroux, *Leathesia difformis* (L.) Areschoug et *Rhodophysema georgii* Batters (Verlaque, 1981) ;

- *Laminaria japonica* Areschoug (Anonyme, 1982 ; Perez *et al.*, 1984) ;

- *Porphyra yezoensis* Ueda (s.l.n. *P. tenera* ; Anonyme, 1982) ;

- *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Belsher *et al.*, 1984 ; Perez *et al.*, 1984) ;

- *Chorda filum* (L.) Stakhouse et *Sphaerotrichia divaricata* (C. Agardh) Kylin (Riouall, 1985) ;

- *Grateloupia doryphora* (Montagne) Howe (Riouall *et al.*, 1985 ; Ben Maiz *et al.*, 1986 a et b) ;

- *Dasya* sp. (s.l.n. *Dasya hutchinsiae* Harvey in Hooker), *Griffithsia corallinoides* (L.) Batters, *Halothrix cf. lumbri-calis* (Kützing) Reinke, *Laurencia coronopus* J. Agardh, *Lomentaria hakodatensis* Yendo (s.l.n. *L. firma* (J. Ag.) Kylin), *Solieria chordalis* J. Agardh, (Ben Maiz, 1986 a) ;

- *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellman (Ben Maiz, 1986 a et b) ;

- *Chrysiomena wrightii* (Harvey) Yamada (Ben Maiz *et al.*, 1987 b) ;

- *Antithamnion nipponicum* Yamada (Verlaque et Riouall, 1989) ;

- *Ulvaria obscura* (Kützing) Gayral (Dubois et Lauret, 1991).

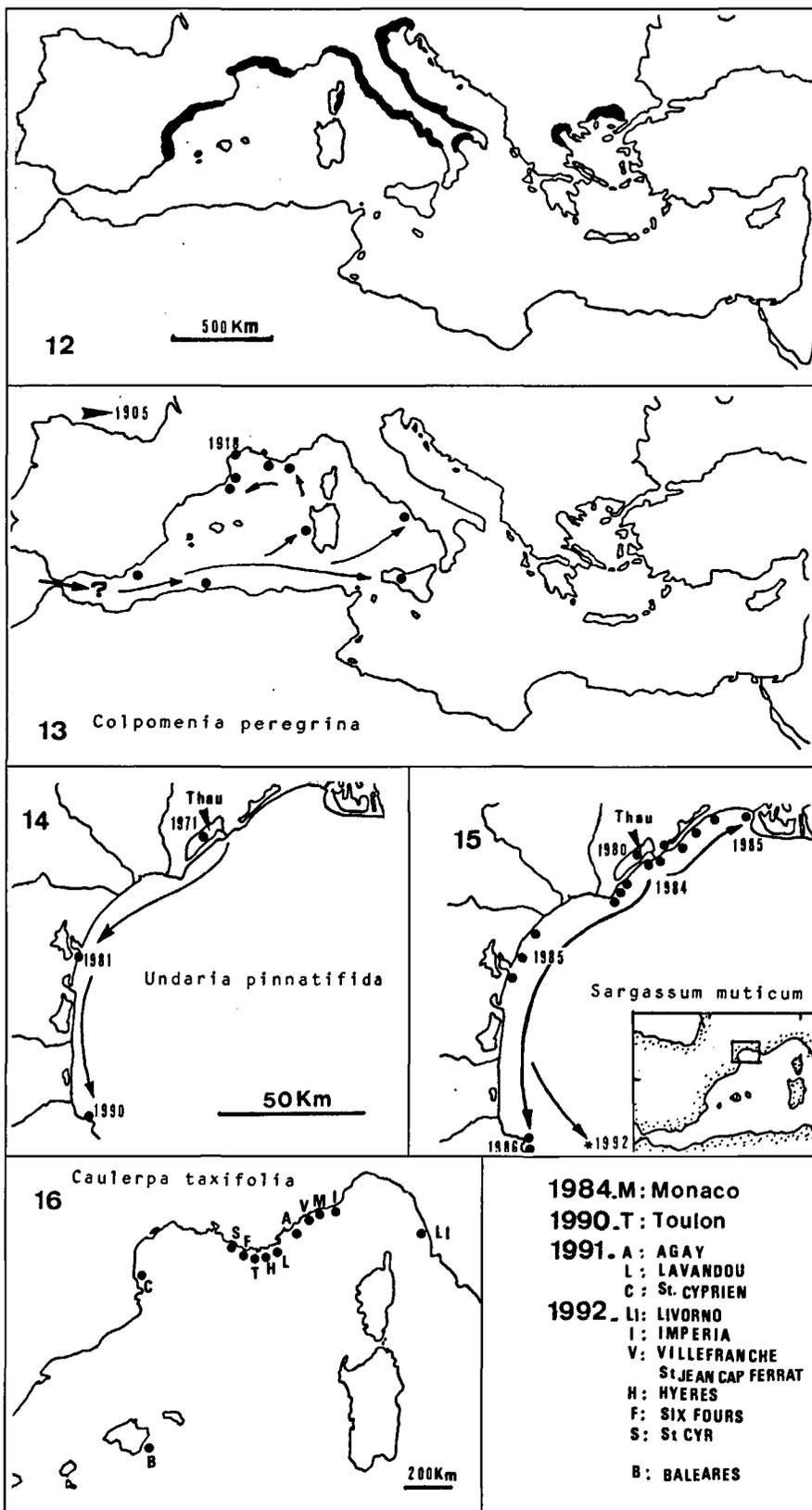
Alsidium corallinum C. Agardh, rangé par Dubois et Lauret (1991) parmi les introductions, est une algue méditerranéenne qui ne doit pas être retenue ici. La présence du *Laurencia coronopus*, endémique de Mer Noire, dans l'étang est un mystère. Vu la complexité taxinomique du genre *Laurencia*, une confusion avec une espèce d'Extrême-Orient est possible. Sinon, y a-t-il eu importation de coquillages de Mer Noire, ou sommes-nous en présence d'une relique boréale conservée dans l'étang depuis la dernière glaciation ? La première possibilité nous paraît la plus probable ; cependant, comme pour les huîtres adriatiques, des transferts de coquillages de Mer Noire ont pu avoir lieu. *Grateloupia doryphora*, *Desmarestia viridis* et *Pylaiella littoralis* avaient déjà été signalés très ponctuellement en Méditerranée, mais leur apparition dans l'étang de Thau correspond probablement à l'arrivée de souches atlantiques ou pacifiques. Dans le cas d'espèces atlantico-méditerranéennes, la préexistence de populations indigènes a dû masquer l'introduction de génotypes atlantiques.

Pour le reste de la Méditerranée, nous ne disposons que de données fragmentaires concernant les côtes de l'Adriatique. *Codium fragile* y est présent (Giaccone, 1978). Certainement à la suite d'importations d'huîtres, *Sargassum muticum* a fait son apparition dans les parcs conchylicoles de la Haute Adriatique (Giaccone, communication personnelle), notamment dans la lagune de Venise (Gargiulo *et al.*, 1992) où l'on vient de découvrir aussi *Undaria pinnatifida* (Volpe, comm. pers.) et *Grateloupia doryphora* (Gargiulo *et al.*, 1992). Enfin, à Trieste, Giaccone (1978) mentionne pour la première fois en Méditerranée, *Scytosiphon dotyi* Wynne, une autre algue du Pacifique ; toutefois, il pourrait s'agir simplement d'une

forme du *S. simplicissimus* (Clemente) Cremades (= *S. lomentaria* (Lyngbye) Link), taxon très répandu en Méditerranée (Fletcher, 1987).

Près de vingt ans après la première observation d'une algue japonaise dans l'étang de Thau, nous pouvons faire le bilan de la diffusion de ces espèces en Méditerranée. Seules quelques-unes ont été signalées en mer ouverte. *Porphyra yezoensis* a colonisé le nouveau port de Sète (ICES, 1991). *Solieria chordalis* a été récolté dans les Pyrénées-Orientales (Cinelli et Guglielmi, 1977 ; Knoepffler *et al.*,

1990). Dans ce département, ces derniers signalent également *Leathesia difformis*, un *Lomentaria firma* qui est certainement le *L. hakodatensis*, et une nouvelle algue d'Extrême-Orient, *Sarconema filiforme* (à rechercher dans l'étang de Thau). Pour *Undaria pinnatifida* et *Sargassum muticum*, l'analyse des travaux de Belsher *et al.* (1984), Boudouresque *et al.* (1985), Lauret *et al.* (1985), Knoepffler-Peguy *et al.* (1985) et Knoepffler *et al.* (1990) nous a permis de suivre leur progression en Méditerranée. Vers le Sud, *U. pinnatifida* a été récolté à Port-la-Nouvelle



Figures 12 à 16

Cartes de distribution en Méditerranée.

12. Régions de conchyliculture de la CEE.

13. *Colpomenia peregrina*.

14. *Undaria pinnatifida* (d'après Boudouresque *et al.*, 1985 ; Knoepffler *et al.*, 1990).

15. *Sargassum muticum* (* : épave) (d'après Knoepffler Peguy *et al.*, 1985 ; Knoepffler *et al.*, 1990, complété).

16. *Caulerpa taxifolia* (d'après Meinesz *et al.*, 1993 a et b).

Distribution maps in the Mediterranean.

12. Areas of shell-fish mariculture of the EEC.

13. *Colpomenia peregrina*.

14. *Undaria pinnatifida* (from Boudouresque *et al.*, 1985 ; Knoepffler *et al.*, 1990).

15. *Sargassum muticum* [* : drift algae (from Knoepffler Peguy *et al.*, 1985 ; Knoepffler *et al.*, 1990, amended)].

16. *Caulerpa taxifolia* (from Meinesz *et al.*, 1993 a and b).

et à Port-Vendres (fig. 14), alors que *S. muticum* a atteint le nord de la côte espagnole (1986) et que les premiers individus flottants viennent d'arriver sur les plages des Baléares [Ballesteros, communication personnelle (fig. 15)]. Or, le développement de populations fixées suit souvent, de un ou deux ans, l'arrivée d'algues en épaves (Wallentinus, 1992 b). Vers l'Est, la sargasse a progressé jusqu'au Grau du Roi (Knoepffler-Peguy *et al.*, 1985), alors que, dans l'étang de Thau, son abondance aurait diminué en raison du broutage par les oursins *Paracentrotus lividus* [Lamarck (Lauret, *in* Belsher, 1991)].

Aquariologie, l'exemple de *Caulerpa taxifolia*

Le rejet du contenu d'un aquarium peut aboutir à l'introduction d'une espèce dans le milieu naturel. Pour les poissons d'eau douce, Welcomme (1992) a recensé 78 cas de ce type dans le monde. De même, l'acclimatation de plantes exotiques dans des jardins botaniques, des bassins ornementaux et des aquariums a été à l'origine de nombreuses «fuites» d'espèces terrestres et d'eau douce (Ashton et Mitchell, 1989). Les exemples les plus spectaculaires aux États-Unis sont ceux de l'*Eichhornia*, de l'*Hygrophila* ou de l'*Hydrilla* (Joyce, 1990). Pour les organismes marins et malgré l'absence de données concrètes, la possibilité d'une introduction à partir d'aquariums ou de zoos a été retenue depuis longtemps (Anonyme, 1972). Pour l'arrivée d'*Acanthophora spicifera* à Hawaï, deux hypothèses ont été envisagées : le transport sur une barge ou le rejet par un aquarium (Russell, 1992).

En Méditerranée, *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh constitue le premier exemple hautement probable d'introduction d'une algue à partir d'un rejet d'aquarium (Meinesz et Hesse, 1991 ; Zibrowius, 1991 ; ICES, 1992 ; Wallentinus, 1992 a). D'autres hypothèses ont été émises (espèce «dormante», introduction par un bateau et migration lessepsienne, *cf.* Mayet, 1992), mais aucune d'entre elles ne peut être retenue. Il n'y a pas d'exemple de *Caulerpa* en dormance pendant des siècles. L'algue ne se développe pas sur les coques de bateau. Les populations naturelles les plus proches se situant en Mer Rouge et en Mauritanie, un transport «à sec» sur des milliers de kilomètres est exclu. Enfin, son apparition et son extension dans le bassin occidental ne s'accordent pas avec l'hypothèse lessepsienne. Par contre, les arguments en faveur d'un rejet d'aquarium sont nombreux :

- en 1984, la découverte de *C. taxifolia* suit de peu son importation et sa diffusion dans les aquariums d'Europe et le premier peuplement méditerranéen, très ponctuel (1 m²), est apparu à Monaco, au pied d'un grand aquarium où l'algue était cultivée (Meinesz *et al.*, 1993 a et b) ;
- les spécimens de Méditerranée sont morphologiquement semblables à ceux des aquariums ; par contre, ils diffèrent, par leur grande taille, de ceux des populations naturelles (Meinesz et Hesse, 1991) ;
- l'algue utilisée en aquariophilie supporte des conditions méditerranéennes et présente une résistance exceptionnelle à l'émersion, à la dessalure et aux basses températures (Chacornac, communication personnelle) ;

- un simple fragment de quelques millimètres peut régénérer un individu (Meinesz, 1992 ; Verlaque, observation personnelle) ;

- la possibilité d'une acclimatation à partir d'un petit rejet d'aquarium a été démontrée en janvier 1992 à Saint-Cyrles-Lecques [Var (Laborel, 1992), où l'algue était toujours présente en septembre 1992].

Actuellement, *C. taxifolia* est en phase de colonisation dans le nord de la Méditerranée occidentale. Depuis 1984, sa progression a été rapide, surtout dans la région de Monaco et de Menton où, à la fin de 1992, l'étendue des zones occupées a été estimée à 427 ha, pour une surface effectivement couverte de 73 ha. Parallèlement, huit stations éloignées ont été trouvées, dont une aux Baléares (Majorque) et deux en Italie [Imperia, Livourne (fig. 16)]. Le taux d'occupation du substrat peut atteindre 50 % entre 0 et 5 m, 90 % entre 5 et 20 m, 20 % entre 20 et 50 m (Meinesz *et al.*, 1993 a et b). Depuis ces travaux, l'espèce a été observée fixée à 99 m de profondeur (Belsher, communication personnelle) et deux nouvelles stations éloignées ont été découvertes, en été 1993 : l'une à l'île d'Elbe et l'autre à Messine (Meinesz, communication personnelle). La multiplication végétative de *C. taxifolia* s'effectue par croissance horizontale, ramification puis fragmentation des axes, soit par nécrose naturelle, soit par cassure mécanique. N'importe quel fragment chlorophyllien de quelques millimètres placé dans des conditions favorables peut donner un nouvel individu en quelques jours. La reproduction sexuée a été observée en juillet 1992, mais seuls les gamètes mâles ont pu être identifiés (Meinesz, 1992). La dissémination (oeufs et fragments) peut être assurée par les courants, les animaux (oursins, crustacés) et l'homme [ancres, engins de pêche, aquariums ou rejet intentionnel (Meinesz, 1992)].

Dans l'état actuel des connaissances, il est impossible de prévoir l'extension future de *C. taxifolia* en Méditerranée. Pour l'instant, aucun signe de stabilisation du phénomène n'a pu être décelé. Hormis quelques petites taches éradiquées, toutes les populations apparues depuis 1984 se maintiennent et l'algue continue à progresser. L'exemple de *C. taxifolia* met en évidence les risques de diffusion d'organismes marins à partir d'aquariums publics ou privés. Il n'est pas exclu que d'autres espèces exotiques de Méditerranée aient suivi cette voie, nous pensons notamment au *Polysiphonia setacea*, présent dans toutes les régions tropicales, et qui aurait pu être involontairement importé fixé sur un bloc de corail.

Recherche et phycoculture

Les activités de recherche et de phycoculture peuvent aboutir à des introductions plus ou moins planifiées ou involontaires d'espèces. Ainsi, la responsabilité de l'acclimatation du *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry dans l'île de Helgoland (Mer du Nord) incombe à un scientifique de passage (Luning, communication personnelle, *in* Wallentinus, 1992 a). En Corse (Ghisonaccia), Mollion (1984 ; 1988) a cultivé des souches de *Chondrus crispus* Stackhouse de Bretagne et d'*Hypnea musciformis* (Wulfen) Lamouroux du Sénégal, mais les expériences ont été réali-

sées uniquement en bacs. Par contre, après son arrivée à Thau, la production de *Laminaria japonica* a été tentée en mer ouverte (ICES, 1991). Ce type d'opération comporte d'énormes risques de dissémination dans le milieu naturel.

Algues utilisées comme matériel de conditionnement

Les algues servent souvent pour le transport de coquillages, de crustacés, d'oursins, de poissons ou d'appâts de pêche. En Méditerranée, deux introductions semblent imputables aux pêcheurs amateurs : celle de *Fucus spiralis* L. dans le bassin de Gruissan (Aude, Sancholle, 1988) et celle de *Polysiphonia nigrescens* (Hudson) Greville dans le grau de l'étang du Prévost (Hérault, Verlaque et Riouall, 1989). Dans ce second cas, des boîtes d'appâts et des restes de *Fucus* (hôte probable du *P. nigrescens*) de l'Atlantique ont été retrouvés sur le rivage. L'impossibilité de dissémination par flottaison de *Undaria pinnatifida* (absence d'aérocystes), et la rareté des substrats rocheux entre Port-la-Nouvelle et Port-Vendres ont conduit Knoepffler *et al.* (1990) à envisager une introduction locale à partir de fragments conditionnant des appâts de pêche mais l'algue peut aussi être dispersée par des bateaux (Hay, 1990).

INCIDENCES DES PLANTES INTRODUITES

Les effets de la plupart des introductions de végétaux marins sont mal documentés (Farnham, 1980 ; Posey, 1988). Seules, celles qui prennent une ampleur considérable (pullulation et nuisances évidentes) font l'objet de recherches. Même dans ces cas, les conséquences écologiques sont souvent difficiles à quantifier en raison de l'absence fréquente d'informations sur la distribution des organismes avant et pendant l'invasion (Posey, 1988). La Méditerranée n'échappe pas à cette règle.

Incidence sur l'environnement

L'acclimatation d'une plante dans un écosystème constitue une perturbation plus ou moins sensible de l'échelon primaire sur lequel il est édifié. Comme dans tous les grands systèmes naturels, une modification même modeste en amont peut, par effet de «cascade», avoir en aval des conséquences, positives et/ou négatives, considérables et, le plus souvent, absolument imprévisibles. Pour les nombreuses espèces introduites qui restent discrètes et s'intègrent dans le couvert végétal, les conséquences au niveau de l'écosystème ne peuvent être appréhendées en raison de la très grande complexité des interactions entre les organismes. Les modifications deviennent perceptibles lorsque l'on a affaire à une invasion. La compétition avec les espèces autochtones et les modifications des conditions environnementales peuvent aboutir, à terme, à un bouleversement plus ou moins étendu du paysage. L'incidence est particulièrement nette dans le cas des grands végétaux dressés qui sont souvent des organismes «clés de voûte» du peuplement [«keystone species» (Rueness, 1989)]. Peu de travaux

consacrés aux introductions de végétaux marins décrivent des effets positifs sur l'environnement. En Amérique du Nord, l'introduction de *Zostera japonica* Ascherson et Graebn., dans des biotopes intertidaux dépourvus de couverture végétale, modifie les caractéristiques environnementales et favorise l'installation de la faune (Posey, 1988). Cette situation reste l'exception car l'introduction survient le plus fréquemment dans des zones déjà occupées par des végétaux. Il en résulte des relations plus ou moins conflictuelles qui peuvent aboutir à l'exclusion d'espèces autochtones (Doty, 1961 ; 1973 ; Russell, 1992).

Sargassum muticum est l'algue introduite la plus étudiée dans le monde. Sa réussite est liée aux nombreux avantages qu'elle possède par rapport aux algues indigènes (Norton, 1976) : espèce monoïque, elle peut se reproduire au bout de trois mois, sa dispersion à longue distance est assurée par des individus fertiles en épaves, et le nombre de gamètes émis est tel que quelques fragments suffisent pour donner naissance à une nouvelle population. Avec ses peuplements denses et persistants de grands individus, elle se comporte comme une «keystone species» : sa canopée fait écran à la lumière, favorise la sédimentation et inhibe le recrutement et la croissance des autres algues (Ambrose et Nelson, 1982 ; Critchley, 1983 ; Belsher et Pommellec, 1988 ; Belsher, 1991). Le peuplement du substrat tend à devenir presque monospécifique (Jephson et Jones, 1977 ; Nienhuis, 1982 ; Critchley *et al.*, 1987). Suivant les régions du monde, ce mécanisme d'élimination touche différentes algues indigènes, notamment : les fucales (Fletcher et Fletcher, 1975), *Scytosiphon lomentaria* (Nicholson *et al.*, 1981), *Macrocystis pyrifera* (L.) C. Agardh (Ambrose et Nelson, 1982), *Cystoseira baccata* (Gmelin) Silva (Gorostiaga *et al.* 1988). Une importante communauté épiphyte a cependant été observée sur les *S. muticum* de l'Atlantique (Withers *et al.*, 1975 ; Fletcher et Fletcher, 1975). A Thau, l'élimination des autres algues est quasi-totale dans les peuplements denses de *S. muticum* (Gerbal *et al.*, 1985 ; Belsher, 1991) ; seuls, quelques épiphytes [*Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngb.] se développent dans la partie supérieure de la canopée (Ben Maiz, 1986 a). Hors de l'étang, *S. muticum* évite les côtes exposées et se cantonne surtout sur les substrats artificiels (jetées, brise-lames) des zones protégées ou modérément battues (Knoepffler Peguy *et al.*, 1985). Pour les autres espèces introduites, les données sont plus fragmentaires. Toujours à Thau, l'accumulation et la décomposition de grandes quantités de *Laminaria japonica* entraînent des phénomènes d'anoxie en été (Anonyme, 1982). Dans les parcs conchylicoles, des *Undaria pinnatifida* de plus d'un mètre s'étalent en surface et contribuent, avec les deux algues précédentes, à réduire l'éclairement et à inhiber le développement des peuplements sous-jacents. En mer, l'algue reste petite et ne semble pas perturber le développement de la végétation méditerranéenne (Boudouresque *et al.*, 1985). En Nouvelle-Zélande, *U. pinnatifida* aurait la capacité de rentrer en compétition avec les Fucophyceae indigènes (Hay et Luckens, 1987). En Méditerranée, de grandes populations de *Codium fragile* se rencontrent dans les lagunes littorales et dans des baies abritées où l'accumulation et la décomposition de nombreux individus peuvent créer des problèmes

saisonniers. Le remplacement de *Codium* indigènes par *C. fragile* a été observé en Irlande et en Grande-Bretagne (Parkes, 1975 ; Farnham, 1980 ; Burrows, 1991). Par contre, l'espèce peut accueillir de nombreux organismes épiphytes (den Hartog, 1959 ; Hanisak, 1980).

Il y a peu de données concernant l'incidence des migrants de Mer Rouge sur les communautés de Méditerranée orientale. Si l'on se réfère à la faune, hormis quelques cas, comme le remplacement d'*Asterina gibbosa* (Pennant) par *A. wega* Perrier ou le repli d'espèces indigènes en profondeur, il y a une bonne intégration des nouveaux arrivants (Por, 1978 ; 1980 ; Ben Tuvia, 1985 ; Ormond et Edwards, 1987). *Halophila stipulacea*, qui s'est répandu dans presque tout le bassin oriental, nous donne un exemple pour la flore. Ses herbiers se développent sur les fonds vaseux des petits ports et de leurs environs, ainsi qu'en profondeur, au-delà de la limite d'extension des phanérogames méditerranéennes. Lorsqu'il les côtoie, aucune incidence n'a été signalée jusqu'à présent (Lipkin, 1975 a et b ; Biliotti et Abdelahad, 1990). Mayhoub (1976 b) a étudié les prairies de Caulerpes de Syrie. *Caulerpa scalpelliformis* forme de grands peuplements homogènes persistants, peu exigeants vis-à-vis de l'hydrodynamisme et de la nature du substrat. La flore accompagnatrice reste assez pauvre, avec surtout les autres Caulerpes, *C. mexicana*, *C. prolifera* (Forsskål) Lamouroux et *C. racemosa*, *Penicillus capitatus* Lamarck et *Pseudochlorodesmis furcellata* (Zanardini) Boergesen. *C. mexicana* est moins prédominante car, d'une part, elle ne se rencontre que sur les fonds vaseux (baies abritées, ports) et, d'autre part, elle a une période de repos (hiver) durant laquelle seuls les axes rampants subsistent. Plus récemment, sur des rochers près d'Alexandrie, Aleem (1992) a constaté la formation de petites taches de *C. racemosa* (1 m² au maximum) qui favorisent la fixation du sable et paraissent entrer en compétition avec *Corallina elongata* Ellis et Solander, *Hypnea musciformis* et *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux. Enfin, Mayhoub et Billard (1991) signalent des accumulations de plusieurs dizaines de tonnes de *Styopodium* sur les plages syriennes en été. Cette pullulation, alliée à la large extension de l'algue en Méditerranée orientale, permet de ranger *S. schimperi* parmi les migrants lessepsiens susceptibles de modifier le fonctionnement de l'écosystème littoral de la région.

Dans le bassin occidental, *Polysiphonia setacea* pullule déjà dans le Var, sur la côte ouest de la Corse et en Mer Tyrrhénienne. Bien qu'il n'y ait aucune quantification du phénomène, la formation d'un «voile» continu, rouge foncé, sur les peuplements ne doit pas être sans effet sur la composition et le fonctionnement de l'écosystème littoral. Le devenir de cette algue en Méditerranée mérite d'être suivi et analysé.

Contrairement au *P. setacea*, la progression régulière de *Caulerpa taxifolia*, ses caractéristiques (croissance rapide, bouturage intense et synthèse de molécules bioactives), la persistance de son peuplement («pelouse» permanente, dense et plus ou moins continue) et sa large valence écologique (présence sur presque tous les substrats, entre 1 et 20 m de profondeur) ont alerté les scientifiques méditerranéens (Meinesz et Hesse, 1991 ; Guerriero *et al.*, 1992 ;

Dini *et al.*, 1992). Actuellement, un important programme de recherche est en cours. Les premiers résultats obtenus dans la zone la plus atteinte (Menton, Alpes-Maritimes) étaient préoccupants (Boudouresque *et al.*, 1992 a et b), l'analyse d'un cycle annuel complet a depuis confirmé nos inquiétudes (Villèle et Verlaque, en préparation). A Menton, l'installation de *C. taxifolia* se fait très nettement au détriment de la végétation indigène. Progressivement, ses axes rampants et ses rhizoïdes «tissent» une couverture compacte qui piège le sédiment. Au stade ultime, le recouvrement du substrat est continu et l'élimination des algues autochtones quasi-totale (plus de 99 % d'appauvrissement en terme de biomasse). Entre 1 et 20 m de profondeur, toutes les phytocénoses algales et leurs nombreux faciès tendent à être remplacés par un seul type de peuplement paucispécifique : la prairie à *Caulerpa taxifolia*. Dans l'herbier de *Posidonia oceanica*, les rhizomes de la phanérogame se sont révélés un excellent substrat pour la fixation de l'algue. A Menton, toujours entre 1 et 20 m de profondeur, les Posidonies sont ennoyées dans une prairie continue de Caulerpes. L'algue pénètre dans les herbiers à la faveur de zones clairsemées (trous, chenaux, matras mortes), puis elle supplante progressivement la phanérogame, qui dégénère et meurt. Parmi toutes les algues introduites en Méditerranée, aucune, jusqu'à présent, n'avait constitué une menace aussi grande pour l'environnement littoral (réduction drastique de la diversité et bouleversement de l'écosystème).

Localement, en Australie, une autre Caulerpe introduite, *C. filiformis* (Suhr.) Hering, s'est cantonnée dans les niveaux superficiels où elle a remplacé les peuplements autochtones (May, 1976).

Incidence sur les activités économiques

Quatre principaux secteurs d'activités peuvent être concernés par les introductions de plantes marines : la navigation, la pêche, l'aquaculture et le tourisme. Suivant les domaines considérés, les effets peuvent être positifs ou négatifs. Les nuisances sont toujours provoquées par des algues et résultent de leur grande taille et/ou de leur prolifération.

Parmi les nuisances provoquées par *Sargassum muticum* (Critchley *et al.*, 1986 ; Belsher et Pommellec, 1988), nous notons : l'envahissement d'enceintes portuaires, l'obstruction de chenaux, le blocage et la détérioration des hélices par les algues et les pierres sur lesquelles elles sont fixées, et le colmatage des prises d'eau. En Méditerranée, ces problèmes sont à craindre dans les zones où l'espèce prolifère (étangs littoraux).

L'arrivée d'un nouvel organisme dans une région peut avoir des répercussions sur les populations d'espèces commerciales ou sur les activités de pêche : apparition de nouvelles ressources, compétition avec des espèces commerciales, modification de la productivité de l'écosystème, entrave aux activités de pêche, destruction directe ou indirecte d'espèces commerciales. La mise en évidence d'une relation entre une plante introduite et la dynamique d'une espèce commerciale est très difficile. Souvent les seules données accessibles sont celles fournies par les profession-

nels. Par exemple, en Grande-Bretagne, d'après les pêcheurs, les captures d'anguilles augmenteraient dans les peuplements de *S. muticum* (Critchley, 1983). Par contre, en Méditerranée, des algues exotiques gênent leur travail en s'accrochant aux engins de pêche : *Acrothamnion preissii* (Cinelli *et al.*, 1984), *Polysiphonia setacea* (Verlaque, 1989), *Asparagopsis armata* et *Codium fragile* (pêcheurs de Marseille, communication personnelle), *Caulerpa taxifolia* (pêcheurs de Menton, communication personnelle) et, dans les zones conchylicoles, *Sargassum muticum* (Belsher, 1991). Dans les prairies denses de *Caulerpa taxifolia*, on constate la disparition de l'oursin comestible *Paracentrotus lividus* (Verlaque, observation personnelle) mais, jusqu'à présent, aucune modification nette des populations de poissons n'a pu être démontrée (Francour, communication personnelle). Au niveau des coquillages, *Codium fragile*, fixé ou en épave, aurait une incidence négative sur les populations de Pectinidés [réduction du recrutement et de la croissance et augmentation de la vulnérabilité à la prédation (Ben Avraham, 1971 ; Hanisak, 1980 et Anonyme, 1982)]. Dans les installations conchylicoles, les algues originaires du Pacifique, notamment *Sargassum muticum*, constituent une nuisance sérieuse. En proliférant, elles gênent la fixation du naissain ainsi que le drainage des poches d'élevage, surchargent les installations, entravent la circulation de l'eau et des embarcations et entraînent l'arrachage des coquillages et la chute de la production phytoplanctonique (Belsher et Pommellec, 1988). Dans l'étang de Thau, les algues japonaises (*Laminaria japonica*, *Sargassum muticum* et *Undaria pinnatifida*) prolifèrent sur les cordes au point de rendre difficile leur manipulation (jusqu'à 14 kg par corde pour la seule Sargasse, Lauret *et al.*, 1985). Selon des exploitants du littoral atlantique, *Sargassum muticum* serait responsable d'une baisse de 30 % de leurs revenus (Belsher, 1991). Enfin, *Codium fragile* et *Colpomenia peregrina* ont été surnommés les «voleurs d'huîtres» («Oyster thieves») car, en se fixant dessus, ils peuvent les faire flotter et les emporter au loin (Sauvageau, 1918 ; Hanisak, 1980 ; Luning, 1990).

Abstraction faite de leur incidence sur l'environnement, quelques algues exotiques peuvent présenter un intérêt commercial. Parmi les introductions de l'étang de Thau, trois espèces comestibles exploitées en Asie ; *Porphyra yezoensis*, *Laminaria japonica* et *Undaria pinnatifida* ont fait l'objet d'essais de culture (Perez *et al.*, 1981 ; 1984 ; 1992 b ; Wallentinus, 1992 a). Ces recherches ont débouché sur l'introduction et la production de *U. pinnatifida* dans l'Atlantique (Perez *et al.*, 1992 a).

Au niveau du tourisme, la pullulation puis la décomposition d'algues peuvent provoquer une dégradation des qualités balnéaires des plages [qualité de l'eau et du sédiment (Critchley *et al.*, 1986)]. La prolifération du *Styopodium schimperi* en Syrie nous en donne un exemple (Mayhoub et Billard, 1991). De même à Chypre, la pullulation de *Cladophora cf. patentiramea* gêne les baigneurs (Boudouresque, communication personnelle). A l'instar du *Codium fragile*, qui peut favoriser l'amoncellement de pierres sur les plages de sable (Ben Avraham, 1971), l'apparition de peuplements algaux denses peut modifier

la dynamique sédimentaire du littoral (érosion, transfert de sédiments, envasement). Dans le cas de *Caulerpa taxifolia*, la plaisance peut aussi être concernée, car le risque de dissémination de l'algue par les ancres a conduit les scientifiques à demander une limitation du mouillage forain dans les zones les plus envahies. Enfin, la prédominance d'une espèce introduite dans une région peut réduire de façon considérable la diversité du paysage et, de ce fait, l'intérêt de la pratique des sports subaquatiques (*Caulerpa taxifolia* à Menton).

CONCLUSION

Au terme de ce travail, une constatation s'impose : toutes les espèces introduites n'ont pas connu la même réussite en Méditerranée. Beaucoup sont restées rares, d'autres se sont répandues en s'intégrant à la végétation, quelques-unes enfin ont proliféré au détriment des espèces autochtones. L'analyse des échecs et des succès nous informe sur les capacités d'accueil de la Méditerranée et sur les caractéristiques des plantes les plus envahissantes. La confrontation des aires conquises autorise plusieurs remarques :

- 1) Les deux bassins méditerranéens possèdent chacun leur contingent d'introductions et les échanges, naturels (courants) ou d'origine anthropique (introduction) entre les deux régions, sont rares et le plus souvent orientés de l'Ouest vers l'Est ;
- 2) Après une phase d'expansion rapide, les algues tempérées du Pacifique (*Asparagopsis*, *Colpomenia*, *Codium*) paraissent se développer surtout au nord-ouest du bassin occidental ;
- 3) De même, les espèces importées avec les huîtres japonaises se cantonnent dans le Golfe du Lion et l'Adriatique, où elles créent des problèmes uniquement dans les étangs littoraux ;
- 4) Par contre, plusieurs espèces tempérées chaudes, subtropicales et tropicales, connaissent une réussite importante notamment dans le bassin oriental mais aussi dans le bassin occidental.

Ces différences peuvent s'expliquer par les caractéristiques topographiques, hydrologiques et biogéographiques de la Méditerranée. L'extension des migrants s'accorde bien avec les provinces biogéographiques distinguées dans cette mer : une province tempérée chaude dans le bassin occidental et une province sub-tropicale dans le bassin oriental (province lessepsienne), à côté desquelles le Golfe du Lion, le Golfe de Gênes, le nord de l'Adriatique, le détroit de Messine, le canal de Sicile et la mer d'Alboran constituent des enclaves atlantico-boréales (Cinelli, 1985 ; Sara, 1985 ; Por, 1978 ; Verlaque, 1987). Entre les deux bassins, le seuil siculo-tunisien paraît être une barrière difficile à franchir, comme en témoigne l'absence en Méditerranée orientale de nombreuses espèces occidentales (Sara, 1985). Les paramètres déterminants pour la dispersion naturelle et le développement des algues sont les courants et la température (valeurs extrêmes). L'examen des cas les mieux documentés montre qu'une fois introduits en Méditerranée, la propagation de proche en proche des végétaux se calque sou-

vent assez bien sur la circulation des eaux de surface (fig. 17). Compte tenu des températures de ces eaux (fig. 18-19), une grande partie de cette mer apparaît potentiellement capable d'accueillir des algues tropicales et sub-tropicales, leur intervalle de tolérance thermique se situant entre 10 et 35°C (Breeman, 1988 ; van den Hoek et Breeman, 1990). Certaines espèces des mers chaudes ont même la capacité de s'adapter à des températures inférieures à 10°C (Luning, 1990). Ceci est d'autant plus important que l'on assiste depuis quelques années en Méditerranée à une extension

sensible et généralisée des espèces à affinités tropicales qui pourrait être en relation avec le début d'une phase climatique de réchauffement (Francour, communication personnelle ; Bianchi et Morri, 1993).

Au niveau biologique, les espèces les plus gênantes en Méditerranée (*Asparagopsis*, *Polysiphonia*, *Sargassum*, *Styopodium*, *Codium*, *Caulerpa*) ont une ou plusieurs des caractéristiques suivantes : large valence écologique, persistance du peuplement, compétitivité élevée, résistance au broutage, forte reproduction (nombreux gamètes, parthéno-

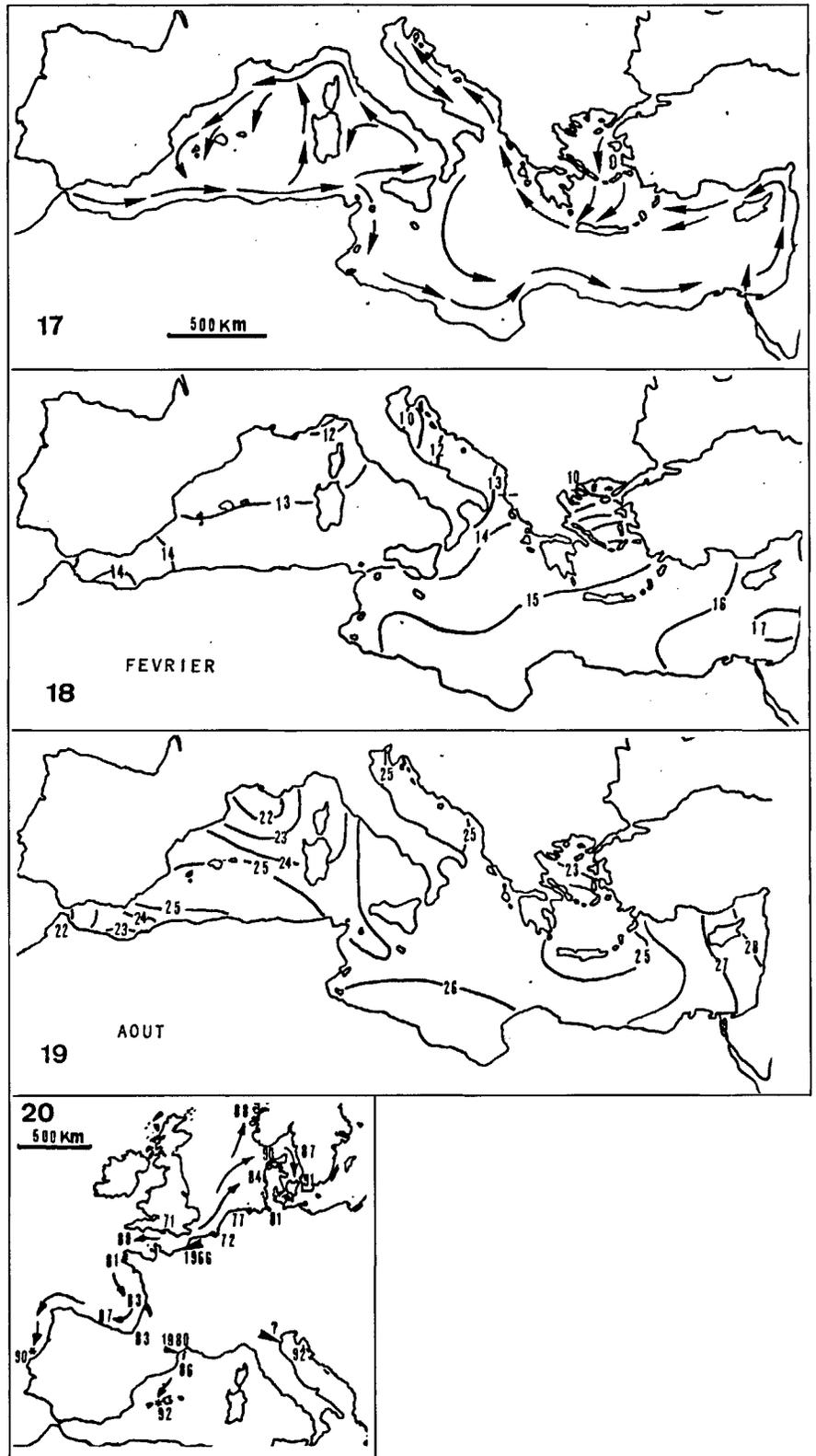


Figure 17
Circulation des eaux de surface en Méditerranée (d'après Lacombe et Tchernia, 1960).
Surface current patterns in the Mediterranean. (from Lacombe and Tchernia, 1960).

Figures 18-19
Températures moyennes de surface en février et en août (d'après Rouch, 1946).
Mean surface temperature in February and August (from Rouch, 1946).

Figure 20
Carte de distribution de *Sargassum muticum* en Europe [* : épave (d'après Critchley et al., 1983 ; Belsher, 1991 ; Anonyme, 1992 a et b ; Menezes et al., 1992 ; Wallentinus, 1992 b)].
Distribution map of *Sargassum muticum* in Europe [* : drift algae (from Critchley et al., 1983; Belsher, 1991; Anonyme, 1992 a and b; Menezes et al., 1992; Wallentinus, 1992 b)].

génèse, apoméiose, bouturage intense). *Caulerpa taxifolia* les possède toutes, ce qui peut en partie expliquer sa réussite sur notre littoral.

Dans le cas de pullulations d'algues marines exotiques, y a-t-il possibilité de stabilisation du phénomène, voire d'effondrement de la population ? Si l'on considère le phénomène des introductions dans son ensemble, il est en général admis qu'après une phase d'expansion exponentielle survient, tôt ou tard, un infléchissement de la croissance des effectifs et son ajustement sur une courbe sigmoïde ; la phase exponentielle pouvant se prolonger plusieurs décennies, voire plus d'un siècle, le temps que de nouveaux facteurs de régulation s'instaurent (Ramade, 1984). Les proliférations végétales, tant en eau douce qu'en mer, ne semblent pas confirmer ce modèle, mais le temps écoulé depuis la date d'introduction est peut-être trop court. Jusqu'à présent, on constate qu'une fois arrivées, ces espèces tendent à occuper la totalité de la niche écologique qui leur est favorable, le seul facteur limitant étant souvent la place disponible. Les cas méditerranéens les plus sérieux paraissent aller dans le même sens. En fonction, d'une part, de leurs caractéristiques spécifiques et de leurs exigences écologiques et, d'autre part, des agents de dissémination, les plantes connaissent une phase de colonisation plus ou moins rapide dans une aire plus ou moins étendue. Dans un environnement optimal, elles se développent souvent de façon exubérante. Sur notre littoral, le seul exemple de régulation après pullulation pourrait être, s'il est confirmé, le contrôle de *Sargassum muticum* par les oursins de l'étang de Thau. En ce qui concerne l'étendue des aires colonisées, plusieurs espèces occupent à présent de vastes régions en Méditerranée (*Asparagopsis*, *Codium*, *Styopodium*, *Halophila*). Dans l'Atlantique Est, la répartition actuelle de *Sargassum muticum* nous donne un exemple de large dissémination d'une espèce introduite puisque, depuis sa probable importation en Normandie à la fin des années 1960, l'algue n'a pas cessé de s'étendre le long des côtes européennes (fig. 20).

L'acclimatation d'une espèce étrangère dans une région peut avoir des répercussions graves sur l'environnement et sur les activités humaines. Toute apparition de plante marine exotique représente un danger potentiel, elle doit donc être signalée le plus tôt possible afin de pouvoir suivre sa progression et son développement le long de nos côtes. Plusieurs exemples (*Sargassum*, *Caulerpa*) montrent qu'une fois l'espèce introduite, il est très difficile d'inter-

venir rapidement (Critchley *et al.*, 1986 ; Gayral, 1988 ; Belsher, 1991 ; Meinesz *et al.*, 1993 a). Il faut donc agir en amont en essayant de limiter les risques d'introduction. Plusieurs activités doivent être soumises à un contrôle rigoureux : l'acclimatation volontaire d'algues à des fins de culture, les transferts d'espèces aquacoles, les importations pour l'aquariophilie et le fonctionnement des grands aquariums publics. Dans les années 1970, en Bretagne, des essais de culture de *Macrocystis pyrifera* avaient dû être stoppés devant le tollé de la communauté scientifique internationale (Boalch, 1981). L'introduction volontaire d'une espèce dans le milieu naturel ne devrait se décider qu'après évaluation complète des risques encourus. Comme le soulignent Mooney et Drake (1986) : «... in many cases these purposeful interchanges have not had the intended effect and further they have been accompanied by many accidental interchanges, some of which have had disastrous economic and environmental impacts...». De plus, les espèces ignorant les frontières, la décision d'une introduction ne peut être laissée à la charge d'un gouvernement. Seule une instance internationale devrait statuer sur le bien-fondé de ce type d'opération. La récente introduction volontaire de l'*Undaria pinnatifida* sur les côtes atlantiques (Perez *et al.*, 1992 a) nous en donne la démonstration. D'après les prévisions, l'algue était censée ne pas se reproduire en mer mais, aujourd'hui, elle s'est parfaitement acclimatée et progresse sur notre littoral (Floc'h *et al.*, 1991). Elle vient d'être signalée au nord-ouest de l'Espagne (Anonyme, 1992 a). Hormis la diffusion en mer de l'espèce importée, il y a également le risque de dissémination de germes pathogènes (Perez *et al.*, 1992 b) et d'autres organismes indésirables. Malgré cela, il est regrettable de constater que, dans les mers chaudes, plusieurs introductions d'algues exotiques ont déjà eu lieu, directement en mer, sans aucune procédure de quarantaine (Perez et Braud, 1978 ; Barbaroux *et al.*, 1984 ; de Reviers, 1989).

Actuellement, encore limités en Méditerranée, les transferts d'organismes marins risquent de se multiplier de façon notable en raison de l'accroissement des échanges internationaux, en particulier entre les états membres de la CEE (entre les bassins méditerranéens et entre l'Atlantique et la Méditerranée). Des codes de procédure et des recommandations ont déjà été proposés en Europe (Anonyme, 1984 ; Neushul *et al.*, 1988 ; Turner, 1988 ; Sindermann, 1991). Comme Grizel et Héral (1991), nous pensons qu'il est essentiel de les faire appliquer.

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec le soutien financier de l'Agence de l'Eau et du Groupement Scientifique des Laboratoires Méditerranéens (GSLM). Je tiens à remercier vivement toutes les personnes qui m'ont aidé à réaliser ce travail, notamment Madame et Messieurs les

Professeurs M. Ribera Siguan, E. Ballesteros, C.-F. Boudouresque, G. Giaccone, A. Meinesz, Messieurs les Docteurs T. Belsher, J.-M. Chacornac, P. Francour, Mademoiselle S. Volpe ainsi que les deux lecteurs anonymes pour leurs précieuses remarques.

RÉFÉRENCES

- Abbott I.A.** (1979). Some tropical species related to *Antithamnion* (Rhodophyta, Ceramiaceae). *Phycologia*, **18**, 213-227.
- Airoidi L. et F. Cinelli** (1992). Sediment impact on algal macrobenthic communities : an experimental approach. *Rapp. P.-v. Réunion. Commn. int. Explor. scient. Mer médit.*, **33**, 27.
- Aleem A.A.** (1948). The recent migration of certain Indo-pacific algae from the Red Sea into the Mediterranean with reference to their geographical distribution. *New Phytol.*, **47**, 88-94.
- Aleem A.A.** (1950). Some new records of marine algae from the Mediterranean Sea. *Meddel. Göteborgs Botan. Trädgrad*, **18**, 275-288.
- Aleem A.A.** (1951). Algues marines de profondeur des environs d'Alexandrie (Égypte). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **98**, 249-252.
- Aleem A.A.** (1992). *Caulerpa racemosa* (Chlorophyta) on the Mediterranean coast of Egypt. *Phycologia*, **31**, 205-206.
- Aleem A.A.** (1993). The marine algae of Alexandria, Egypt. University of Alexandria, Égypte, 154 pp.
- Ambrose R.F. et B.V. Nelson** (1982). Inhibition of giant kelp recruitment by an introduced brown alga. *Bot. mar.*, **25**, 265-267.
- Anonyme** (1972). Report of the Working Group on introduction of non-indigenous marine organisms. *ICES coop. Res. Rept.*, **32**, 59 pp.
- Anonyme** (1980). Activité de l'Institut des Pêches en 1979. Principales actions en matière de cultures marines. Science et Pêche, *Bull. Inst. Pêches marit.*, **306**, 1-39.
- Anonyme** (1982). Status (1980) of introductions of non-indigenous marine species to North Atlantic waters. Amendments and additions to Coop. Res. Rep., 32 (1972). *ICES coop. Res. Rept.*, **116**, 87 pp.
- Anonyme** (1984). Guidelines for implementing the ICES Code of practice concerning introductions and transfers of marine species. *ICES coop. Res. Rept.*, **130**, 20 pp.
- Anonyme** (1992 a). National report for Spain. *Report ICES Working Group on introductions and transfers of marine organisms, Lisbon, Portugal, 14-17 April 1992*, 66-67.
- Anonyme** (1992 b). National report for Sweden, 1991-1992. *Report ICES Working Group on introductions and transfers of marine organisms, Lisbon, Portugal, 14-17 April 1992*, 68-69.
- Ardre F., M.-T. L'Hardy-Halos et L. Saldanha** (1982). Observations nouvelles sur la morphologie et la répartition géographique de trois Cérariales : *Ceramium cinnabarinum*, *Mesothamnion caribaeum* et *Ctenosiphonia hypnoides*. *Cryptogam. Algol.*, **3**, 3-20.
- Ashton P.J. et D.S. Mitchell** (1989). Aquatic Plants : patterns and modes of invasion, attributes of invading species and assessment of control programmes, in : *Biological invasion. A global perspective, Scope 37*, J.A. Drake, H.A. Mooney F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson, éditeurs. John Wiley and Sons Publ., Chichester, 111-154.
- Athanasiadis A.** (1985). North Aegean marine algae. I: New records and observations from Sithonia peninsula, Greece. *Bot. mar.*, **28**, 453-468.
- Athanasiadis A.** (1987). A survey of the Seaweeds of the Aegean Sea with taxonomic studies on species of the tribe Antithamnieae (Rhodophyta). University of Gothenburg, Suède, 174 pp.
- Athanasiadis A.** (1990). Evolutionary biogeography of the North Atlantic antithamnioid algae, in : *Evolutionary Biogeography of the marine algae of the North Atlantic*, D.J. Garbary et G.R. South, éditeurs. NATO ASI Ser. G. Ecol. Sci., Springer Verlag, Berlin, 22, 219-240.
- Barbaroux O., R. Perez et J.-P. Dreno** (1984). L'algue rouge *Euclima spinosum* : possibilités d'exploitation et de culture aux Antilles. *Sciences et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, **348**, 2-9.
- Battiato A. et A. Ponte** (1975). Flora sommersa della baia di Brucoli (Siracusa). Primo contributo. *Atti Accad. gioenia Sci. nat.*, **7**, 7, 93-99.
- Battiato A., M. Cormacci et G. Furnari** (1980). Alghe marine della Costa Iblea. Atti III Convegno Siciliano di Ecologia. Iblei : la Natura e l'Uomo. Noto, 1-38.
- Belsher T.** (1979). Analyse des répercussions du rejet en mer du Grand Collecteur de Marseille sur la fraction algale des peuplements photophiles de l'Infralittoral supérieur. *Téthys*, **9**, 1-16.
- Belsher T.** (1991). *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur le littoral français. Synthèse des études 1983-1989. Rapport IFREMER-DEL, 91.25, 99 pp.
- Belsher T. et S. Pommellec** (1988). Expansion de l'algue d'origine japonaise *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, sur les côtes françaises, de 1983 à 1987. *Cah. Biol. mar.*, **29**, 221-231.
- Belsher T., C.-F. Boudouresque, M. Lauret et R. Riouall** (1984). L'invasion de l'étang de Thau (France) par la grande Phaeophyceae *Sargassum muticum*. *Rapp. P.-v. Réunion. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **29**, 4, 33-36.
- Ben Avraham Z.** (1971). Accumulation of stones on beaches by *Codium fragile*. *Limnol. Oceanogr.*, **16**, 553-554.
- Benedetti Cecchi L. et F. Cinelli** (1989). Note on a *Polysiphonia* sp. (Rhodophyta, Ceramiales) collected at Rosignano Solvay (Western Mediterranean). *G. bot. ital.*, **123**, 49-54.
- Ben Maiz N.** (1986 a). Flore algale (Rhodophyta, Phaeophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault). *Thèse de 3^{ème} cycle, Université Aix-Marseille II, France*, 354 pp.
- Ben Maiz N.** (1986 b). Sur la présence de *Pylaiella littoralis* (Linnaeus) Kjellman (Phaeophyceae, Ectocarpale) dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Rapp. P.-v. Réunion. Commn. int. Explor. scient. Mer Médit.*, **30**, 2, 6.
- Ben Maiz N., C.-F. Boudouresque et M. Gerbal** (1986). Flore algale de l'étang de Thau : *Grateloupia doryphora* (Montagne) Howe et *G. filicina* (Wulfen) C. Agardh. *Thalassographica*, **9**, 39-49.
- Ben Maiz N., C.-F. Boudouresque et F. Ouahchi** (1987 a). Inventaire des algues et phanérogames marines benthiques de la Tunisie. *G. bot. ital.*, **121**, 259-304.
- Ben Maiz N., C.-F. Boudouresque, R. Riouall et M. Lauret** (1987 b). Flore algale de l'étang de Thau (France, Méditerranée) : sur la présence d'une Rhodymeniale d'origine japonaise, *Chrysiomenia wrightii* (Rhodophyta). *Bot. mar.*, **30**, 357-364.
- Ben Tuvia A.** (1985). The impact of the Lessepsian (Suez canal) fish migration on the eastern Mediterranean ecosystem, in : *Mediterranean marine ecosystems*, M. Moraitou-Apostolopoulou et V. Kiortsis, éditeurs. Plenum Press, New York, 367-375.
- Bianchi C.N. et C. Morri** (1993). Range extensions of warm-water species in the northern Mediterranean : evidence for climatic fluctuations? *Porcupine Newslett.*, **5**, 156-159.
- Bidoux C. et F. Magne** (1989). Étude de quelques Acrochaetiales (Rhodophyta) devant être rapportées au genre *Rhodothamniella*. *Cryptogam. Algol.*, **10**, 33-55.
- Biliotti M. et N. Abdelahad** (1990). *Halophila stipulacea* (Forssk.) Aschers. (Hydrocharitaceae) : espèce nouvelle pour l'Italie. *Posidonia Newslett.*, **3**, 23-26.
- Blackler H.** (1967). The occurrence of *Colpomenia peregrina* (Sauv.) Hamel in the Mediterranean (Phaeophyta, Scytosiphonales). *Blumea*, **15**, 5-8.
- Boalch G.T.** (1981). Do we really need to grow *Macrocystis* in Europe? *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, **10**, 657-667.
- Boddi S.** (1987-1988). Indagini sistematiche ed ecologiche su alghe brune crostose a struttura ralfsioide. *Thèse de Science biologique, Université de Florence, Italie*, 143 pp.

- Boillot A., B. Caram et A. Meinesz (1982). Sur l'*Acrothamnion preissii*, Rhodophycée (Céramiale, Céramiacée) nouvelle pour la flore française. *Cryptogam. Algol.*, **3**, 21-24.
- Bot P.V.M., R. Holton W.T. Stam et C. van den Hoek (1989 a). Molecular divergence between North-Atlantic and Indo-West Pacific *Cladophora albida* (Cladophorales, Chlorophyta) isolates as indicated by DNA-DNA hybridization. *Mar. Biol.*, **103**, 307-313.
- Bot P.V.M., W.T. Stam, S.A. Boele-Bos, C. van den Hoek et W. van Delden (1989 b). Biogeographic and phylogenetic studies of *Cladophora* (Cladophorales, Chlorophyta) using DNA-DNA hybridization. *Phycologia*, **28**, 159-168.
- Bot P.V.M. C.P.D., Brussaard, W.T. Stam et C. van den Hoek (1991). Evolutionary relationships between four species of *Cladophora* (Cladophorales, Chlorophyta) based on DNA-DNA hybridization. *J. Phycol.*, **27**, 617-623.
- Boudouresque C.-F. et E. Boudouresque (1969). Contribution à la flore des algues marines de l'Algérie. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **29**, 129-136.
- Boudouresque C.-F. et M. Verlaque (1976). Sur quelques Rhodophycées intéressantes des côtes de Corse. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **21**, 56-64.
- Boudouresque C.-F. et M. Verlaque (1978). Végétation marine de la Corse (Méditerranée). I : Documents pour la Flore des algues. *Botanica mar.*, **21**, 265-275.
- Boudouresque C.-F., I. Thélain, F. Bergin, R. Campos-Villaca, H. Maubert, R.A. Mossé et M. Perret-Boudouresque (1983). Étude du phytobenthos du site d'El Dabaa (côtes méditerranéennes d'Égypte). Rapport du Commissariat à l'Énergie Atomique, Cadarache et Laboratoire d'Écologie du benthos, Faculté des Sciences de Luminy, Aix-Marseille II, France, 110 pp.
- Boudouresque C.-F., M. Gerbal et M. Knoepffler-Péguy (1985). L'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) en Méditerranée. *Phycologia*, **24**, 364-366.
- Boudouresque C.-F., D. Bellan-Santini, T. Belsher, J. Duclerc, M. Durand-Clément, P. Francour, M. Harmelin-Vivien, Y. Hénocque, A. Meinesz, D. Pesando, F. Pietra et M. Verlaque (1992 a). The introduction of the green alga *Caulerpa taxifolia* into the Mediterranean : the repercussions for the indigenous communities. *Mésogée*, **52**, 88-89.
- Boudouresque C.-F., A. Meinesz, M. Verlaque et M. Knoepffler-Péguy (1992 b). The expansion of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean. *Cryptogam. Algol.*, **13**, 144-145.
- Breeman A.M. (1988). Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds : experimental and phenological evidence. *Helgoländer Meeresunters.*, **42**, 199-241.
- Burrows E.M. (1991). *Seaweeds of the British Isles. 2 : Chlorophyta*. Natural History Museum Publ., Londres, 238 pp.
- Carlton J.T. (1985). Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms : the biology of ballast water. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, **23**, 313-371.
- Carlton J.T. (1989). Man's role in changing the face of the Ocean : biological invasions and implications for conservation of nearshore environments. *Conserv. Biol.*, **3**, 265-273.
- Carlton J.T. et J.A. Scanlon (1985). Progression and dispersal of introduced alga : *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* (Chlorophyta) on the Atlantic coast of North America. *Botanica mar.*, **28**, 155-165.
- Carmin J. (1934). Algae of Palestinian shores. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **653**, 1-7.
- Cecere E. (1990). Sulla presenza nel golfo di Taranto di una specie nuova per il Mediterraneo : *Solieria filiformis* (Kützting) Gabrielson (Rhodophyta, Gigartinales). *Oebalia, Suppl.*, **16**, 629-631.
- Cecere E. et C. Perrone (1990). Variabilità morfologica di *Solieria filiformis* (Kützting) Gabrielson nel mar Piccolo di Taranto. *Oebalia, Suppl.*, **16**, 323-333.
- Chihara M. (1962). Life cycle of the Bonnemaisoniaceae algae in Japan (2). *Scient. Rept Tokyo Kyoiku Daigaku*, **11**, Sect. B, 161, 27-53.
- Cinelli F. (1979). *Acetabularia acetabulum* (L.) Silva, *Acetabularia parvula* Solms-Laubach and *Dasycladus vermicularis* (Scopoli) Krasser (Chlorophyta, Dasycladaceae) : ecology and distribution in the Mediterranean Sea, in : *Development Biology of Acetabularia*, S. Bonotto, V. Kefeli et S. Puisseux-Dao, éditeurs. Elsevier, North-Holland Medical Press, Amsterdam, Pays-Bas, 3-14.
- Cinelli F. (1981). Biogeography and ecology of the Sicily channel. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, **10**, 235-240.
- Cinelli F. (1985). On the biogeography of the benthic algae of the Mediterranean, in : *Mediterranean marine ecosystems*. M. Moraitou-Apostolopoulou et V. Kiortsis, éditeurs. Plenum Press, New York, USA, 49-56.
- Cinelli F. et G. Sartoni (1969). «*Acrothamnion*» J. Ag. (Rhodophyta, Ceramiaceae) : genere algale nuovo per il mare Mediterraneo. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **37**, 567-574.
- Cinelli F. et G. Guglielmi (1977). Sur la présence, sur la côte des Albères (Pyrénées-Orientales), d'une algue de la famille des Solieriacées (Rhodophycées, Gigartinales). *Vie Milieu*, **27**, 2A, 293-296.
- Cinelli F., U. Salghetti-Drioli et F. Serena (1984). Nota sull'areale di *Acrothamnion preissii* (Sonder) Wollaston nell'Alto Tirreno. *Quaderni Mus. Sto. nat., Livorno*, **5**, 57-60.
- Cirik S. (1978). Recherches sur la végétation marine des côtes turques de la mer Égée. Études particulières des Peyssonneliacées de Turquie. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, France*, 172 pp.
- Clayton M.N. (1975). A study of variation in Australian species of *Colpomenia* (Phaeophyta, Scytosiphonales). *Phycologia*, **14**, 187-195.
- Conde F. (1984). Catalogo de las algas macrobentónicas marinas de Malaga. *Acta bot. Malacit.*, **9**, 47-78.
- Conde F. et J.A. Seoane Camba (1982 a). Nuevas aportaciones a la Algología del litoral andaluz. Homenaje almariense al Botánico Rufino Sagredo, 83-96.
- Conde F. et J.A. Seoane Camba (1982 b). Corología de las especies de alga en relación a ciertos factores ecológicos en el litoral Malagueno. *Coll. Botanica*, **13**, 783-802.
- Cook C.D.K. (1990). Origin, autoecology, and spread of some of the world's most troublesome aquatic weeds, in : *Aquatic Weeds, the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*, A.H. Pieterse et K.J. Murphy, éditeurs. Oxford University Press, Oxford, UK, 30-38.
- Coppejans E. (1983). *Iconographie d'algues méditerranéennes. Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta*. Bibliotheca Phycologica 63, J. Cramer, Valdez.
- Cormaci M. et G. Furnari (1988). Sulla presenza nell'Italia meridionale di alcune alghe marine bentoniche rare per il Mediterraneo. *G. bot. ital.*, **122**, 215-226.
- Cormaci M., G. Furnari et D. Serio (1991). First record of the austral species *Plocamium secundatum* (Gigartinales, Rhodophyta) from the Mediterranean Sea. *Cryptogam. Algol.*, **12**, 235-244.
- Cormaci M., G. Furnari, G. Alongi R., Dinaro et F. Pizzuto (1992). On the occurrence in Sicily of three Florideophyceae new to the Mediterranean Sea. *Botanica mar.*, **35**, 447-449.
- Cremades J. (1989). *Ethelia fissurata* (Crouan frat.) Denizot y *Chaetomorpha pachynema* (Mont.) Montagne in Kützing en las Islas Baleares. *An. Jard. bot. Madrid*, **46**, 341-343.
- Critchley A.T. (1983). The establishment and increase of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt population within the Solent area of Southern Britain. II : An investigation of the increase in canopy cover of the alga at low water. *Botanica mar.*, **26**, 547-552.
- Critchley A.T. et R. Dijkema (1984). On the presence of the introduced brown alga *Sargassum muticum*, attached to commercially imported *Ostrea edulis* in the S.W. Netherlands. *Botanica mar.*, **27**, 211-216.
- Critchley A.T., W.F. Farnham et S.L. Morrell (1983). A chronology of new European sites of attachment for the invasive brown alga *Sargassum muticum*, 1973-1981. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **63**, 799-811.

- Critchley A.T., W.F. Farnham, et S.L. Morrell (1986). An account of the attempted control of an introduced marine alga, *Sargassum muticum*, in Southern England. *Biol. Conserv.*, **35**, 313-332.
- Critchley A.T., P.H. Nienhuis et K. Verschuure (1987). Presence and development of populations of introduced brown alga *Sargassum muticum* in the south west Netherlands. *Hydrobiologia*, **151/152**, 245-255.
- Delépine R. (1959). Observations sur quelques *Codium* (Chlorophycées) des côtes françaises. *Revue gén. Bot.*, **66**, 1-29.
- Diapoulis A. et M. Verlaque (1981). Contribution à la flore des algues marines de la Grèce. *Thalassographica*, **4**, 99-104.
- Diapoulis A., M. Verlaque, P. Huvé et C.-F. Boudouresque (1985). Sur la présence du genre *Sarconema* (Solieriaceae, Rhodophyta) en Grèce. *Vie Milieu*, **35**, 57-59.
- Dini F., A. Guerriero, P. Giubbilini, A. Meinesz, D. Pesando, M. Durant-Clément et F. Pietra (1992). Ciliates as a probe for biological pollution produced by the seaweed *Caulerpa taxifolia*. *Proceedings of the Third Asian Conference on Ciliate Genetics, Cell Biology and Molecular Biology, Shenzhen*, 8.1.
- Dixon P.S. et L.M. Irvine (1977). *Seaweeds of the British Isles. 1 : Rhodophyta. Part 1 : Introduction, Nemaliales, Gigartinales*. British Museum natural Hist. Press, Londres, UK, 252 pp.
- Dizerbo A.H. (1984). Quelques végétaux maritimes et marins apparus sur les côtes du massif armoricain. *C.r. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **60**, 43-50.
- Djellouli A. (1987). Sur la présence de *Codium fragile* (Suringar) Hariot (Codiaceae, Ulvophyceae) en Tunisie. *Bull. Soc. linn. Provence*, **39**, 103-105.
- Doty M.S. (1961). *Acanthophora*, a possible invader of the marine flora in Hawaii. *Pacif. Sci.*, **15**, 547-552.
- Doty M.S. (1973). Marine organisms. Tropical algal ecology and conservation, in : *Nature conservation in the Pacific*, A.B. Costine et R.H. Groves, éditeurs. Australian national University Press, Canberra, 183-196.
- Drake J.A., H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves., F.J. Kruger, M. Rejmanek et M. Williamson, éditeurs (1989). *Biological invasions. A global perspective. Scope 37*. John Wiley and Sons Publ., Chichester, UK, 525 pp.
- Dubois A. et M. Lauret (1991). Macroflore benthique, in : *Ecotau. Programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau. Synthèse des résultats*, D. Jouffre et M. Amanieu, éditeurs. Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, France, 115-118.
- Elton C.S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, 181 pp.
- Farghaly M.E.S. (1980). Algues benthiques de la Mer Rouge et du bassin occidental de l'Océan Indien. *Thèse de Sciences naturelles, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France*, 301 pp.
- Farnham W.F. (1980). Studies on aliens in the marine flora of southern England, in : *The Shore Environment. Vol. 2 : Ecosystems*, J.H. Price, D.E.G. Irvine et W.F. Farnham, éditeurs. Syst. Ass. Spec., 17 (b), Academic Press, London, UK, 875-914.
- Feldmann J. (1931). Note sur quelques algues marines de Tunisie. *Notes Sm. océanogr. Salambô*, **24**, 1-20.
- Feldmann J. (1956). Sur la parthénogenèse du *Codium fragile* (Sur.) Hariot dans la Méditerranée. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **243**, 305-307.
- Feldmann J. (1957). La reproduction des algues marines dans ses rapports avec leur situation géographique. *Année biol.*, **33**, 1-2, 49-56.
- Feldmann J. et G. Feldmann (1938). Présence du *Lophocladia laleemandii* (Mont.) Schmitz aux environs d'Alger. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **29**, 479.
- Feldmann J. et G. Feldmann (1942). Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. *Anns Sci. nat. Sér. II. Bot.*, **3**, 75-175.
- Fletcher R.L. (1987). *Seaweeds of the British Isles. 3 : Fucophyceae (Phaeophyceae). Part I*, Br. Mus. nat. Hist. Press, Londres, 359 pp.
- Fletcher R.L. et S.M. Fletcher (1975). Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. I : Ecology and reproduction. *Botanica mar.*, **18**, 149-156.
- Floc'h J.-Y., R. Pajot et I. Wallentinus (1991). The Japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coast of France and its possible establishment in European waters. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **47**, 3, 379-390.
- Forti A. (1928). Nuove segnalazioni di alghe passivamente trasportate a traverso al canale di Suez, poi naturalizzate. *Nuovo G. botanica ital., n. s.*, **34**, 2, 1443-1451.
- Fritsch C. (1895). Über die Auffindung einer marinen Hydrocharidae im Mittelmeer. *Verh. Zool. Bot. gesamten Wien*, **45**, 104-106.
- Gallardo T., A. Gomez Garreta, M.A. Ribera, M. Cormaci, G. Furnari, G. Giaccone et C.-F. Boudouresque (1993). Check-list of Mediterranean seaweeds. II: Chloropyceae Wille s.l. *Botanica mar.*, **36**, 399-421.
- Gargiulo M.G., F. De Masi et G. Tripodi (1992). *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeophyta, Fucales) is spreading in the Lagoon of Venice (Northern Adriatic Sea). *G. bot. ital.*, **126**, 2, 259.
- Gayral P. (1988). Introduction d'espèces non-indigènes, in : *Colloque Valva 1982. Table Ronde B5*, R. Delépine, J. Gaillard et P. Morand, éditeurs. CNRS / IFREMER Publ., 275-276.
- Gerbal M., N. Ben Maiz et C.-F. Boudouresque (1985). Les peuplements à *Sargassum muticum* de l'étang de Thau : données préliminaires sur la flore algale. *Congrès national des Sociétés savantes*, **110**, 241-254.
- Giaccone G. (1978). Revisione della flora marina del mare Adriatico. *Annuario Parco mar. Miramare, Stne. Controllo WWF*, **6**, 19, 118 pp.
- Giaccone G. et R.M. Geraci (1989). Biogeografia delle alghe del Mediterraneo. *An. J. botanica Madrid*, **46**, 27-34.
- Giaccone G., P. Colonna, C. Graziano, A.M. Mannino, E. Tornatore, M. Cormaci, G. Furnari et B. Scammacca (1985). Revisione della flora marina di Sicilia e isole minori. *Boln Accad. Gioenia Sci. nat.*, **18**, 537-781.
- Giraud G. (1960). La répartition géographique de l'*Acetabularia moebii* Solms. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **6**, 14-15.
- Godeaux J. (1989). Table ronde «Étude comparative du bassin levantin, du canal de Suez et de la Mer Rouge (biogéographie, écologie et systématique du plancton)». *Rapp. P.-v. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, **31**, 3, 503-515.
- Gomez Garreta M.A., M.A. Ribera Siguan. et J.A. Seoane Camba (1979). Nuevas citas para la flora algologica de Baleares. *Acta bot. Malacit.*, **5**, 29-38.
- Gorostiaga J.M., C. Casares, J.A. Fernandez., B. Perez et A. Sarasua (1988). Sobre la expansión de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt en la costa atlántica europea : su presencia en la costa Vasca. *Lurralde*, **11**, 437-443.
- Grizel H. et M. Héral (1991). Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *J. Cons. int. Explor. Mer*, **47**, 399-403.
- Groves R.H. et F. di Castri, éditeurs (1991). *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 485 pp.
- Guerriero A., A. Meinesz, M. D'Ambrosio et F. Pietra (1992). Isolation of toxic and potentially toxic sesqui- and monoterpenes from the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia* which has invaded the region of Cap Martin and Monaco. *Helvet. chim. Acta*, **75**, 689-695.
- Guner H., V. Aysel, A. Sukatar et M. Ozturk (1985). The flora of the Aegean Sea, Turkey. I : Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta and Angiospermae. *Doga Bilim Dergisi Az*, **9**, 271-280.
- Hamel G. (1926). Quelques algues rares ou nouvelles pour la flore méditerranéenne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **32**, 6, 420.
- Hamel G. (1930). Les *Caulerpes* méditerranéennes. *Revue algol.*, **5**, 229-230.
- Hanisak M.D. (1980). *Codium* : an invading seaweed. *Maritimes*, **24**, 10-11.

- den Hartog C. (1959). The epilithic algal communities occurring along the coast of the Netherlands. *Wentia*, **1**, 1-241.
- Hay H.C. (1990). The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *Br. phycol. J.*, **25**, 301-313.
- Hay H.C. et P.A. Luckens (1987). The Asian kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta, Laminariales) found in a New Zealand harbour. *N.Z. J. Bot.*, **25**, 329-332.
- Hay M.E. et S.D. Gaines (1984). Geographic differences in herbivore impact : do Pacific herbivores prevent Caribbean seaweeds from colonizing via the Panama canal? *Biotropica*, **16**, 24-30.
- Head S.M. (1987). Introduction, in : *Red Sea*, A.J. Edwards et S.M. Head, éditeurs. Key Environment Series, Pergamon Press, Oxford, UK, 1-21.
- van den Hoek C. (1987). The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Meeresunters.*, **41**, 261-272.
- van den Hoek C. et A.M. Breeman (1990). Seaweed biogeography of the North Atlantic : where are we now?, in : *Evolutionary Biogeography of the marine algae of the North Atlantic*, D.J. Garbary et G.R. South, éditeurs. NATO ASI Ser. G., Ecological Science, **22**, Springer Verlag, Berlin, Germany, 55-86.
- ICES (1991). Report of the Working Group on introductions and transfers of marine organisms, Helsinki, Finland 4-7 June 1991. ICES Report C.M., 1991 / F, 44 pp.
- ICES (1992). Report of the Working Group on introductions and transfers of marine organisms, Lisbon 14-17 April 1992. ICES Report C.M 1992 / F, 84 pp.
- Jephson N.A. et E.B.G. Jones (1977). The ecology of *Sargassum muticum* in relationship to indigenous algal communities. *J. Phycol.*, suppl., **13**, 33.
- Joyce J.C. (1990). Practical uses of aquatic weeds, in : *Aquatic Weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation*, A.H. Pieterse et K.J. Murphy, éditeurs. Oxford University Press, Oxford, 274-291.
- Joyce J.C. (1992). Impact of *Eichhornia* and *Hydrilla* in the United States. *ICES Marine Science Symposium*, **194**, 106-109.
- Knoepffler-Peguy M., T. Belsher, C.-F. Boudouresque et M. Laurent (1985). *Sargassum muticum* begins to invade the Mediterranean. *Aquat. Bot.*, **23**, 291-295.
- Knoepffler M., M.-C. Noailles, C.-F. Boudouresque et C. Abelard (1990). Phytobenthos des Pyrénées-Orientales : complément à l'inventaire : présence d'espèces non-indigènes (*Sargassum* et *Undaria*). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **115**, 37-43.
- Koussouris T., A. Nikolaïdou et L. Bogdanos (1973). Preliminary study of the phytobenthos of Lindos area (Rhodos Island). *Hellen. Oceanol. Limnol., Prakt. Inst. Oceanogr. Fish. Res.*, **11**, 715-743.
- Laborel J. (1992). Origine probable de la contamination du nouveau port des Lecques (Var) par *Caulerpa taxifolia*. Rapport LBMEB, Faculté des Sciences de Luminy, Université Aix-Marseille II, France, 3 pp.
- Lacombe H. et P. Tchernia (1960). Quelques traits généraux de l'hydrologie méditerranéenne. *Cah. océanogr.*, **8**, 1-527.
- Lauret M., R. Riouall et A. Dubois (1985). L'acclimatation et la croissance de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeophyceae) dans l'étang de Thau. *Actes du Congrès national des Sociétés savantes*, **110**, 223-231.
- Lazaridou E. et C.-F. Boudouresque (1992). On a new species of *Ceramium*, *Ceramium graecum* (Rhodophyta, Ceramiaceae) from Greece. *Botanica mar.*, **35**, 561-565.
- L'Hardy Halos M.T. (1968). Les Cériamiacées des côtes de Bretagne. I : Le genre *Antithamnion* Nägeli. *Revue algol.*, **2**, 152-183.
- Lipkin Y. (1972). Contribution to the knowledge of Suez canal migration. Marine algal and sea-grass flora of the Suez canal. *Israel J. Zool.*, **21**, 405-446.
- Lipkin Y. (1975 a). *Halophila stipulacea*, a review of successful immigration. *Aquat. Bot.*, **1**, 203-215.
- Lipkin Y. (1975 b). *Halophila stipulacea* in Cyprus and Rhodes, 1967-1970. *Aquat. Bot.*, **1**, 309-320.
- Lundberg B. (1989). Food habits of *Siganus rivulatus*, a Lessepsian migrant, as adapted to algal resources at the coast of Israel, in : *Environment Quality and Ecosystem Stability. IV B*, E. Spanier, Y. Steinberger et M. Luria, éditeurs. Environ. Qual. ISEEQS Pub. Jerusalem, 113-124.
- Luning K. (1990). *Seaweeds, their environment, Biogeography and Ecophysiology*. Wiley-Interscience Publ., New York, USA, 527 pp.
- Mac Arthur R.H. et E.O. Wilson (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, USA, 203 pp.
- Magne F. (1986 a). Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarnensis* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). I: Formation et début du développement des tétraspoires. *Cryptogam. Algol.*, **7**, 135-147.
- Magne F. (1986 b). Anomalies du développement chez *Antithamnionella sarnensis* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). II: Nature des individus issus des tétraspoires. *Cryptogam. Algol.*, **7**, 215-229.
- Magne F. (1991). Sur la répartition géographique de l'*Antithamnionella sarnensis* (Rhodophyta, Ceramiales). *Cryptogam. Algol.*, **12**, 121-124.
- Magne F. (1992). *Goniotrichopsis* (Rhodophycées, Porphyridiales) en Europe. *Cryptogam. Algol.*, **13**, 109-112.
- May V. (1976). Changing dominance of an algal species *Caulerpa filiformis* (Suhr.) Hering. *Telopea*, **1**, 136-138.
- Mayet L. (1992). Alerte verte en Méditerranée. *Science et Avenir*, **541**, 34-37.
- Mayhoub H. (1976 a). Sur l'existence d'un *Derbesia* dans le cycle de l'*Halicystis boergesenii* Iyengar et Raman. (Chlorophycées, Derbésiales). *C.r. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **282**, 707-710.
- Mayhoub H. (1976 b). Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Étude expérimentale sur la morphogenèse et le développement de quelques espèces peu connues. *Thèse de Sciences naturelles, Université de Caen, France*, 286 pp.
- Mayhoub H. (1989). Envahissement de la côte syrienne par une algue brune de Mer Rouge. *Damascus Univ. J.*, **5**, 65-79.
- Mayhoub H. et C. Billard (1991). Contribution à la connaissance d'un *Styopodium* (Dictyotales, Phaeophyceae) installé récemment sur les côtes syriennes. *Cryptogam. Algol.*, **12**, 125-135.
- Meinez A. (1992). Modes de dissémination de l'algue *Caulerpa taxifolia* introduite en Méditerranée. *Rapp. P.-v. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, **33**, 44.
- Meinez A. et B. Hesse (1991). Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta*, **14**, 4, 415-426.
- Meinez A., J. de Vaugelas, L. Benichou, G. Caye, J.-M. Cottalorda, L. Delahaye, M. Fèbvre, S. Garcin, T. Komatsu, R. Lemée, X. Mari, H. Molenaar, L. Perney et A. Venturini (1993 a). Suivi de l'invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Situation au 31 décembre 1992. Rapport du Laboratoire d'Environnement marin littoral, Université Nice-Sophia Antipolis et GIS Posidonie, France, 80 pp.
- Meinez A., J. de Vaugelas, B. Hesse et X. Mari (1993 b). Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in northern Mediterranean waters. *J. appl. Phycol.*, **5**, 141-147.
- Mendez Domingo C. (1957). Sur l'existence de *Colpomenia peregrina* (Sauv.) Hamel dans la Méditerranée. *Vie Milieu*, **8**, 92-98.
- Menezes J., F. Ruano et J.C. de Oliveira (1992). Portugal, national report, 1990-1991. Report of the ICES Working Group on introductions and transfers of marine organisms, Lisbon, Portugal, 14-17 April 1992, 64-65.
- Meslin R. (1964). Sur la naturalisation du *Codium fragile* (Suring.) Hariot et son extension aux côtes de Normandie. *Bull. Lab. marit. Dinard*, **49/50**, 110-117.

- Mollion J. (1984). Seaweed cultivation for phycocolloid in the Mediterranean. *Hydrobiologia*, **116/117**, 288-291.
- Mollion J. (1988). Expériences de culture d'algues à carraghénanes en Corse, in : *Colloque Valva 1982*, R. Delépine J. Gaillard et P. Morand, éditeurs. CNRS / IFREMER Publ., 189-194.
- Mooney H.A. et J.A. Drake, éditeurs (1986). *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Ecological Studies*, 58. Springer Verlag, New-York, USA, 321 pp.
- Neushul M., C.D. Amsler, D.C. Reed et R.J. Lewis (1988). Dispersal of marine plants for aquacultural purposes. *J. Shellfish Res.*, **7**, 555.
- Nicholson N., H. Hosmer, K. Bird, L. Hart, W. Sandlin, C. Shoemaker et C. Sloan (1981). The biology of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt at Santa Catalina Island, California. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, **8**, 416-425.
- Nienhuis P.H. (1982). Attached *Sargassum muticum* found in the South-West Netherlands. *Aquat. Bot.*, **12**, 189-195.
- Nizamuddin M. (1981). *Contribution to the marine algae of Libya. Dictyotales*. Bibliotheca Phycologica, **54**, J. Gramer, Valduz, Espagne.
- Nizamuddin M. (1991). *The green marine algae of Libya*. M. Nizamuddin et Elga Publ., Bern, Suisse, 227 pp.
- Nizamuddin M. et M. Godeh (1989). *Stypodium tubruquense* (Phaeophyta, Dictyotales), a new species from the Mediterranean Sea. *Willdenowia*, **18**, 603-608.
- Norton T.A. (1976). Why is *Sargassum muticum* so invasive? *Br. phycol. J.*, **11**, 197-198.
- Ormond R. et A. Edwards (1987). Red Sea Fishes, in : *Red Sea*, A.J. Edwards et S.M. Head, éditeurs. Key Environment Series, Pergamon Press, Oxford, UK, 251-287.
- Papenfuss G.F. (1968). A history, catalogue, and bibliography of the Red Sea benthic algae. *Israel J. Bot.*, **17**, 1-118.
- Parkes H.M. (1975). Records of *Codium* species in Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy, Sect. B*, **75**, 125-134.
- Péres J.-M. (1967). The Mediterranean benthos. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, **5**, 449-533.
- Perez R. et J.-P. Braud (1978). Possibilité d'une culture industrielle de l'algue rouge *Euclima spinosum* dans le golfe de Tadjourah. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, **285**, 27 pp.
- Perez R., J.Y. Lee. et C. Juge (1981). Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite accidentellement dans l'étang de Thau. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, **315**, 1-12.
- Perez R., R. Kaas et O. Barbaroux (1984). Culture expérimentale de l'algue *Undaria pinnatifida* sur les côtes de France. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, **343**, 3-15.
- Perez R., R. Kaas, O. Barbaroux, S. Arbault, N. Le Bayon et J.-Y. Moigne (1992 a). *Undaria*, une Japonaise en Bretagne : nouvelle technique de culture d'une algue alimentaire. *Equinoxe*, **36**, 19-30.
- Perez R., R. Kaas, F. Campello, S. Arbault et O. Barbaroux (1992 b). La culture des algues marines dans le monde. IFREMER, Publ., 614 pp.
- Perez-Ruzafa I. et M. Honrubia (1984). Aportacion al conocimiento de la flora algal bentónica de la Costa Murciana III. *Annl. biol., Esp.*, **2**, 135-146.
- Peters A.F., H. Kawai et I. Novacek (1992). Intraspecific sterility barrier provides evidence that introduction of *Sphaerotrichia divaricata* (Phaeophyceae, Chordariales) into Mediterranean was from Japan. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, **14**, Abstract 249, 115.
- Petersen H.E. (1918). Algae (excl. calcareous algae). *Report of the Danish Oceanographic Expedition, 1908-1910, to Medit. and adjac. Seas, II, Biol.*, **K3**, 1-20.
- Pieterse A.H. (1990). Introduction, in : *Aquatic Weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation*, A.H. Pieterse. et K.J. Murphy, éditeurs. Oxford University Press, Oxford, UK, 3-16.
- Pieterse A.H. et K.J. Murphy, éditeurs (1990). *Aquatic Weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation*, Oxford University Press, Oxford, UK, 593 pp.
- Pizzuto F. et D. Serio (1992). First record of *Antithamnion ogdeniae* Abbott (Ceramiaceae, Rodophyta) from Italy. *Bull. Inst. océanogr., Monaco, n° spéc.*, **9**, 37-41.
- Por F.D. (1971). One hundred years of Suez Canal. A century of Lessepsian migration : retrospect and viewpoints. *Syst. Zool.*, **20**, 138-159.
- Por F.D. (1978). *Lessepsian migration. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez canal. Ecological Studies*, 23. Springer Verlag, Berlin, Germany, 228 pp.
- Por F.D. (1980). The Lessepsian biogeographic province of the Eastern Mediterranean, in : *Journées «Études sur la Systématique évolutive et la Biogéographie en Méditerranée»*, Cagliari, Italy, 13-14 Octobre 1980, CIESM Publ., Monaco, 81-84.
- Por F.D. (1990). Lessepsian migration. An appraisal and new data. *Bull. Inst. océanogr., Monaco, n° spéc.*, **7**, 1-10.
- Por F.D. et C. Dimentman (1985). Continuity of Messinian biota in the Mediterranean basin, in : *Geological evolution of the Mediterranean basin*, D.J. Stanley et F.C. Wezel, éditeurs. Springer Verlag, New-York, USA, 545-557.
- Posey M.H. (1988). Community changes associated with the spread of an introduced seagrass *Zostera japonica*. *Ecology*, **69**, 974-983.
- Ramadé F. (1984). *Éléments d'écologie. Écologie fondamentale*. McGraw-Hill Publ., Paris, I-IX, 403 pp.
- Ramon E. et I. Friedmann (1965). The gametophyte of *Padina* in the Mediterranean. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, **5**, 183-195.
- Rayss T. (1941). Sur les Caulerpes de la côte palestinienne. *Palest. J. Bot.*, **2**, 103-124.
- Rayss T. (1954). Les algues tropicales de la Méditerranée orientale et leur origine probable. *Rapport et Commission du 8^{ème} Congrès international de Botanique, Paris, Sect. 17*, 148-149.
- Rayss T. (1955). Les algues marines des côtes palestiniennes : I. Chlorophyceae. *Bull. Sea Fish. Res. Stn. Haifa*, **9**, 1-36.
- Rayss T. (1959 a). Considérations sur la flore algale de la péninsule du Sinä. *Colloque international du CNRS, «Écologie des algues marines»*, Dinard, 20-28 septembre 1957, 167-175.
- Rayss T. (1959 b). Contribution à la connaissance de la flore marine de la Mer Rouge. *Bull. Sea Fish. Res. Stn. Haifa*, **23**, 1-32.
- Rayss T. (1963). Sur la présence dans la Méditerranée orientale des algues tropicales de la famille des Solieriaceae. *Lucr. Grad. Bot. Bucarest, Roumanie*, 1961-1962, 91-106.
- Reinhold T. (1898). Meeresalgen von der Insel Rhodos. *Hedwigia*, **37**, 87-90.
- de Reviers B. (1989). Réalisation d'une ferme de culture industrielle de *Euclima* aux Maldives. *Oceanis*, **15**, 749-752.
- Ribera M.A., A. Gomez-Garreta, T. Gallardo, M. Cormaci, G. Furnari et G. Giaccone (1992). Check-list of Mediterranean seaweeds. I : Fucophyceae (Warming, 1884). *Botanica mar.*, **35**, 109-130.
- Ribera Siguan M.A. et J. Soto Moreno (1992). Presence of *Antithamnion algeriense* (Rhodophyta, Ceramiales) on the Spanish coasts. *Cryptogam. Algol.*, **13**, 25-30.
- Riouall R. (1985). Sur la présence dans l'étang de Thau (Hérault, France) de *Sphaerotrichia divaricata* (C. Agardh) Kylin et Chorda filum (L.) Stackhouse. *Botanica mar.*, **27**, 83-86.
- Riouall R., M.D. Guiry et L. Codomier (1985). Introduction d'une espèce foliacée de *Grateloupia* dans la flore marine de l'étang de Thau (Hérault, France). *Cryptogam. Algol.*, **6**, 91-98.
- Rogl F. et F.F. Steininger (1984). Neogene paratethys, Mediterranean, and Indo-Pacific seaways. Implications for the paleobiogeography of marine and terrestrial biotas, in : *Fossils and Climate*, P.J. Brenchley, éditeur. Wiley, Chichester, UK, 171-200.
- Rouch J. (1946). *Traité d'Océanographie physique, 2 : L'eau de mer*. Payot, Paris, 349 pp.

- Round F.E.** (1981). *The ecology of algae*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 653 pp.
- Rueness J.** (1989). *Sargassum muticum* and other introduced Japanese macroalgae : biological pollution of European coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, **20**, 173-176.
- Rull Lluch J. et A. Gomez Garreta** (1990). Aportacio al coneixement de la flora bentonica marina del Cap de Creus (Alt Empordà). *Folia bot. Misc.*, **7**, 37-42.
- Rull Lluch J., M.A. Ribera et A. Gomez Garreta** (1991). Quelques Rhodophyta intéressantes de la Méditerranée. *Nova Hedwigia*, **52**, 149-159.
- Russell D.J.** (1992). The ecological invasion of Hawaiian reefs by two marine red algae, *Acanthophora spicifera* (Vahl) Boerg. and *Hypnea musciformis* (Wulfen) J. Ag., and their association with two native species, *Laurencia nidifica* J. Ag. and *Hypnea cervicornis* J. Ag. *ICES Marine Scientific Symposium*, **194**, 110-125.
- Safriel U.N. et U. Ritte** (1986). Suez canal migration and Mediterranean colonization. Their relative importance in Lessepsian migration. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, **29**, 5, 259-263.
- Sancholle M.** (1988). Présence de *Fucus spiralis* (Phaeophyceae) en Méditerranée occidentale. *Cryptogam. Algol.*, **9**, 157-162.
- Sara M.** (1985). Ecological factors and their biogeographic consequences in the Mediterranean Ecosystems, in : *Mediterranean marine ecosystems*, M. Moraitou-Apostolopoulou et V. Kiortsis, éditeurs. Plenum Press, New-York, 1-17.
- Sartoni G.** (1992). *Stichothamnion cymatophilum* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) a new record for Mediterranean algal flora. *Cryptogam. Algol.*, **13**, 39-44.
- Sartoni G. et M. Sarti** (1976). Sulla presenza a Livorno di «*Aglaothamnion feldmanniae*» L'Hardy-Halos. *Informatore Bot. ital.*, **8**, 185.
- Sauvageau C.** (1918). Sur la dissémination et la naturalisation de quelques algues marines. *Bull. Inst. océanogr, Monaco*, **342**, 1-28.
- Sauvageau C.** (1925 a). Sur la naturalisation en France d'une Floridée australasienne (*Asparagopsis armata* Harv.) et sur ses iodures. *C.r. Acad. Sci., Paris*, **180**.
- Sauvageau C.** (1925 b). Sur quelques algues floridées renfermant de l'iode à l'état libre. *Bull. Stm. Biol. Arcachon*, **22**, 43 pp.
- Sauvageau C.** (1927). Sur le *Colpomenia sinuosa* Derb. et Sol. *Bull. Stm. Biol. Arcachon*, **24**, 309-356.
- Silva P.C.** (1957). The dichotomous species of *Codium* in Britain. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **34**, 565-577.
- Silva P.C.** (1960). *Codium* (Chlorophyta) of the tropical western Atlantic. *Nova Hedwigia*, **1**, 497-536, pl. 107-123.
- Sindermann C.J.** (1991). Case histories of effects of transfers and introductions on marine resources. Introduction. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **47**, 377-378.
- Svedelius N.** (1933). On the development of *Asparagopsis armata* Harv. and *Bonnemaisonia asparagoides* (Wood.) Ag. A contribution to the cytology of the haplobiontic Rhodophyceae. *Nova Acta Reg. Soc. sci. Upsal., Ser. IV*, **9**, 1-61.
- Thélin I.** (1984). Nouvelle signalisation d'*Acrothamnion preissii* (Sonder) Wollaston sur les côtes françaises de Méditerranée. *Trav. sci. Parc natn. Port-Cros, Fr.*, **10**, 171-172.
- Turner G.E., éditeur** (1988). Codes of practice and manual of procedures for consideration of introductions and transfers of marine and freshwater organisms. *ICES Coop. Res. Rept*, **159**, 44 pp.
- Utting S.D. et B.E. Spencer** (1992). Introductions of marine bivalve molluscs into the United Kingdom for commercial culture. Case histories. *ICES mar. Sci. Symp.*, **194**, 84-91.
- Verlaque M.** (1981). Contribution à la flore des algues marines de Méditerranée : espèces nouvelles pour la Méditerranée occidentale. *Botanica mar.*, **24**, 559-568.
- Verlaque M.** (1987). Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale. Étude structurale et dynamique du phytobenthos et analyse des relations faune-flore. *Thèse de Sciences naturelles, Université Aix-Marseille II, France*, 389 pp.
- Verlaque M.** (1989). Contribution à la flore des algues marines de Méditerranée : espèces rares ou nouvelles pour les côtes françaises. *Botanica mar.*, **32**, 101-113.
- Verlaque M.** (1990). Végétation marine de la Corse (Méditerranée). VIII : Documents pour la flore des algues. *Vie Milieu*, **40**, 79-92.
- Verlaque M. et J. Tine** (1981). Marine vegetation of Toulon (Var, France) : algae and seagrasses. *Thalassographica*, **4**, 5-38.
- Verlaque M. et R. Riouall** (1989). Introduction de *Polysiphonia nigrescens* et d'*Antithamnion nipponicum* (Rhodophyta, Ceramiales) sur le littoral méditerranéen français. *Cryptogam. Algol.*, **10**, 313-323.
- Verlaque M. et C.-F. Boudouresque** (1991). *Stypodium schimperi* (Buchinger ex Kützing) Verlaque et Boudouresque comb. nov. (Dictyotales, Fucophyceae), algue de Mer Rouge récemment apparue en Méditerranée. *Cryptogam. Algol.*, **12**, 195-211.
- Verlaque M. et H. Seridi** (1991). *Antithamnion algeriensis* nov. sp. (Ceramiales, Rhodophyta) from Algeria (Mediterranean Sea). *Botanica mar.*, **34**, 153-160.
- Ville J.** (1968). Le genre *Colpomenia* (Scytosiphonale, Isogénératee, Phéophycée) dans la région de Sète. *Thèse de 3^{ème} cycle, Faculté des Sciences de Montpellier, France*, 97 pp.
- Wallentinus I.** (1992 a). Introduced algae in ICES Member Countries. *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, **14**, Abstract 312, 130.
- Wallentinus I.** (1992 b). The dispersal of *Sargassum muticum* in the ICES Countries. *Report of the ICES Working Group on introductions and transfers of marine organisms, Lisbon, Portugal, 14-17 April 1992*, 21-26.
- Welcomme R.L.** (1992). A history of international introductions of inland aquatic species. *ICES mar. Sci. Symp.*, **194**, 3-14.
- Withers R.G., W.F. Farnham, S. Lewey, N.A. Jephson, J.M. Haythorn et P.N.G. Gray** (1975). The epibionts of *Sargassum muticum* in British waters. *Mar. Biol.*, **31**, 79-86.
- Zibrowius H.** (1991). Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species. *Mésogée*, **51**, 83-107.