

Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale

Introduction
Caulerpa taxifolia
Méditerranée

Introduced species
Caulerpa taxifolia
Mediterranean

Alexandre MEINESZ et Bruno HESSE

Laboratoire «Environnement marin littoral», Université de Nice-Sophia Antipolis, Parc Valrose, 06034 Nice Cedex, France.

Reçu le 14/03/91, révisé le 2/05/91, accepté le 3/05/91.

RÉSUMÉ

L'algue tropicale marine *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh est utilisée, depuis une dizaine d'années, dans les aquariums du Musée Océanographique de Monaco pour décorer les bacs tropicaux. Son introduction accidentelle dans le milieu naturel, devant le musée, date de 1984. Elle s'est développée d'abord localement sous le Musée Océanographique, qui est situé en bord de mer, et a bien résisté aux températures hivernales (entre 11 et 13 °C). Son peuplement s'est peu à peu étendu sur tous les substrats (roche, sable et vase), sur une large amplitude bathymétrique (3 à 35 m) de ce site relativement battu. Ce n'est que durant l'été 1990 que sa présence nous a été signalée à l'est et à l'ouest de Monaco. A l'est, elle est présente sur toute la face est du Cap Martin (à 3 km de Monaco), et s'étend sur la face ouest. A l'ouest nous l'avons observée, à 150 km de Monaco, près de Toulon. Dans les sites où elle s'est établie il y a plus de trois ans, son recouvrement atteint 100 % sur de larges surfaces, entre 5 et 25 m. Des secteurs présentant des peuplements de phanérogames marines pérennantes *Cymodocea nodosa* et *Posidonia oceanica* sont recouverts par les frondes de *C. taxifolia*, qui peuvent atteindre une longueur de 62 cm. Le développement de cette espèce en Méditerranée (densité des peuplements, taille des frondes) présente des caractéristiques qui n'ont jamais été rencontrées dans les régions tropicales d'où elle est connue. La rapide extension de cette algue est vraisemblablement due à une reproduction, sexuée et végétative, très efficace. Ainsi, au rythme de l'invasion actuellement constatée, une extension géographique très rapide de cette espèce est prévisible et, partout où elle s'implante, elle modifie considérablement les peuplements végétaux de l'étage infralittoral. Cette espèce, comme la plupart de celles du genre *Caulerpa*, contient des toxines (caulerpényne), qui peuvent jouer un rôle dans la lutte contre les autres organismes (brouteurs, épiphytes, compétiteurs). Seules certaines espèces animales seront susceptibles de manger cette algue, comme la saupe, *Sarpa salpa*. Les toxines accumulées par les poissons qui consomment des *Caulerpa*, peuvent les rendre impropres à la consommation, leur ingestion donnant des symptômes semblables à ceux de la ciguatera. Jamais une espèce qui présente de telles caractéristiques potentiellement néfastes pour les peuplements indigènes n'a été introduite en Méditerranée. Cette pollution biologique pose le problème international du rejet en mer des eaux provenant des aquariums ou bassins de culture d'espèces exotiques. L'absence de réglementation concernant l'importation, de plus en plus aisée, d'espèces exotiques marines risque de créer des accidents comparables, qui peuvent concerner des algues, mais aussi des métazoaires et des micro-organismes.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 4, 415-426.

ABSTRACT

Introduction of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* and its invasion of the Northwestern Mediterranean

The tropical alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh has been displayed over the last fifteen years in tropical aquaria at the Oceanographic Museum, Monaco. Its accidental introduction into the natural environment dates from 1984. It developed first in the sea immediately below the museum, and resisted winter temperatures of 11 to 13°C. Gradually the population spread over all types of substrate, including rock, sand and mud, and over a wide range of depth, 3 to 35 m, on this relatively exposed site. In summer 1990 we became aware of its presence both to the east and to the west of Monaco. To the east, it now occurs on the whole of the eastern side of Cap Martin (3 km from Monaco) and is spreading over the west face. To the west we have observed it 150 km from Monaco near Toulon. In those sites which it colonized three years ago, its coverage now reaches 100 % over extensive areas in depths between 5 and 25 m. Areas supporting stands of *Cymodocea nodosa* and *Posidonia oceanica* are covered by fronds of *C. taxifolia*, which measure up to 45 cm in length. The development characteristics of the species in the Mediterranean, such as population density and frond length, are different from those in its native tropical areas. The rapid spreading of this alga is probably due both to sexual reproduction and to efficient vegetative reproduction. At the rate of spreading observed at present, further rapid extension of its range is to be feared. Moreover, wherever it becomes established, it considerably modifies the vegetal communities in the infralittoral zone. This species, like most of those in the genus *Caulerpa*, contains the toxin, caulerpenyn, which may play a role against other organisms such as grazers, epiphytes and competitors. This alga will be eaten only by certain animals such as the Mediterranean bream or saupe, *Sarpa salpa*. The toxin accumulated by fish which eat *Caulerpa* can render them unsuitable for human consumption, as their ingestion produces symptoms similar to those of *Ciguatera* poisoning. Never has a species so potentially harmful to the marine population been introduced into the Mediterranean. This biological pollution raises the major international problem of direct discharge of water having passed through aquaria or mariculture installations containing exotic species. As importing exotic marine species becomes technically easier, the lack of regulation risks further similar accidents concerning not only algae, but also metazoa and micro-organisms.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 4, 415-426.

INTRODUCTION

Ces dernières décennies, un certain nombre d'espèces d'algues ont été introduites en Méditerranée. Trois vecteurs étaient connus jusqu'à présent : 1) l'introduction régulière d'espèces provenant de la Mer Rouge depuis le creusement du canal de Suez (espèces Lessepsiennes) (Por, 1978) ; 2) l'importation involontaire d'espèces par la navigation internationale (spores ou thalles fixés dans les ballasts ou thalles fixés sur les coques des navires). Des espèces aujourd'hui très communes en Méditerranée ont vraisemblablement été introduites ainsi, et ont envahi toutes les mers d'Europe, il y a plus d'un demi-siècle, comme l'*Asparagopsis armata* Harvey ou le *Codium fragile* (Sur.) Hariot. L'*Acrothamnion preissii* (Sonder) Wollaston aurait été importé de la même manière, et s'est répandu successivement de l'Italie : région de Livourne (Cinelli et Sartoni, 1969), à la France : Villefranche-sur-

Mer, Alpes-Maritimes (Boillot *et al.*, 1982) et Saint-Tropez-Cap Camarat, Var (Thelin, 1984).

Plus récemment (depuis 1980), plusieurs espèces ont été involontairement introduites en Méditerranée, avec l'importation de naissains de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) en provenance du Japon. Parmi ces espèces, trois présentent un thalle très grand : *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, *Undaria japonica* (Harvey) Suringar et *Laminaria japonica* Areschoug ; elles sont apparues dans les étangs du Languedoc (Perez *et al.*, 1981 ; Gerbal *et al.*, 1985 ; Belsher *et al.*, 1985 ; Boudouresque *et al.*, 1985) et progressent en mer ouverte vers l'Espagne (Knoepffler-Peguy *et al.*, 1985 ; Boudouresque *et al.*, 1985).

Lorsque les algues importées entrent en compétition avec la flore indigène, elles sont qualifiées d'agressives et leur invasion de « pollution biologique » (Rueness, 1989). L'éradication de ces espèces a été maintes fois souhaitée

par la communauté scientifique internationale (Farnham et Jones, 1974), et a été tentée en Grande-Bretagne sur *Sargassum muticum* (Farnham, 1980 ; Gray et Jones, 1977).

C'est dans ce contexte que l'introduction, l'adaptation, et la rapide extension en Méditerranée d'une algue de grande taille : l'Ulvoophyceae (Caulerpales, Caulerpacées) *Caulerpa taxifolia*, d'origine pan-tropicale, provenant très vraisemblablement du rejet de boutures ou de zygotes issus de cultures de l'algue dans un aquarium public (Musée Océanographique de Monaco), doivent être analysées.

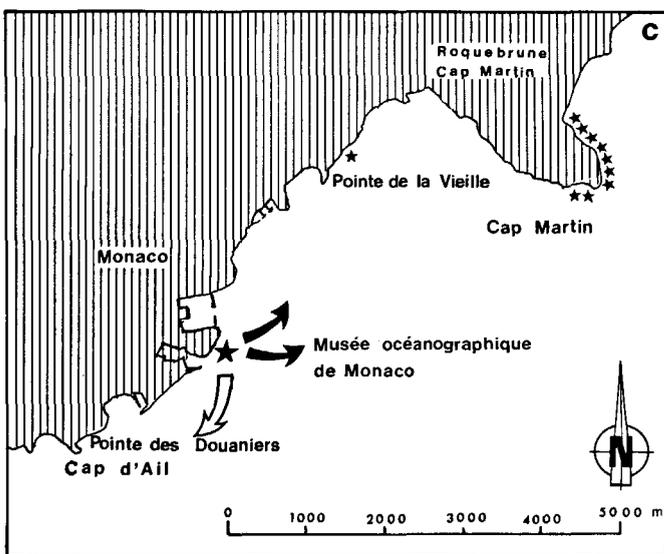
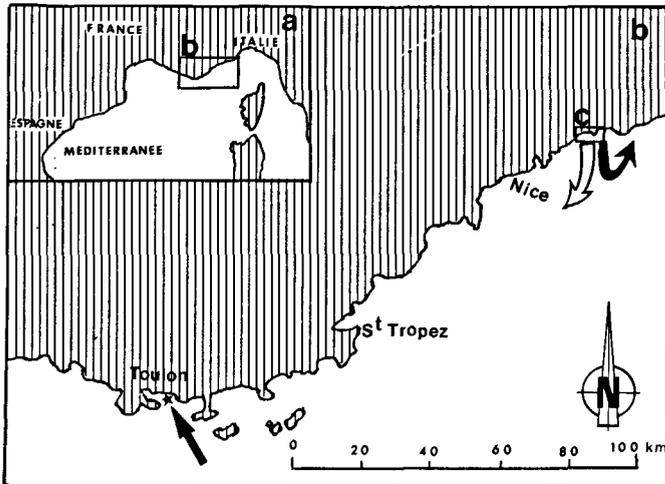


Figure 1

Cartes de localisation de *Caulerpa taxifolia* : a) situation de la zone d'invasion sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée ; b) situation générale du point d'origine de l'invasion (Monaco) et du point de colonisation situé le plus à l'ouest (Anse Méjean, Toulon) ; c) situation du point d'origine (Musée Océanographique de Monaco) et des sites de colonisation à l'est et à l'ouest. Les flèches indiquent le sens de l'invasion.

Chart of localities where *Caulerpa taxifolia* has been found: a) zones invaded on Mediterranean coasts of continental France; b) overall situation at the site introduction, Monaco, and at the western colonization site (Anse Méjean, Toulon); c) introduction site (Oceanographic Museum, Monaco), and colonization sites to both east and west. Arrows indicate direction of spreading.

RÉSULTATS

Extension de *C. taxifolia* constatée sur la Côte d'Azur

En 1989, nous avons été informés par des plongeurs du Musée Océanographique de Monaco de la prolifération d'une *Caulerpa* tropicale sous le musée (fig. 1). Une plongée réalisée en août 1989 a permis de constater que, devant cette côte très exposée à l'hydrodynamisme, l'algue constituait une couverture très dense et ininterrompue entre 5 et 35 m (fig. 2), sur tous les types de substrats (roche, sable, vase), entrant en compétition avec la flore algale indigène (fig. 3). Nous avons déterminé cette algue comme étant *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, espèce à large répartition pan-tropicale.

D'après le témoignage d'un employé de l'aquarium, l'algue, qui est cultivée dans plusieurs bacs du musée depuis une quinzaine d'années, aurait été observée pour la première fois sous le musée en 1984. Elle aurait peu à peu colonisé les fonds situés devant le musée, essentiellement entre 5 et 35 m, avec quelques stolons isolés jusqu'à 40 m. La même personne l'a observée fin 1989 à 35 m devant la Pointe des Douaniers à Cap d'Ail (fig. 1) ; nous ne l'avons pas retrouvée au cours d'une plongée réalisée sur ce site en février 1990).

Ayant demandé à plusieurs clubs de plongée de signaler sa présence éventuelle autour de Monaco, son extension géographique a été brusquement révélée au cours de l'été 1990. En juillet 1990, des plongeurs nous ont informés de sa présence au Cap Martin (fig. 1). Une plongée effectuée le 25 juillet devant la pointe du Cap Martin a permis de constater qu'elle s'y trouvait effectivement dans toute la bande littorale explorée (entre 5 et 13 m). Elle est présente sous forme de plaques disjointes, où son recouvrement atteint 100 % sur 1 m de diamètre au maximum, avec une multitude de thalles isolés situés autour. Cette colonisation concerne tous les substrats (roche, sable) en ce lieu qualitativement très riche en flore naturelle photophile. Elle prolifère, même à l'intérieur de l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile. Quatre mois plus tard (novembre 1990), ces mêmes plaques initialement marquées par des piquets, mesuraient 2 à 3 m de diamètre.

Sur la face est du Cap Martin (fig. 1), elle constitue une bande presque continue sur plus de 800 m de longueur. Des plongeurs l'avaient déjà observée dans ce site depuis 1987. Trois plongées réalisées dans ce secteur en septembre, novembre et décembre 1990 ont permis de constater qu'elle recouvrait des peuplements de phanérogames marines : prairies à *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson et herbiers à *Posidonia oceanica*. Par endroits, seules les extrémités des feuilles de *P. oceanica* sont exposées à la lumière, le reste des feuilles, couvertes par la végétation dense de *C. taxifolia*, vert très clair, indiquant un net déficit en pigments chlorophylliens.

Figure 2

Peuplement dense à *Caulerpa taxifolia*, Monaco, 15 m de profondeur, 28 août 1989.

Dense stand of *Caulerpa taxifolia*, Monaco, depth 15 m, 28 August 1989.



Figure 3

Thalle de *Caulerpa taxifolia* parmi la flore algale indigène (on distingue des thalles de *Padina pavonica* (L.) Thivy), Monaco, 10 m de profondeur, 28 août 1989.

Thallus of *Caulerpa taxifolia* among indigenous algal meadow (we can see thallus of *Padina pavonica* (L.) Thivy), Monaco, depth 10 m, 28 August 1989.

Figure 4

Caulerpa taxifolia envahissant un herbier de *Posidonia oceanica*. Cap Martin, 9 m de profondeur, 20 décembre 1990.

Caulerpa taxifolia invading a *Posidonia oceanica* meadow, Cap Martin, depth 9 m, 20 December 1990.



Tableau 1

Températures de l'eau en surface pendant les trois mois les plus froids de l'année (janvier, février et mars, soit 90 à 91 jours) devant le Musée Océanographique de Monaco. Le nombre de mesures disponibles est aléatoire (dépend de l'état de la mer et du nombre de jours ouvrables). Données fournies par le Musée Océanographique de Monaco.

Surface water temperatures during the three coldest months (January to March, 90-91 days) just below the Oceanographic Museum, Monaco. The number of measurements available is variable (depending on working days and sea state). Data collected by the Oceanographic Museum, Monaco.

Années	< 11°C	11°C à 11,4°C	11,5°C à 11,9°C	12°C à 12,4°C	12,5°C à 12,9°C	> 13°C	Nombre de mesures	Nombre de jours
1978	3	2	6	12	16	9	48	90
1979	0	2	6	10	20	27	62	90
1980	0	0	0	18	27	3	48	91
1981	0	0	4	31	18	7	60	90
1982	0	0	1	8	44	4	57	90
1983	0	0	0	7	9	29	45	90
1984	0	1	5	24	14	15	59	91
1985	0	1	3	13	20	15	52	90
1986	0	0	0	16	11	14	41	90
1987	0	2	3	18	20	12	55	90
1988	0	0	0	0	2	56	58	91
1989	0	0	0	0	8	40	48	90
1990	0	0	0	0	0	48	48	90

Un autre point de colonisation nous a été signalé en novembre 1990 à proximité de la Pointe de la Vieille dans l'établissement de pêche de Roquebrune Cap Martin (fig. 1). Nous avons réalisé en mai 1990 une campagne de cartographie sur ce site sans la rencontrer. En décembre 1990, elle y est présente entre 3 et 6 m de profondeur sous forme de trois plaques assez denses de 1 à 3 m² et d'une quinzaine de thalles isolés.

En août 1990, on nous l'a signalée dans l'anse Méjean, près de Toulon, soit à plus de 150 km de Monaco (fig. 1). Nous avons plongé dans ce site en septembre 1990, et constaté que sa colonisation y semblait récente (été 1989 ou 1988). En effet, elle ne couvre que 10 m² à 4 m de profondeur, avec une vingtaine d'autres points de colonisation situés dans un rayon de 30 m (thalles isolés de petites dimensions).

Cette espèce s'est donc bien acclimatée, et commence son invasion. Il est connu que les températures hivernales de l'eau de mer les plus froides (inférieures à 13°C) sont très néfastes à l'espèce de *Caulerpa* commune en Méditerranée : *C. prolifera* (Forsskal) Lamouroux, qui est cantonnée sur les côtes continentales françaises de Méditerranée dans quelques localités favorables (Meinesz, 1973 ; 1980 a). Bien que les températures de l'eau de mer, relevées presque quotidiennement en surface devant le Musée Océanographique de Monaco, indiquent que depuis 1984 il n'y a eu que quelques journées en dessous de 13°C (tab. 1), nous avons constaté que *C. taxifolia* persiste, et s'étend là où *C. prolifera* n'a jamais pu s'implanter. En novembre 1990, dans le Golfe Juan (40 km de Monaco à 3 m), le refroidissement des eaux a provoqué la nécrose de l'extrémité apicale de la totalité des frondes de *C. prolifera* ; à la même date, aucune fronde de *C. taxifolia* ne présentait une telle lésion attribuée au froid (Meinesz, 1980 a). Ce n'est que fin décembre qu'à peine 10 % seulement des frondes de *C. taxifolia* présentaient ce type de nécrose.

Caractéristiques du développement

Les caractéristiques du thalle de *C. taxifolia* sont très variables selon la profondeur, l'exposition ou la densité des peuplements. Ainsi, entre 5 et 10 m de profondeur, dans des peuplements bien exposés à la lumière et peu denses (inférieurs à 80 % de recouvrement), les frondes dressées atteignent la taille de 5 à 10 cm. Plus profond ou dans les peuplements denses ou sciaphiles, la longueur des frondes dépasse souvent 40 cm et peut atteindre 62 cm (fig. 5). La longueur moyenne d'un stolon varie de 50 à 80 cm, et il peut porter 30 à 120 frondes. Il est très ramifié dans les zones où les peuplements sont éparés : sur un stolon principal de 60 cm de longueur, nous avons pu compter sept ramifications, mesurant au total 100 cm de longueur. Sur les herbiers de *Posidonia oceanica*, les stolons de *C. taxifolia* peuvent couvrir les rhizomes de cette phanérogame, les frondes s'intercalant avec les feuilles (fig. 4). Dans ce cas, les axes horizontaux (stolons) se fixent par des ramifications en forme de longues (5 à 10 cm) échasses terminées par le bouquet habituel de rhizoïdes (fig. 6).

L'hiver, la majorité des frondes présente plusieurs ramifications, qui se développent soit sur l'axe de la fronde, soit à l'extrémité apicale des pinnules. Cet aspect hivernal est également caractérisé par un espacement plus marqué entre les pinnules.

La densité des frondes et la longueur de stolons au mètre carré sont très élevées (tab. 2), le maximum mesuré dans un peuplement de *C. taxifolia* (Cap Martin, 20 décembre 1990, - 9,5 m, recouvrement 100 % sur matrice morte de *P. oceanica*) est de 8 225 frondes/m² et 244,25 m de stolons/m². Le poids sec au mètre carré peut atteindre 612,5 g/m².



Figure 5

Fragment d'un thalle de *Caulerpa taxifolia* avec des frondes de 45 cm de longueur. Cap Martin, 9 m de profondeur, 20 décembre 1990.

Fragment of *Caulerpa taxifolia* thallus with fronds 45 cm in length, Cap Martin, depth 9 m, 20 December 1990.

Nous ne connaissons pas encore les espèces animales locales susceptibles de consommer l'algue. Les observations préliminaires montrent que quelques frondes sont légèrement broutées (moins de 5 % des frondes portent de légères traces de broutage au Cap Martin au mois de juillet).



Figure 6

Ramifications du stolon de *Caulerpa taxifolia* terminées par des rhizoïdes. Herbier de *Posidonia oceanica*, Cap Martin, 9 m de profondeur, 20 décembre 1990.

Ramifications of stolon of *Caulerpa taxifolia* terminated by rhizoids. In a *Posidonia oceanica* meadow, Cap Martin, depth 9 m, 20 December 1990.

DISCUSSION

C. taxifolia est une espèce pan-tropicale, elle a été mise en synonymie avec *C. mexicana*, d'après des observations réalisées dans le Pacifique (Eubank, 1946 ; Cribb, 1958).

Tableau 2

Caractéristiques de peuplements de *Caulerpa taxifolia* sur 1 m², d'après trois relevés de 400 cm² réalisés devant le Cap Martin (Alpes-Maritimes) le 20 décembre 1990. Pour les trois relevés le recouvrement est de 100 %, et le substrat est constitué par de la matte morte de *Posidonia oceanica*.

Characteristics of *Caulerpa taxifolia* stands/m², from three determinations over 400 cm², carried out on Cap Martin (Alpes-Maritimes), 20 December 1990. For the three determinations coverage by *C. taxifolia* was 100%, and the substrate was a mat of dead *Posidonia oceanica*.

Profondeur (m)	Longueur totale des stolons (m)	Nombre de frondes	Longueur des frondes Moyenne (cm)	Écart-type	Nombre de ramifications sur les frondes	Poids sec (g)
6,5	178,25	7 550	5,32	3,1	1 675	405
7,5	60	4 725	10,3	5,8	1 275	235
9,5	244,25	8 225	13,9	8,1	3 350	612,5

Cependant Taylor (1977) reconnaît la valeur des deux espèces, qu'il conseille de distinguer, et a rappelé les principales différences morphologiques, qui portent essentiellement sur les pinnules.

La localité type de cette espèce se situe dans l'Atlantique tropical : îles Vierges (Virgin Islands, ex-Danish West Indies : Boergesen, 1907). Dans cet océan, elle est commune dans les Caraïbes (Taylor, 1960) et sur les côtes occidentales tropicales de l'Afrique (Lawson et John, 1982). Elle est également connue dans l'Océan Indien, sur les côtes africaines (Coppejans et Beeckman, 1990 ; Sartoni, 1978) et les côtes orientales : Pakistan (Nizamuddin, 1964), Ceylan (Reinke, 1899 ; Svedelius, 1906). Ce dernier auteur a distingué quatre formes différentes (*typica*, *tristichophylla*, *asplenioides* et *interrupta*). Dans l'Océan Pacifique, elle est connue aux Philippines et en Indonésie (Gilbert, 1942), en Micronésie (Tsuda et Wray, 1977), au Japon (Yamada, 1940), à Hawaï (Taylor, 1977) et dans l'hémisphère sud en Nouvelle-Calédonie (Valet, 1968) et en Australie (Cribb, 1958).

Bien que l'espèce ait été récemment signalée pour la première fois en Mer Rouge (Lipkin, 1973), *C. taxifolia* n'a jamais été décrite à ce jour dans toute la Méditerranée. Dans cette mer, cinq espèces de *Caulerpa* sont présentes : une espèce est très commune, *Caulerpa prolifera* ; *C. olliivieri* Dostal est une espèce peu fréquente dont la validité est contestable (très proche de *C. prolifera*) ; *C. racemosa* (Forssk.) J. Agardh est connue des côtes de Tunisie : (Hamel, 1926 ; 1930 ; 1931 ; Ben Alaya, 1971 ; Ben Maiz et al., 1987), d'Égypte (Aleem, 1948 ; 1950), du Liban et de Syrie (Hamel, 1930 ; 1931 ; Lami, 1932 ; Rayss, 1941 ; Aleem, 1950 ; Mayhoub, 1976). Une forme particulière a été rencontrée : la variété *lamourouxii* (Turner) Weber van Bosse *forma requienii* (Montagne) Weber van Bosse, devant les côtes d'Israël, de Syrie et de Turquie (Huvé, 1957 ; Rayss et Edelstein, 1960 ; Lipkin et Friedmann, 1967) ; *C. mexicana* (Sonder ex Kützing) J. Agardh a été signalée devant les côtes d'Israël et de Syrie par Rayss (1941 ; 1955) sous le nom de *C. crassifolia* (C. Agardh) J. Agardh et par Mayhoub (1976) ; *C. scalpelliformis* (R. Brown ex Turner) C. Agardh n'a été signalée que devant les côtes d'Israël, du Liban et de Syrie (Hamel, 1930 ; Carmin, 1934 ; Rayss, 1941 ; 1955 ; Mayhoub, 1976 ; Por, 1978) ; enfin *C. flagelliformis* C. Agardh, espèce proche de *C. prolifera*, n'a été signalée et rencontrée qu'une seule fois, il y a plus d'un siècle, uniquement dans la région du détroit de Gibraltar (Cadix), sa présence du côté méditerranéen du détroit n'aurait jamais été relevée (Molinier, 1953). Quant à l'espèce *C. feldmannii* Rayss et Edelstein, décrite d'Israël, elle a été par la suite identifiée comme n'étant qu'une forme juvénile de la variété *lamourouxii* du *C. racemosa* (Rayss et Edelstein, 1960 ; Lipkin et Friedmann, 1967).

La présence des trois espèces tropicales *C. racemosa*, *C. mexicana* et *C. scalpelliformis* en Méditerranée méridionale a souvent été discutée (origine lessepsienne ou reliquat d'une flore tropicale méditerranéenne d'origine atlantique ; Rayss, 1941 ; Aleem, 1950 ; Lipkin, 1972 ; Por, 1978).

Tableau 3

Longueur des frondes de *Caulerpa taxifolia* dans les régions tropicales d'après les indications bibliographiques et d'après nos échantillons d'herbier.

Fronde length in Caulerpa taxifolia in the tropics, taken both from the literature and from our own herbarium specimens.

Auteurs	Année	Région	Taille des frondes
I. Données bibliographiques			
<i>Océan Atlantique</i>			
Boergesen	1907	Îles Vierges	16 cm «ou plus»
Taylor	1960	Caraïbes	5-15 cm
Lawson et John	1982	Afrique de l'Ouest	2-14 cm
<i>Océan Indien</i>			
Nizamuddin	1963	Pakistan	15 cm maxi.
Sartoni	1978	Somalie	2-3 cm
Coppejans et Beeckman	1990	Kenya	(2,5) 4-5 (7) cm
<i>Océan Pacifique</i>			
Cribb	1958	Australie	(1) 2-6 (11) cm (sites battus) 6-25 cm (sites calmes)
II. Données d'après échantillons d'herbier (A. Meinesz)			
Référence herbier	Année	Région	(Minimum) moyenne (Maximum), n
<i>Océan Atlantique</i>			
070483/1	1983	Guadeloupe (Les Saintes), - 3 m	(1,6) 2,4 (3,5) cm n = 28
070483/2	1983	Guadeloupe (Les Saintes), - 3 m	(1,6) 2,6 (4,5) cm n = 8
040483/1	1983	Guadeloupe - 5 m	(2,2) 2,6 (3,4) cm n = 7
131078/1	1978	St Croix, Îles Vierges, - 20 m	(4) 5,7 (8) cm n = 8
160983/28	1983	St Croix, Îles Vierges, - 20 m	(5,4) 10,3 (16) cm, n = 23
131078/2	1978	St Croix, Îles Vierges, - 20 m	(4) 6 (7,5) cm n = 10
131078/3	1978	St Croix, Îles Vierges, - 20 m	(6) 6,9 (7,5) cm n = 7
<i>Océan Pacifique</i>			
190287/1	1987	Polynésie, Moorea, - 2 m	(1,6) 2,6 (3,1) cm n = 7
190287/2	1987	Polynésie, Moorea, - 2 m	(1,5) 2,4 (3,7) cm n = 15
<i>Mer Rouge</i>			
120183/1	1983	Arabie Saoudite, Yambu, - 5 m	(5) 6,6 (8) cm n = 12
190183/1	1983	Arabie Saoudite, Yambu, - 5 m	(3,3) 6,6 (11,2) cm n = 15
190183/2	1983	Arabie Saoudite, Yambu, - 5 m	(3,5) 5,3 (7,3) cm n = 15
190183/54	1983	Arabie Saoudite, Yambu, - 1 m	(1) 1,8 (3,5) cm n = 16

Dans les autres mers, on n'a jamais signalé de développements de *C. taxifolia* tels qu'à Monaco et au Cap Martin. Nous avons eu l'occasion d'observer des peuplements de cette espèce dans la station type (St. Croix, Virgin Islands) au cours de deux missions dans le laboratoire Hydrolab en 1978 et 1983. Les thalles de *C. taxifolia* y étaient plutôt épars sur un substrat sablo-vaseux entre 15 et 30 m, mélangés à d'autres espèces de *Caulerpa* nettement dominantes (*C. mexicana* et *C. cupressoides*). Par ailleurs, nous avons observé cette espèce en Mer Rouge (côtes d'Arabie Saoudite : Yambu, Djeddah) et en Polynésie (Tahiti et Moorea) ; dans ces deux régions, l'algue a été trouvée sous forme de thalles isolés plutôt en position sciaphile dans les récifs de coraux superficiels.

Les indications biométriques sur la taille des frondes relevées dans les références bibliographiques, comme celles mesurées sur nos échantillons d'herbier provenant des régions tropicales, donnent une longueur moyenne située entre 2 et 10 cm (tab. 3).

Les tailles des frondes (jusqu'à 62 cm de longueur), observées à Monaco comme au Cap Martin dans les peuplements très denses, sont donc exceptionnelles pour l'espèce. Par contre, le développement du système de fixation de l'axe rampant avec de nombreuses ramifications (fig. 6), observé lorsque *C. taxifolia* se développe parmi les rhizomes de *Posidonia oceanica*, a déjà été décrit sur *Caulerpa prolifera* (Reinke, 1899) et *Caulerpa veravalensis* Thivy et Chauhan (Thivy et Chauhan, 1963).

Les densités maximales observées dans les peuplements de *C. taxifolia* (tab. 2) sont comparables aux peuplements similaires de *C. prolifera* observés près d'Antibes (120 à 235 m de stolons par mètre carré et 3 444 à 6 360 frondes au mètre carré ; Meinesz, 1979 a ; 1980 a). Par contre, du fait de la grande taille des frondes de *C. taxifolia*, nous avons des biomasses supérieures (235 à 612 g/m², tab. 2) à celles mesurées chez *C. prolifera* (entre 87 et 223 g/m², Meinesz 1979 c ; 1980 a). Contrairement à *C. taxifolia*, *C. prolifera* est une espèce autochtone ; sur les côtes continentales françaises on ne connaît qu'une vingtaine de stations où elle est bien implantée : elle s'y développe très préférentiellement par petits fonds (entre 0 et 10 m), en mode calme, sur substrat sablo-vaseux ou de matrice morte de *P. oceanica* (Meinesz, 1973). Le biotope de ce *Caulerpa* est donc beaucoup plus restreint que celui de *C. taxifolia*. L'aire de répartition de *C. prolifera* présente des variations cycliques sur de longues périodes : extension dans les années 1920 à 1950, régression de 1960 à 1975 et de nouveau extension depuis 1975.

Le genre *Caulerpa* est connu pour se reproduire de deux façons :

• *Par reproduction végétative* (Meinesz, 1979 a ; 1980 a)

Soit par bouturage naturel : des fragments de fronde ou de stolon peuvent être arrachés par l'hydrodynamisme, se fixer plus loin et constituer de nouveaux points de coloni-

sation ; soit par la croissance de l'axe principal et par le développement de ramifications suivi par la nécrose des parties les plus anciennes (ce qui entraîne un morcellement de l'individu).

• *Par voie sexuée*

Dans ce cas la totalité des noyaux du thalle siphonné (coenocytique) se transforme en gamètes, ceux-ci sont tous expulsés le même jour, entraînant la mort de l'individu en reproduction (reproduction holocarpique ; Feldmann, 1951 ; Meinesz, 1979 b). *C. taxifolia* est monoïque : certaines portions du thalle contiennent des gamètes mâles et d'autres des gamètes femelles légèrement plus gros et porteurs d'un stigma (Goldstein and Morrall, 1970). Après leur expulsion, ils fusionnent pour donner un zygote qui, comme chez d'autres *Caulerpales* (*Halimeda* ou *Udotea*), se développe avec deux stades intermédiaires (protosphère et juvénile), avant de donner un thalle adulte (Price, 1972 ; Meinesz, 1972 a ; 1972 b ; 1980 a ; 1980 b ; Ishiwara *et al.*, 1981 ; Enomoto et Ohba, 1987). Le cycle est monogénétique : les plantes obtenues par un zygote se reproduisent de la même façon (Enomoto et Ohba, 1987), et l'on n'a jamais trouvé de sporophytes chez les *Caulerpales* (Meinesz, 1980 a ; 1980 b).

A ce jour, nous n'avons pas rencontré de *Caulerpa taxifolia* présentant les signes habituels de la reproduction sexuée (cela n'arrive que quelques jours par an pendant l'été). Cependant les caractéristiques de la colonisation de certains sites, comme celui de l'anse Méjean ou celui du Cap Martin, laissent supposer une reproduction par voie sexuée. En effet, on y trouve des zones de colonisation circulaires (0,5 à 3 m de diamètre), avec un recouvrement élevé atteignant 100 %, entourées par une multitude de nouveaux points de colonisation constitués par des thalles isolés de petites dimensions situés entre 0 et 10 m de la colonie principale. L'origine de ces nombreux points de colonisation satellites de la colonie principale ne peut être expliquée que par une dispersion régulière de zygotes qui se seraient fixés à proximité de leur formation.

Le cycle biologique des *Caulerpa*, bien décrit par Enomoto et Ohba (1987), indique que le passage du stade zygote-protosphère à la plante adulte, s'effectue en plus de six mois. La reproduction ayant lieu l'été pour toutes les espèces de *Caulerpa* de l'hémisphère Nord, l'apparition de nouvelles colonies issues de la reproduction sexuée s'observera au printemps suivant, qui correspond à la période de reprise du développement et de la croissance des thalles de *Caulerpa*.

Toutes ces données sur la biologie de cette algue laissent prévoir une très rapide extension de son aire de répartition. L'existence d'un point de colonisation à 150 km de l'origine d'introduction montre que, soit des boutures, soit des zygotes peuvent être emportés très loin par les courants dominants et se fixer dans les sites favorables.

L'extension actuelle de cette espèce sur plusieurs hectares devant 150 km de côtes au minimum, et la stratégie très

efficace de sa reproduction rendent toute éradication manuelle peu réalisable. Elle aurait pu être éradiquée dès le début, mais le personnel du musée pensait qu'elle ne résisterait pas au premier hiver. Par ailleurs, cette algue est présente dans de nombreux bacs d'exposition où l'eau est continuellement ou épisodiquement renouvelée ; ainsi il est fort probable que, soit des zygotes, soit des fragments de l'algue, soient régulièrement rejetés à la mer depuis sa première observation sous le Musée Océanographique de Monaco.

Une des caractéristiques du genre *Caulerpa* est de contenir plusieurs métabolites très particuliers comme la caulerpicine : mélange de céramides dérivés de la sphinganine (Doty et Aguilar-Santos, 1966 ; Aguilar-Santos et Doty, 1968 ; Mahendran *et al.*, 1979 ; Nielsen *et al.*, 1982), la caulerpine : pigment composé de dibenzohydrophénazine (Aguilar-Santos et Doty, 1968 ; Aguilar-Santos, 1970 ; Santos et Doty, 1971 ; Maiti et Thomson, 1977 ; 1978) et la caulerpényne : sesquiterpénoïde acétylénique (Amico *et al.*, 1978 ; Paul et Fenical, 1986). Jusqu'à présent, toutes les espèces du genre *Caulerpa* qui ont fait l'objet d'analyses contiennent ces substances à des concentrations très variables (entre 0,6 et 0,01 % du poids sec pour la caulerpine et la caulerpicine et entre 1 et 1,5 % pour la caulerpényne). Ainsi *C. taxifolia* contient la caulerpine et la caulerpicine (Maiti et Thomson, 1977), ainsi que la caulerpényne (Paul et Fenical, 1986).

Par ailleurs un grand nombre de terpenoïdes ont été décrits chez certaines espèces de *Caulerpa*, et leur présence chez les autres espèces, dont *C. taxifolia*, reste à établir. Nous pouvons citer des diterpènes acycliques (trifarine) ou alcooliques (caulerpol ; Blackman et Wells, 1976 ; 1978), un triterpène : taraxerol (Santos et Doty, 1971) et des sesquiterpènes monocycliques, acycliques (flexiline) et acétyléniques (furo-caulerpine ; Blackman et Wells, 1978 ; de Napoli *et al.*, 1981 ; Capon *et al.*, 1981 ; Paul et Fenical, 1982).

Les deux chercheurs qui ont découvert la caulerpicine (Doty et Aguilar-Santos, 1966) ont également mis en évidence les effets toxiques de l'ingestion directe de *Caulerpa* (paralysies locales ou plus étendues, perte de la connaissance, effet anaphylactique). Ils ont constaté que ces symptômes étaient similaires à ceux de la ciguatera. Pour cette raison, d'après les mêmes auteurs (Aguilar-Santos et Doty, 1968), si certaines espèces de *Caulerpa* sont communément consommées dans les Philippines, elles ne sont pas récoltées pendant la saison des pluies, car elles seraient alors toxiques ; de même d'autres espèces de *Caulerpa* ne sont jamais consommées. Aguilar-Santos et Doty (1968) ont attribué ces effets toxiques à la caulerpicine.

D'après Vidal *et al.* (1984), caulerpine et caulerpicine seraient peu toxiques, ce qui est confirmé par Paul et Fenical (1986), qui attribuent toute la toxicité des *Caulerpa* au sesquiterpénoïde caulerpényne (qui existe chez *C. taxifolia*). Vidal *et al.* (1984) ont également trouvé une substance très toxique non identifiée dans un extrait aqueux de *Caulerpa scalpelliformis*.

Les *Caulerpa* sont peu broutées par la faune marine. Norris et Fenical (1982) attribuent cette faible préférence alimentaire pour ces algues à la présence des toxines, qui sont des constituants chimiques de défense. Certains mollusques, rares invertébrés qui consomment les *Caulerpa*, deviennent eux-mêmes toxiques en concentrant deux à trois fois plus que dans les *Caulerpa* caulerpine et caulerpicine (Doty et Aguilar-Santos, 1970 ; Norris et Fenical, 1982). Cette concentration serait pour ces mollusques une forme de protection contre les prédateurs.

En Méditerranée orientale, il a parfois été signalé que l'ingestion de certains poissons herbivores, et plus particulièrement la saulpe *Sarpa salpa* (L. 1758), provoquait les symptômes de la ciguatera (Spanier *et al.*, 1989). D'après Chevaldonné (1990), cette toxicité pourrait être attribuée à la consommation de la principale espèce de *Caulerpa* de la Méditerranée (*C. prolifera*) par *S. salpa*. Whitehead *et al.* (1984-1986) indiquent que ce poisson peut être toxique lorsqu'il broute cette algue, comme Boudouresque (*in* Chevaldonné, 1990) l'a constaté en Tunisie. Verlaque (1990) a étudié avec précision les habitudes alimentaires des principales espèces de poissons herbivores de Méditerranée, et a constaté que *S. salpa* appréciait effectivement *Caulerpa prolifera*.

Toutes ces données permettent de supposer que peu d'espèces de poissons seront susceptibles de consommer *C. taxifolia*. Seul *Sarpa salpa* pourra vraisemblablement se nourrir de la nouvelle espèce de *Caulerpa*, et ce d'autant plus que les autres algues deviendront moins abondantes. Le transfert des toxines et l'augmentation de leur concentration dans certaines chaînes alimentaires peuvent être envisagés.

CONCLUSION

L'algue introduite à Monaco il y a six années, s'est bien adaptée aux biotopes les plus riches de la Méditerranée (3 à 35 m), et est susceptible de coloniser différents substrats ou peuplements (roche, sable, vase ou herbiers de phanérogames) de modes calme ou battu. Elle a bien résisté à sept hivers successifs. Grâce à des systèmes très efficaces de reproduction végétative ou sexuée, l'algue commence à s'étendre rapidement de part et d'autre du point d'origine, avec un point de colonisation reconnu situé à plus de 150 km. Il semble déjà que toute tentative d'éradication soit vaine.

Si sa progression suit le même rythme que celui observé jusqu'à présent, cette espèce peut rapidement se répandre dans toute la Méditerranée, aux dépens d'un grand nombre d'espèces d'algues benthiques (plusieurs centaines d'espèces différentes vivent entre 3 et 35 m). Or beaucoup d'entre elles jouent un rôle bien défini dans la chaîne alimentaire des espèces benthiques littorales de la Méditerranée. Nos observations au Cap Martin montrent

que certains herbiers de phanérogames (herbiers à *Cymodocea* ou herbiers peu denses à *Posidonia oceanica*) sont également menacés. Ainsi l'algue *Caulerpa taxifolia* a un comportement bien plus agressif que bon nombre d'espèces récemment introduites dans les mers européennes, dont la communauté scientifique a déjà dénoncé les effets néfastes liés à leur extension. Aux bouleversements écologiques que cette espèce risque d'entraîner, il faut ajouter sa toxicité. Les toxines de cette algue accumulées dans certaines chaînes alimentaires pourraient rendre impropre à la consommation des espèces actuellement commercialisées. En dehors du suivi de la progression de l'algue et de l'étude des caractéristiques de sa propagation et de sa vitesse de croissance, des études devront être menées sur la compétition entre cette Caulerpe et les espèces d'algues de Méditerranée. De même le taux de toxines contenu dans cette *Caulerpa*, placée dans un nouveau biotope, ainsi que leur accumulation dans les chaînes alimentaires, devront rapidement être établis.

L'introduction de cette algue, provenant fort probablement des aquariums du Musée Océanographique de Monaco, pose également le problème plus large de la stérilisation souhaitable des eaux ayant circulé dans les aquariums et

qui sont rejetées directement à la mer. En effet, les facilités actuelles d'importation non réglementée d'un grand nombre d'espèces exotiques, et leur stockage dans des aquariums implantés en bord de mer, dont l'eau est soit épisodiquement, soit continuellement (circuit ouvert) rejetée à la mer, laissent prévoir de nouvelles introductions d'algues, de métazoaires ou de micro-organismes, dont la prolifération n'est pas souhaitable pour l'équilibre écologique des régions concernées. Un certain nombre d'espèces récemment apparues ont pu être introduites par ce vecteur. Une législation internationale pourrait être élaborée pour éviter tout autre accident biologique de ce type.

Remerciements

Nous tenons à remercier tous les plongeurs qui nous ont signalé *C. taxifolia* sur le littoral de la Côte d'Azur, et en particulier MM. Bezard, Granaud, Amoros et Boulesteix, de même que les membres du Squalo Club de Menton. Nous remercions le Conseil Général des Alpes-Maritimes pour son appui logistique.

RÉFÉRENCES

- Aguilar-Santos G.** (1970). Caulerpin, a new red pigment from green algae of the genus *Caulerpa*. *J. Chem. Soc.*, C 92, 842-843.
- Aguilar-Santos G. et M.S. Doty** (1968). Chemical studies on three species of the marine algal genus *Caulerpa*. *Drugs from the sea. Transactions of the drugs from the sea. Symposium, University of Rhode Island*, H.D. Freudenthal, editor. *J. Ocean Tech., Mar. Tech. Soc.*, 173-176.
- Aleem A.A.** (1948). The recent migration of certain Indo-Pacific Algae from the Red Sea into the Mediterranean. *New Phytol.*, 47, 88-94.
- Aleem A.A.** (1950). Some new records of marine algae from the Mediterranean Sea with reference to their geographical distribution. *Meddel. Göteborgs Botan. Trädgård*, 18, 275-288.
- Amico V., G. Oriente, M. Piattelli et C. Tringali** (1978). Caulerpenyne, an unusual sesquiterpenoid from the green alga *Caulerpa prolifera*. *Tetrahedron Letts*, 38, 3593-3596.
- Belsher T., C.F. Boudouresque, M. Lauret et R. Riouall** (1985). L'invasion de l'étang de Thau (France) par la grande phaeophyceae *Sargassum muticum*. *Rapp. P.-v. Réunion. Comm. int. Explor. scient. Mer médit.*, 29, 4, 33-36.
- Ben Alaya H.** (1971). Sur la présence de *Caulerpa racemosa* J. Agardh dans le Golfe de Gabès et le port de Madhia. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 2, 1, 53-54.
- Ben Maiz N., C.F. Boudouresque et F. Ouachi** (1987). Inventaire des algues et phanérogames marines benthiques de Tunisie. *G. bot. ital.*, 121, 5-6, 259-304.
- Blackman A.J. et R.J. Wells** (1976). Caulerpol, a diterpene alcohol, related to vitamin A, from *Caulerpa brownii* (algae). *Tetrahedron Letts*, 31, 2729-2730.
- Blackman A.J. et R.J. Wells** (1978). Flexilin and Trifarlin, Terpenes 1,4 Diacetoxybuta-1,3-Dienes from two *Caulerpa* species (Chlorophyta). *Tetrahedron Letts*, 33, 3063-3064.
- Boergesen F.** (1907). An ecological and systematic account of the Caulerpas of the Danish West Indies. *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter*, 7 Raekke, *Nat. Math.*, 4, 5, 339-390.
- Boillot A., B. Caram et A. Meinesz** (1982). Sur l'*Acrothamnion preissii*, Rhodophycée (Céramiale, Céramiacée) nouvelle pour la flore française. *Cryptogam. Algol.*, 3, 1, 21-24.
- Boudouresque C.F., M. Gerbal et M. Knoepffler-Peguy** (1985). L'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Phaeopyceae, Laminariales) en Méditerranée. *Phycologia*, 24, 3, 364-366.
- Capon R.J., E.L. Ghisalberti et P.R. Jefferies** (1981). New sesquiterpenes from *Caulerpa flexilis* var. *muelleri*. *Aust. J. Chem.*, 34, 1775-1778.
- Carmin J.** (1934). Algae of Palestinian shores. *Bull. Inst. océanogr., Monaco*, 653, 1-7.
- Chevaldonné P.** (1990). Ciguatera and the Saupé, *Sarpa salpa* (L.), in the Mediterranean : a possible misinterpretation. *J. Fish Biol.*, 37, 503-504.
- Cinelli F. et G. Sartoni** (1969). *Acrothamnion* J. Ag. (Rhodophyta, Ceramiaceae) genere algale nuove per il mare Mediterraneo. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 37, 567-574.
- Coppejans E. et T. Beeckman** (1990). *Caulerpa* (Chlorophyta, Caulerpales) from the Kenyan coast. *Nova Hedwigia*, 50, 1-2, 111-125.
- Cribb A.B.** (1958). Records of marine algae from South-Eastern Queensland. IV : *Caulerpa*. University of Queensland, paper, 3, 2 B, 207-220.
- Doty M.S. et G. Aguilar-Santos** (1966). Caulerpicin, a toxic constituent of *Caulerpa*. *Nature*, 211, 990.
- Doty M.S. et G. Aguilar-Santos** (1970). Transfer of toxic algal substances in marine food chains. *Pacif. Sci.*, 24, 3, 351-355.

- Enomoto S. et H. Ohba** (1987). Culture studies on *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyceae) I: Reproduction and development of *C. racemosa* var. *laetevirens*. *Japan. J. Phycol. (Sôru)*, **35**, 167-177.
- Eubank L.** (1946). Hawaiian representatives of the genus *Caulerpa*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **18**, 409-432.
- Farnham W.F.** (1980). *Studies on Aliens in the Marine flora of southern England. The Shore Environment*, J.H. Price, D.E.G. Irvine and W.F. Farnham, editors, Academic Press, London. Systematics Association Special Volume, 17 b, 875-914.
- Farnham W.F. et E.B.G. Jones** (1974). The eradication of the seaweed *Sargassum muticum* from Britain. *Biol. Conserv.*, **6**, 57-58.
- Feldmann J.** (1951). Sur la reproduction sexuée de l'*Halimeda tuna* (Ell. et Sol.) Lamour. f. *platydisca* (Decaisne) Barton. *C.r. Acad. Sci., Paris*, **233**, 1309-1310.
- 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. *110^{ème} Congrès National des Sociétés savantes, Montpellier*, **2**, 241-254.
- Gilbert W.J.** (1942). Notes on *Caulerpa* from Java and the Philippines. *Michigan Academy of Science, Arts and Letters*, **27**, 6-26.
- Goldstein M. et S. Morrall** (1970). Gametogenesis and fertilization in *Caulerpa*. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **175**, 660-672.
- Gray P.W.G. et E.B.G. Jones** (1977). The attempted clearance of *Sargassum muticum* from Britain. *Environ. Conserv.*, **4**, 303-308.
- Hamel G.** (1926). Quelques algues rares ou nouvelles pour la flore méditerranéenne. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **52**, 6, 420.
- Hamel G.** (1930). Les Caulerpes méditerranéennes. *Revue algol.*, **5**, 229-230.
- Hamel G.** (1931). Chlorophycées des côtes françaises. Ordre des Siphonales. *Revue algol.*, **5**, 384-390.
- Huvé H.** (1957). Sur une variété, nouvelle pour la Méditerranée, du *Caulerpa racemosa* (Forsskal) Agardh. *Rec. Trav. Statn. mar. Endoume*, **21**, 12, 67-73.
- Ishiwara J., H. Hirose et S. Enomoto** (1981). The life-history of *Caulerpa okamurai* Weber van Bosse. G.E. Fogg and W.E. Jones, editors, *Proceedings 8th International Seaweed Symposium*, 112-116.
- Knoepffler-Peguy M., T. Belsher, C.F. Boudouresque et M. Lauret** (1985). *Sargassum muticum* begins to invade the Mediterranean. *Aquat. Bot.*, **23**, 291-295.
- Lami R.** (1932). Quelques algues du grand lac Amer (Basse-Égypte) récoltées par le Professeur Gruvel, en avril 1932. *Revue algol.*, **6**, 3-4, 355-356.
- Lawson G.W. et D.M. John** (1982). The marine algae and coastal environment of tropical west Africa. *Nova Hedwigia*, **70**, 1-255.
- 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.** (1973). Ecological distribution of *Caulerpa* in the Red sea. *J. mar. biol. Ass. India*, **15**, 1, 160-167.
- Lipkin Y. et I. Friedmann** (1967). Persistent juvenile stage of *Caulerpa racemosa* (Forsskal) Agardh in the Eastern Mediterranean. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **35**, 243-249.
- Mahendran M., S. Somasundaram et R.H. Thomson** (1979). A revised structure for caulerpicin from *Caulerpa racemosa*. *Phytochemistry*, **18**, 1885-1886.
- Maiti B.C. et R.H. Thomson** (1977). Caulerpin. *Marine Natural products Chemistry*. D.J. Faulkner and W.H. Fenical, editors, New York, Plenum Press, 159-164.
- Maiti B.C. et R.H. Thomson** (1978). The structure of caulerpin, a pigment from *Caulerpa* algae. *J. Chem. Res. (M)*, 1683-1693.
- Mayhoub H.** (1976). Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Étude expérimentale sur la morphogénèse et le développement de quelques espèces peu connues. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Caen, France*, 286 pp.
- Meinesz A.** (1972 a). Sur le cycle de l'*Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Lamouroux (Caulerpale, Udotéacée), *C.r. Acad. Sci., Paris*, **275**, 1363-1365.
- Meinesz A.** (1972 b). Sur le cycle de l'*Udotea petiolata* (Turra) Boergesen (Caulerpale, Udotéacée), *C.r. Acad. Sci., Paris*, **275**, 1975-1977.
- Meinesz A.** (1973). Répartition de *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux sur les côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Téthys*, **4**, 4, 843-858.
- Meinesz A.** (1979 a). Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale). I : Morphogénèse et croissance dans une station des côtes continentales françaises de la Méditerranée. *Botanica mar.*, **22**, 27-39.
- Meinesz A.** (1979 b). Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale). II : La reproduction sexuée sur les côtes occidentales de la Méditerranée. *Botanica mar.*, **22**, 117-121.
- Meinesz A.** (1979 c). Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskal) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale). III : Biomasse et productivité primaire dans une station des côtes continentales française de la Méditerranée. *Botanica mar.*, **22**, 123-127.
- Meinesz A.** (1980 a). Contribution à l'étude des Caulerpales (Chlorophytes) avec une mention particulière aux espèces de la Méditerranée occidentale. *Thèse d'État, Université de Nice*, 262 pp.
- Meinesz A.** (1980 b). Connaissances actuelles et contribution à l'étude de la reproduction et du cycle des Udotéacées (Caulerpales, Chlorophycées). *Phycologia*, **19**, 110-138.
- Molinier R.** (1953). Observations sur les Caulerpes Méditerranéennes. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **13**, 113-123.
- Napoli (de) L., E. Fattorusso, S. Magno et L. Mayol** (1981). Furocaulerpin, a new acetylenic sesquiterpenoid from green alga *Caulerpa prolifera*. *Experientia*, **37**, 1132.
- Nielsen P.G., J.S. Carlé et C. Christophersen** (1982). Final structure of Caulerpicine, a toxin mixture from the green alga *Caulerpa racemosa*. *Phytochemistry*, **21**, 7, 1643-1645.
- Nizamuddin M.** (1964). Studies on the Genus *Caulerpa* from Karachi. *Botanica mar.*, **6**, 3-4, 204-223.
- Norris J.N. et W. Fenical** (1982). Chemical defense in tropical marine algae. The atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Caye, Belize. I : Structure and communities. K. Rützler and I.G. Macintyre, editors. *Smithsonian Institution Press. Smithsonian. Contr. mar. Sci.*, **12**, 417-431.
- Paul V.J. et W. Fenical** (1982). Toxic feeding deterrents from the tropical marine alga *Caulerpa biniensis* (Chlorophyta). *Tetrahedron Letts*, **23**, 48, 5017-5020.
- Paul V.J. et W. Fenical** (1986). Chemical defense in tropical green algae, order Caulerpales. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **34**, 157-169.
- 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*, **315**, 1-12.
- Por F. D.** (1978). *Lessepsian migration. The influx of Red Sea Biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal*. Springer Verlag. Ecological Studies, **23**, 228 pp.
- Price I.R.** 1972. Zygote development in *Caulerpa* (Chlorophyta, Caulerpales). *Phycologia*, **11**, 217-218.
- Rayss T.** (1941). Sur les Caulerpes de la côte Palestinienne. *Palestine J. Bot., Jerusalem series*, **2**, 103-124.
- Rayss T.** (1955). Les algues marines des côtes palestiniennes. I: Chlorophyceae. *Sea Fish. Res. Sm. Isr. Bull.*, **9**, 1-36.
- Rayss T. et T. Edelstein** (1960). Deux Caulerpes nouvelles sur les côtes méditerranéennes d'Israël. *Revue gén. Bot.*, **67**, 602-619.
- Reinke J.** (1899). Ueber *Caulerpa*. Ein Beitrag zur Biologie der Meeres-Organismen. *Wissensch. Meeresuntersuch. Kommis. Untersuch. Deutsch. Meeresforschung Kiel Biol. Anstalt Helgol., N.F.*, **5**, 1, 1-98.

- Rueness J.** (1989). *Sargassum muticum* and other introduced Japanese macroalgae : biological pollution of European Coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, **20**, 4, 173-176.
- Santos G.A. et M.S. Doty** (1971). Constituents of the green algae *Caulerpa lamourouxii*. *Lloydia*, **34**, 88-90.
- Sartoni G.** (1978). Ricerche sulla flora algale della Somalia centro meridionale. 1: Il genere *Caulerpa*. *Webbia*, **32**, 2, 397-416.
- Spanier E., Y. Finkelstein et B. Raikhlin-Eisenkraft** (1989). Toxicity of the saupe, *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), on the Mediterranean coast of Israel. *J. Fish Biol.*, **34**, 635-636.
- Svedelius N.** (1906). Reports on the marine algae of Ceylon. N°1: Ecological and systematic studies of the Ceylon species of *Caulerpa*. *Ceylon Marine Biol. Reports*, **2**, 1, 81-144.
- Taylor W.R.** (1960). *Marine algae of the eastern tropical and sub-tropical coasts of the Americas*. Michigan University Press, Ann Arbor, 870 pp.
- Taylor W.R.** (1977). Notes on plants of the genus *Caulerpa* in the herbarium of Maxwell S. Doty at the University of Hawaii. *Atoll Res. Bull.*, **208**, 1-17.
- Thelin I.** (1984). Nouvelle signalisation d'*Acrothamnion preissii* (Sonder) Wollaston sur les côtes françaises de Méditerranée. *Trav. sci. Parc natl Port-Cros*, **10**, 171-172.
- Thivy F. et V.D. Chauhan** (1963). *Caulerpa veravalensis*, a new species from Gujarat, India. *Botanica mar.*, **5**, 4, 97-100.
- Tsuda R.T. et F.O. Wray** (1977). Bibliography of marine benthic algae in Micronesia. *Micronesia*, **13**, 1, 85-120.
- Valet G.** (1968). Algues marines de la Nouvelle-Calédonie. *Nova Hedwigia*, **15**, 1, 29-63.
- Verlaque M.** (1990). Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758) (Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal méditerranéen. *Oceanologica Acta*, **13**, 3, 373-388.
- Vidal J.-P., D. Laurent, S.A. Kabore, E. Rechencq, M. Boucard, J.-P. Girard, R. Escale et J.-C. Rossi** (1984). Caulerpin, caulerpincin, *Caulerpa scalpelliformis* : comparative acute toxicity study. *Botanica mar.*, **27**, 533-537.
- Whitehead P.J.P., M.L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen et E. Tortonese** (1984-1986). *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO Edit., II, 511-1007.
- Yamada Y.** (1940). The species of *Caulerpa* from the South Sea Islands. *Kagaku Nanyo*, **3**, 2, 94-106.
-