



HAL
open science

Diversité et évolution des algues vertes Udoteaceae et Rhipiliaceae (Bryopsidales, Chlorophyta)

Laura Lagourgue

► **To cite this version:**

Laura Lagourgue. Diversité et évolution des algues vertes Udoteaceae et Rhipiliaceae (Bryopsidales, Chlorophyta). Biodiversité. Sorbonne Université, 2019. Français. NNT : 2019SORUS240 . tel-03023357

HAL Id: tel-03023357

<https://theses.hal.science/tel-03023357>

Submitted on 25 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Sorbonne Université

Ecole Doctorale des Sciences de l'Environnement (ED 129)

IRD de Nouméa / UMR 250 ENTROPIE

Diversité et évolution des algues vertes Udoteaceae et Rhipiliaceae (Bryopsidales, Chlorophyta)

Par Laura LAGOURGUE

Thèse de doctorat de Biologie Marine

Dirigée par Claude PAYRI

Présentée et soutenue publiquement le 21 mai 2019

Devant un jury composé de :

DESTOMBE Christophe	Professeur, UPMC	Examineur
DURAND Jean-Dominique	Directeur de Recherche, IRD	Rapporteur
LELIAERT Frédéric	Directeur scientifique, Jardin botanique de Meise	Rapporteur
MEINESZ Alexandre	Professeur Émérite, Université Nice Sophia Antipolis/Université Côte d'Azur	Examineur
PAYRI Claude	Directrice de recherche, IRD	Directrice de thèse
PUILLANDRE Nicolas	Maitre de conférences, MNHN	Examineur
ZUBIA Mayalen	Maitre de conférences, UPF	Co-encadrante

*À mes proches,
À tous les passionnés d'algues.*

REMERCIEMENTS

Pour commencer, je tiens à remercier ma directrice de thèse et « mentor », Claude Payri. Merci de m'avoir fait découvrir cet univers il y a maintenant six ans, et de m'avoir donné ma chance pour cette thèse. Je vous remercie de m'avoir partagée et transmis cette passion pour les algues et une petite partie de ce savoir que vous détenez ! Merci de m'avoir offert une telle collection à étudier, qui n'a tout simplement pas de prix ! Et je sais l'effort, la patience et l'investissement derrière tout ça, vous qui ne renoncez pas à aller collecter à la pince à épiler les petits *Rhipiliopsis* ou toutes les formes filamenteuses « suspectes » !! Enfin, merci de m'avoir fait confiance durant ces trois années et de m'avoir donnée cette liberté dans mes travaux tout en répondant présente quand j'avais besoin de votre aide et de vos conseils, malgré votre emploi du temps chargé et toutes vos responsabilités !

Merci à Mayalen Zubia, pour ton suivi (même de loin), tes conseils et ton partage d'expérience.

Merci à Lydiane Mattio pour tes corrections en anglais et tes conseils toujours avisés.

Merci à l'ensemble de l'équipe ENTROPIE pour les petites discussions ou conseils donnés et toutes les découvertes scientifiques que j'ai pu faire grâce à vos travaux. Merci également à l'IRD de m'avoir accueillie durant ces trois années de thèse et un merci général à tous le personnel.

Merci à Corina, pour tous tes moments d'écoute, pour tes conseils et tes encouragements intarissables !!

Merci à Christiane pour ta gentillesse et ta disposition à rendre service aux autres !

Merci à Véronique Perrin pour ta joie de vivre et ta bonne humeur, pour tes paroles si gentilles et ton écoute, merci de mettre cet éclat aux journées des « entropistes » !

Merci à Joseph, Christophe et Hugo pour avoir pris soins des herbiers !

Je tiens plus particulièrement à remercier mes collègues doctorants, stagiaires ou contractuels, actuels ou passés, avec qui j'ai partagé mon quotidien durant ces trois années : Daphné, Daysi et Hugo (again !), Germain et Julie, Aurélien, Pat, Solène, Valentine, Thomas, Quentin et bien évidemment ceux de l'IAC et « Cie » : Kelly, Anne, Sarah, Gégé, Julia, Nico, Simon, Julie et Nico « bis » (!) et Bryan.

Merci à Pascal Douillet et toutes tes petites attentions qui montrent ton grand cœur.

Merci à Laurent Millet, qui m'a formé et a toujours répondu présent pour me conseiller ou partager mes problèmes « d'algues » ! (voire en rire ?!)

Un merci tout particulier à Laure Barrabé, qui m'a convertie à la phylogénie et qui a été un modèle pour moi (oui oui oui !). Merci pour cette amitié qui s'est créée ensuite et toutes ces petites discussions !

Merci aux plongeurs et collecteurs, qui se sont également pris au jeu « des algues » et qui ont permis de compléter la collection étudiée

Merci aux collaborateurs qui ont partagé des spécimens, des séquences génétiques ou tout simplement des conseils et connaissances. Merci donc à Florence Rousseau, Line Le Gall et Nicolas Puillandre du MNHN, merci à Heroen Verbruggen, John Huisman, Christophe Vieira, Gustave Paulay, Thierry Mulochau et Lionel Bigot.

Et maintenant, de manière plus personnelle...

Je tiens à remercier tous les amis de France qui ont toujours répondu présents lors de mes visites express en France et ont toujours été là, même à distance, pour me soutenir !

Un grand merci à tous mes amis de Nouvelle-Calédonie, grâce à qui ces trois années ont été si agréables et épanouissantes.

Merci à mes supers chercheurs en herbe, Adrien, Ines et Benjamin, pour ces soirées Taro, et ces sorties rivières ou ces fins de journées à « décompresser » !

Merci à mes colloqs, « M. Super Cuisto » et « Maman Gaby » qui jusqu'à la fin, ont été là pour me soutenir et m'encourager.

Un merci de tout cœur à « la Bande », ma petite famille d'ici, pour votre gentillesse, votre écoute et votre folie ! Merci pour toutes ces virées, ces barbeuc-piscine, ces randos et tous ces moments de bonheur et de rires qui m'ont tant ressourcée.

Un merci tout particulier à mon petit soleil de Kanaky pour ton soutien, ta compréhension et ta patience, et tout simplement pour ta présence à mes côtés qui a teintée mes journées d'une si belle lumière.

Enfin, merci à ma famille qui m'a toujours encouragée et soutenue.

En particulier, merci à mes frères et ma sœur, qui même de loin ont continué à m'encourager et à croire en moi, malgré cette distance entre nous qui a parfois été si difficile à vivre...

Merci à mon père et à ma grand-mère qui n'ont pas toujours compris mon choix de partir si loin ou d'étudier « des algues », mais qui ont toujours respecté mes décisions, m'ont fait confiance, et n'ont jamais cessé de me soutenir.

À vous tous...Merci !

AVANT-PROPOS

Ce travail a été financé par une bourse doctorale du Labex-Corail d'une durée de 36 mois. Par ailleurs, les collectes et les traitements analytiques des spécimens ont été permis par des financements propres à l'UMR ENTROPIE.

La présente thèse ne constitue pas une publication au sens du Code International de Nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes (CIN) (Turland et al., 2018).

This thesis does not constitute a publication within the meaning of the International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (ICN) (Turland et al., 2018)

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	3
AVANT-PROPOS	5
SOMMAIRE.....	7
INTRODUCTION : CONTEXTE D'ÉTUDE.....	13
1. <i>Présentation de l'étude</i>	13
2. <i>Bryopsidales et familles étudiées</i>	13
2.a. Les Bryopsidales	13
2.b. Les Udoteaceae.....	17
2.c. Les Rhipiliaceae	20
3. <i>Intérêts de l'étude</i>	22
3.a. Importance écologique de ces familles.....	22
3.b. Défi taxonomique	23
3.c. Autres intérêts.....	24
4. <i>Approches pertinentes adoptées</i>	24
4.a. La taxonomie intégrative	25
4.b. La délimitation d'espèces	26
4.c. La phylogénie : outil pour l'étude de la diversification des taxons (temporelle et spatiale).....	28
5. <i>Problématiques</i>	30
6. <i>Plan du manuscrit</i>	32
I. MATÉRIEL ET MÉTHODES	35
1.1. <i>Collecte des données et zones géographiques considérées</i>	35
1.a. Campagnes de collectes.....	35
1.b. Sélection de la couverture géographique.....	36
1.c. Collectes et conservation	37
1.d. Échantillon étudié	37
1.2. <i>Acquisition et gestion des données génétiques</i>	38
2.a. Choix des marqueurs	38
2.b. Bancarisation et diffusion des données génétiques.....	40
1.3. <i>Analyses en biologie moléculaire</i>	40
3.a. Extraction	40
3.b. Réaction d'amplification en chaîne (PCR).....	41
1.4. <i>Traitement des données génétiques</i>	42
4.a. Correction et assemblage des séquences	42
4.b. Alignement des séquences et concaténation des jeux de données	43
1.5. <i>Reconstructions phylogénétiques</i>	43
5.a. Principe.....	43
5.b. Estimation des schémas de partitions et des modèles d'évolution	44
5.c. Reconstruction en maximum de vraisemblance.....	44
5.d. Reconstruction par inférence bayésienne	45
5.e. Arbres calibrés dans le temps.....	45
1.6. <i>Diversité génétique et délimitation d'espèce</i>	47
6.a. Principe.....	47
6.b. Méthodes choisies et conditions d'applications	48
6.c. Définition des hypothèses d'espèces primaires (PSHs), et secondaires (SSHs) et validation des espèces	49
1.7. <i>Morphologie</i>	50
7.a. Objectifs.....	50
7.b. Observations morpho-anatomiques.....	50
1.8. <i>Datation moléculaire</i>	50
8.a. Principe.....	50

8.b. Calibration des points de datation	51
8.c. Points de calibration utilisés	52
I.9. Analyse de la diversification	54
9.a. Principe	54
9.b. Analyses réalisées : « Lineages-through-time » (LTT) et « Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures » (BAMM)	54
I.10. Inférence des traits morphologiques sur les phylogénies	55
10.a. Principe	55
10.b. Méthodes disponibles : méthodes phylogénétiques comparatives (PCMs) et « stochastic mapping »	57
10.c. Sélection, acquisition et traitement des traits morphologiques	57
10.d. Étude du signal phylogénétique	58
10.e. Étude de corrélation entre caractères	58
10.f. Estimation des états ancestraux et évolution des traits	59
I.11. Étude biogéographique	59
11.a. Principe	59
11.b. Données géographiques et échelles d'études	61
11.c. Application sous BioGeoBEARS	61
II. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DE LA TAXONOMIE DES UDOTACEAE ET RHIPIACEAE	65
II.1. Histoire taxonomique des Udoteaceae	65
1.a. La famille Udoteaceae	65
1.b. Le genre <i>Chlorodesmis</i> Harvey et Bailey, 1851	68
1.c. Le genre <i>Udotea</i> J. V. Lamouroux, 1812	71
1.d. Le genre <i>Tydemania</i> , Weber van bosse, 1901	78
1.e. Le genre <i>Rhipidosiphon</i> Montagne, 1842	79
1.f. Le genre <i>Penicillus</i> Lamarck, 1813	80
1.g. Le genre <i>Rhipocephalus</i> , Kützing, 1843	84
1.h. Les genres <i>Pseudochlorodesmis</i> Børgesen, 1925 et <i>Siphonogramen</i> Abbott et Huisman, 2004	85
1.i. Le genre <i>Rhipiliella</i> Kraft, 1986	88
1.j. Le genre <i>Boodleopsis</i> Gepp & Gepp, 1911	88
1.k. Le genre <i>Flabellia</i> Reichenbach, 1841	90
1.l. Le genre <i>Poropsis</i> Kützing, 1856	91
1.m. Le genre <i>Callipsygma</i> J. Agardh, 1887	91
1.n. Le genre <i>Botryodesmis</i> Kraft, 2007	92
II.2. Historique taxonomique des Rhipiliaceae	93
2.a. La famille Rhipiliaceae	93
2.b. Le genre <i>Rhipilia</i> Kützing, 1858	93
2.c. Le genre <i>Rhipiliopsis</i> A. et E. S. Gepp, 1911	97
PARTIE A. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE, SYSTÉMATIQUE ET RÉVISION TAXONOMIQUE DES UDOTACEAE ET DES RHIPIACEAE	103
A.I. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES UDOTACEAE	103
A.I.1. Rappel du contexte	103
A.I.2. Supplément matériel et méthodes	104
2.a. Construction des arbres phylogénétiques	104
2.b. Délimitation d'espèces	105
2.c. Morphologie	105
A.I.3. Diversité génétique	106
3. a. Résultats exploratoires de la délimitation d'espèces	106
3.b. Définition, validation et assignation des SSHs aux espèces	114
A.I.4. Diversité morphologique	117
4 a. Les espèces d' <i>Udotea</i>	117
4.b. Les espèces de <i>Chlorodesmis</i>	130
4.c. Les espèces de <i>Rhipidosiphon</i>	133
4.d. Les espèces de <i>Rhipocephalus</i>	133

4.e. Les espèces de <i>Penicillus</i>	136
4.f. Les espèces de <i>Poropsis</i>	138
4.g. Les espèces de <i>Tydemania</i>	138
A.I.5. Phylogénie, systématique et révision taxonomique des Udoteaceae	140
5.a. La phylogénie des Udoteaceae.....	140
5.b. Les « <i>Udotea</i> »	144
5.c. Le genre <i>Chlorodesmis</i> s. s. (Clade D)	151
5.d. Le genre <i>Rhipidosiphon</i> s. s. (Clade F)	153
5.e. Le genre <i>Tydemania</i> (Clade A)	155
5.f. Le « complexe Caraïbes » (clade H).....	157
5.g. Le « complexe <i>Poropsis-Penicillus nodulosus-Rhipidodesmis</i> » ou « complexe PPR » (Clade I)	159
A.I.6. Conclusion	161
A.II. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES RHIPIACEAE	163
A.II.1. Rappel du contexte	163
A.II.2. Supplément Matériels et méthodes	163
2.a. Constructions phylogénétiques.....	164
2.b. Application des méthodes de délimitations d'espèce	165
2.c. Morphologie	165
A.II.3. Analyse de la diversité génétique	166
3.a. Résultats de la délimitation d'espèces sur le marqueur <i>tufA</i>	167
3.b. Résultats de la délimitation d'espèces sur le marqueur <i>rbcl</i>	172
3.c. Définition, validation et assignation des SSHs aux espèces	176
A.II.4. Diversité morphologique	177
4.a. Diversité morphologique des <i>Rhipilia</i>	178
4.b. Diversité morphologique des <i>Rhipiliopsis</i>	185
4.c. Les espèces de <i>Rhipiliella</i> , <i>Calypsigma</i> et <i>Boodleopsis</i>	193
4.d. Les formes filamenteuses non identifiées	195
A.II.5. Phylogénie et systématique	197
5.a. Phylogénie et systématique de la famille Rhipiaceae s. s.	197
5.b. Les lignées « filamenteuses »	207
5.c. Les lignées « <i>Rhipiliopsis</i> groupe A » et « <i>Rhipiliopsis</i> groupe B »	209
A.II.6. Conclusion	217
A.III. DISCUSSION GÉNÉRALE	219
A. III.1. Variabilité des marqueurs utilisés	219
A.III.2. Performance des méthodes de délimitation d'espèces	220
2.a. Tendances des méthodes de délimitation d'espèces observées au cours de cette étude.....	220
2.b. La délimitation d'espèces, une efficacité qui dépend du jeu de données... ..	222
2.c. ... mais aussi des marqueurs et des arbres phylogénétiques	223
2.d. La nécessité d'une combinaison de plusieurs méthodes et d'une confrontation avec d'autres données	224
A.III.3. La morphologie, toujours indispensable en phycologie	224
3.a. Efficacité et limites de la morphologie pour valider et assigner les SSHs	224
3.b. Pertinence et pouvoir discriminant des caractères morpho-anatomiques	226
3.c. La place de la morphologie en taxonomie et délimitation d'espèces	227
PARTIE B. DIVERSIFICATION, ÉVOLUTION ET BIOGÉOGRAPHIE DES UDOTEACEAE ET RHIPIACEAE	231
B.I. DIVERSIFICATION ET BIOGÉOGRAPHIE DES UDOTEACEAE	231
B.I.1. Contexte	231
B.I.2. Suppléments matériels et méthodes	232
2.a. Reconstruction phylogénétique multimarqueurs et calibrée dans le temps	232
2.b. Données géographiques et inférence biogéographique	233
B.I.3. Résultats	235
3.a. Phylogénie calibrée dans le temps des Udoteaceae	235
3.b. Diversité spécifique géographique.....	238
3.c. Histoire biogéographique	240

3.d. Mécanismes de diversification	242
<i>B.I.4. Discussion</i>	243
4.a. Udoteaceae, origine et diversification temporelle	243
4.b. Schémas particuliers dans la diversité géographique des Udoteaceae	244
4.c. Barrières paléontologiques, des rôles contrastés	246
4.d. L'Indo-Pacifique central, l'ouest de l'océan Indien et les Caraïbes : centres de diversité des Udoteaceae	247
4.e. Espèces sœurs et lignées reliques	248
<i>B.I.5. Conclusion</i>	249
B.II DIVERSIFICATION ET BIOGÉOGRAPHIE DES RHIPIIACEAE	251
<i>B.II.1. Contexte</i>	251
<i>B.II.2. Suppléments matériels et méthodes</i>	251
2.a. Reconstruction phylogénétique multimarqueurs et calibrée dans le temps	251
2.b. Données géographiques et inférence biogéographique	253
<i>B.II.3. Résultats</i>	255
3.a. Phylogénie de la famille Rhipiliaceae, datation et diversification	255
3.b. Diversité géographique	257
3.c. Histoire biogéographique	257
<i>B.II.4. Discussion</i>	261
4.a. Origine, datation et diversification des Rhipiliaceae	261
4.b. Histoire biogéographique des Rhipiliaceae	262
4.c. Diversité géographique des Rhipiliaceae et barrières de dispersion	264
4.d. L'Indo-Pacifique central, centre d'origine et d'accumulation des espèces de Rhipiliaceae	265
<i>B.II.5. Conclusion</i>	266
B.III INFÉRENCE DE TRAITS MORPHOLOGIQUES SUR LA PHYLOGÉNIE CALBRÉE DES UDOTEACEAE	267
<i>B.III.1. Contexte</i>	267
<i>III.2. Suppléments matériels et méthodes</i>	268
2.a. Reconstructions phylogénétiques et datation	268
2.b. Traits étudiés	268
2.c. Analyses du signal phylogénétique et des corrélations entre traits	269
2.d. Reconstructions ancestrales	270
<i>B.III.3. Résultats</i>	270
3.a. Signal phylogénétique	270
3.b. Reconstructions ancestrales et corrélations	270
<i>B.III.4. Discussion</i>	286
4.a. Morphologie ancestrale des Udoteaceae et lien avec les fossiles	286
4.b. Caractères leviers pour la révision taxonomique des Udoteaceae et les diagnoses génériques	287
4.d. L'incroyable diversité morphologique, témoin de la radiation des Udoteaceae	297
<i>B.III.5. Conclusion</i>	298
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	301
BIBLIOGRAPHIE	307
GLOSSAIRE	323
LISTE DES ACRONYMES ET ABRÉVIATIONS	327
LISTE DES FIGURES	329
LISTE DES TABLEAUX	335
LISTE DES ANNEXES	339
ANNEXES	341
RÉSUMÉ	462

INTRODUCTION :
CONTEXTE D'ÉTUDE

INTRODUCTION : CONTEXTE D'ÉTUDE

1. Présentation de l'étude

Cette étude porte sur deux familles d'algues vertes, les Udoteaceae J. Agardh et les Rhipiliaceae Dragastan, D.K.Richter, Kube, Popa, Sarbu & Ciugulea appartenant à l'ordre des Bryopsidales et qui sont des éléments importants des flores tropicales et notamment de celles associées aux écosystèmes coralliens. Ces deux familles présentent une grande diversité morphologique, mais sont peu étudiées en comparaison à d'autres familles des Bryopsidales (Halimedaceae, Caulerpacaeae, Codiaceae). Par ailleurs, plusieurs genres de petite taille se développent dans des habitats peu accessibles (anfractuosités, milieux profonds) ce qui a limité leur étude. Les connaissances actuelles sont essentiellement basées sur des critères morphologiques et le manque de données génétiques fait que leur diversité est méconnue et probablement sous-estimée. Ce travail vise à combler ces lacunes en étudiant notamment une collection importante de spécimens récoltés dans diverses régions tropicales des trois océans : Atlantique, Pacifique et Indien. Au-delà d'établir une cartographie de leur diversité, basée sur une approche de taxonomie intégrative, combinant analyses moléculaire et morphologique, les patrons de diversification ont également été analysés afin d'expliquer les raisons sous-jacentes à cette biodiversité en retraçant notamment l'histoire évolutive et les traits associés, morphologiques ou biogéographiques, de ces deux familles.

2. Bryopsidales et familles étudiées

2.a. Les Bryopsidales

Les Bryopsidales forment, avec les Dasycladales, les « algues vertes siphonnées », c'est-à-dire dépourvues de cloisons cellulaires, et appartiennent aux Ulvophyceae, un des groupes majeurs au sein du « core » Chlorophyta (Figure 1). L'âge estimé du plus ancien fossile des algues vertes siphonnées remonte à l'ère Paléozoïque (Hall and Delwiche, 2007) et l'origine des Bryopsidales est estimée au Protérozoïque supérieur ou Cambrien (LoDuca et al., 2003 ; Verbruggen et al., 2009a).

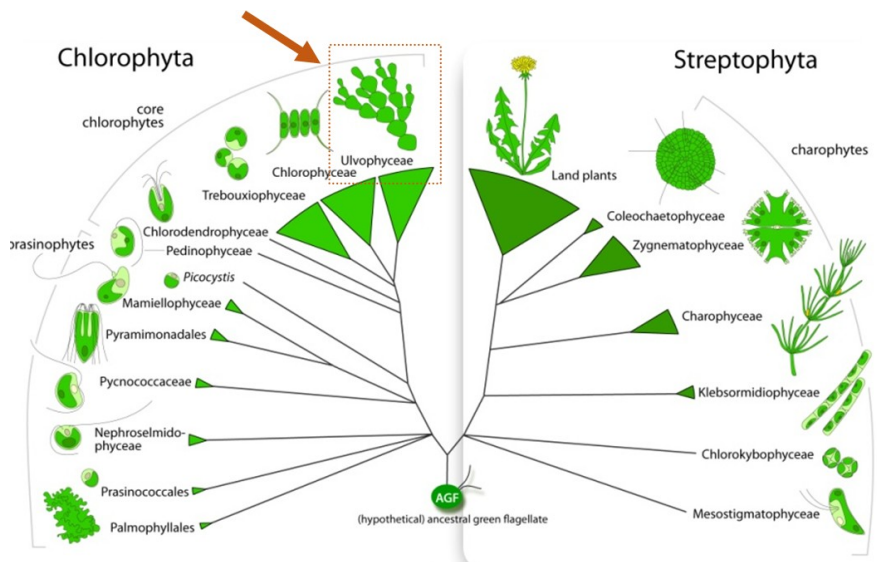


Figure 1 : Vue d'ensemble de la phylogénie des lignées vertes et place des Ulvophyceae (rectangle rouge) au sein des Chlorophyta. Tiré de Leliaert et al., 2012.

Les Bryopsidales sont caractérisées par une structure simple qui consiste en des filaments tubulaires et plurinucléés (entre des centaines à des millions de noyaux), nommés siphons (Leliaert et al., 2012 ; Dragastan et al., 1997) (Figure 2). Ces derniers peuvent se diviser (par ex. par dichotomie), mais la continuité d'un même cytoplasme est assurée à travers l'ensemble de l'organisme. Le cytoplasme est drainé par un courant vigoureux permettant le transport le long des siphons des transcrits, des nutriments et des organelles, facilitant notamment la migration des chloroplastes pour optimiser le processus de photosynthèse ou encore protéger le matériel photosynthétique des attaques herbivores (Menzel, 1987 ; Menzel, 1994 ; Mine et al., 2001 ; Vroom et Smith, 2003).

Malgré une anatomie apparemment primitive, les Bryopsidales affichent une variabilité morphologique importante, allant de formes microscopiques simples composées de siphons ramifiés par dichotomie à des formes beaucoup plus grandes et complexes (Lam et Zechman, 2006 ; Verbruggen et al., 2009a ; Vroom et al., 1998). Ces dernières présentent une différenciation morphologique similaire à celle des plantes terrestres (Chisholm et al., 1996), avec une partie basale composée de rhizoïdes (\approx racines), une partie porteuse dressée, le stipe (\approx tige) et enfin une partie supérieure végétative, la fronde (\approx feuille).

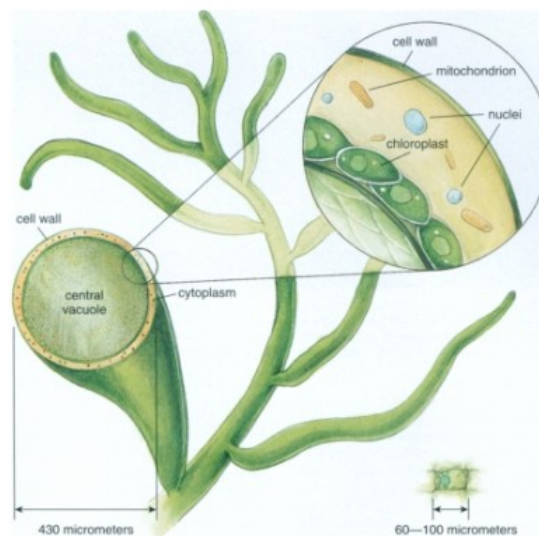


Figure 2 : Représentation d'une coupe transversale d'un siphon. Ce dernier est constitué d'une vacuole centrale préminente et d'organelles observés entre la vacuole et la paroi. Une cellule de feuille d'épinard est représentée en bas à droite mettant en évidence l'imposante taille de la cellule (le siphon) composant les algues vertes siphonnées. Tiré de Leliaert et al., 2012

Les Bryopsidales sont majoritairement observées dans les écosystèmes marins côtiers tempérés chauds et tropicaux tels que les récifs coralliens, les lagons ou les herbiers de phanérogames, où elles font partie des principaux producteurs primaires (Kerswell, 2006) et peuvent être des éléments écologiques dominants, notamment grâce à leur avantage anatomique (innovations cytoplasmiques décrites précédemment) (Vroom et Smith, 2001 ; Ries, 2006 ; Leliaert et al., 2012). Elles sont également présentes dans les milieux tempérés (Méditerranée) ou encore en eau douce pour le genre *Dichotomosiphon* (Dichotomosiphonaceae).

D'un point de vue écologique, certaines espèces sont calcifiées et participent à la formation de sables voire à la consolidation des structures récifales (par ex. *Halimeda*) et contribuent aux bilans

carbonatés de l'écosystème (Drew, 1983). D'autres Bryopsidales sont davantage connues pour leur capacité à proliférer et pour certaines, le statut d'espèces invasives leur a été attribué. Il s'agit notamment en Méditerranée de *Caulerpa taxifolia* (Meinesz et Hesse, 1991 ; Meinesz et al., 2001) et *C. racemosa* (Verlaque et al., 2003 et 2004 ; Klein et Verlaque, 2008), ou encore *Avrainvillea amadelpha* (Verlaque et al., 2017).

Les Bryopsidales ont une histoire taxonomique longue et complexe. L'ordre est créé par Schaffner (1922). Néanmoins, Feldmann (1946) proposera une première séparation des Chlorophycées coenocytiques (« Siphonales ») en deux ordres distincts : les Eusiphonales homoplastiques (Bryopsidaceae et Codiaceae) et les Caulerpales hétéroplastiques (incluant les Udoteaceae et Caulerpacaeae). Cette subdivision en sous-groupes sera reconnue et supportée par d'autres travaux comme ceux de Dawes (1967) portant sur la paroi cellulaire. Une autre subdivision des Bryopsidales en plusieurs familles (Halicystidaceae, Bryopsidaceae, Caulerpacaeae, Codiaceae et Dichotomosiphonaceae) sera ensuite proposée par Smith (1955) en se basant sur la morphologie des thalles, la reproduction, le type d'appareil plastidial ainsi que la distribution géographique. Cependant, d'autres auteurs préféreront suivre Zanardini (1843) en ne considérant qu'un grand ensemble, les Codiaceae, estimant que les critères pour justifier la séparation par exemple des genres *Udotea* et *Codium* ne sont pas suffisants (Fritsch, 1948). L'ensemble des Siphonales a également pris les noms de Bryopsidophyceae (Round, 1963) ou Caulerpales (Christensen, 1966 ; Bold et Wynne, 1978), avant que la priorité au nom de Bryopsidales (Schaffner, 1922) soit établie par Hillis-Colinvaux (1984). À la même occasion, et basée sur l'homo- ou hétéroplastie et l'ajout d'autres caractères, la subdivision de l'ordre en deux grands sous-ordres — Bryopsidaneae et Halimedineae — comme proposé par Feldmann (1946), est restaurée (Hillis-Colinvaux, 1984). Les Bryopsidaneae sont caractérisées par leur homoplastie, l'absence de système lamellaire concentrique (CLS), une reproduction non holocarpique, la présence de septa à la base des structures reproductives, et la présence de mannane, xylane et cellulose au sein de la paroi cellulaire. Les Halimedineae, quant à elles, sont hétéroplastidiées (présence de chloroplastes et d'amyloplastés), possèdent un CLS, sont holocarpiques (mort du thalle suite à la reproduction), ne présentent pas de septa à la base de leurs structures reproductives et leur paroi cellulaire est uniquement composée de xylane (Hillis-Colinvaux, 1984).

Cette classification a été confirmée ensuite par des analyses en cladistique (Vroom et al., 1998) ou phylogénies moléculaires (Zechman et al., 1990 ; Hanyuda et al., 2000 ; Lam et Zechman, 2006 ; Verbruggen et al., 2009a) mettant en évidence la monophylie des deux sous-ordres (Figure 3). Puis, le genre *Ostreobium*, endolithe des substrats calcaires, est révélé comme une autre lignée ayant divergé ancestralement par rapport aux deux autres sous-ordres (Verbruggen et al., 2009a). Cela a entraîné la création d'un troisième sous ordre au sein des Bryopsidales : Ostreobineae Verbruggen et Guiry.

Malgré les études phylogénétiques réalisées par la suite à partir de marqueurs chloroplastiques et/ou nucléaires et à différents niveaux taxonomiques, les relations phylogénétiques entre et au sein des différentes familles des sous-ordres ne sont pas toujours résolues (Verbruggen et al, 2009a et b ; Kooistra, 2002 ; Woolcott et al., 2000 ; Hillis et al. 1998 ; Fama et al. 2002 ; Kooistra et al. 2002). Ce constat est observé en particulier au sein des Halimedineae, qui ont, de plus, des familles dont les genres eux-mêmes ne sont pas résolus et/ou polyphylétiques, notamment parmi les Udoteaceae et Rhipiliaceae (Verbruggen et al, 2009a et b ; Lagourgue et al., 2018).

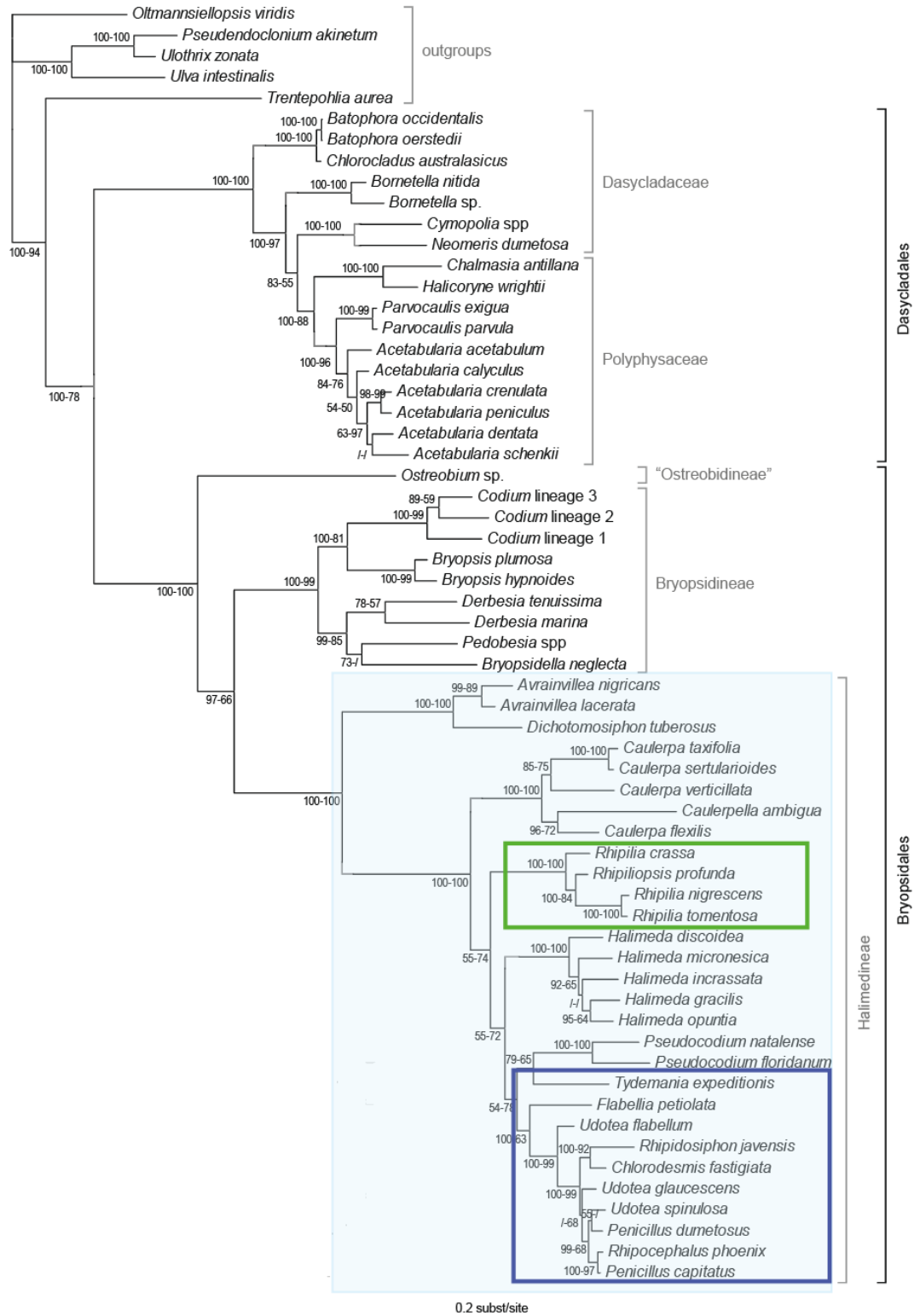


Figure 3 : Phylogénie des algues vertes siphonnées et positions respectives des Bryopsidales, du sous-ordre Halimedineae (encadré en bleu clair) et des familles Rhipiliaceae (cadre vert) et Udoteaceae (cadre bleu foncé). Tiré de Verbruggen et al., 2009a.

Enfin, le transfert des familles Udoteaceae, Halimedaceae, Rhipiliaceae et Pseudocodiaceae sous le statut de tribus, rassemblées au sein d'une seule famille « Halimedaceae » a été proposé par Cremen et al. (2019). Cependant, l'étude ne repose que sur des données moléculaires et uniquement chloroplastiques, sans argument ni diagnose morphologiques associés, et avec une seule reconstruction phylogénétique en maximum de vraisemblance. Elle ne sera donc pas prise en considération dans le cadre de cette étude, et nous maintenons les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae en attendant une argumentation plus approfondie. Ces deux familles sont décrites ci-après.

2.b. Les Udoteaceae

La famille des Udoteaceae regroupe 15 genres majoritairement retrouvés dans les zones Ouest-Atlantique et Indopacifique tropicales, dans les lagons et récifs coralliens, mais certains taxons sont également présents en Méditerranée.

Udoteaceae est la famille la plus diversifiée morphologiquement au sein des Bryopsidales, comprenant des formes simples, composées de siphons libres réunis en touffes, à des formes multiaxiales beaucoup plus complexes, formées d'un stipe dressé surmonté d'une partie végétative, le plus souvent en lame compacte.

Parmi les formes symboliques, *Chlorodesmis* consiste en une unique touffe de siphons divisés en dichotomies successives, non calcifiés et s'élevant depuis des rhizoïdes basaux ; *Rhipidosiphon*, présente un stipe monosiphonné et une lame calcifiée en forme d'éventail ; *Udotea* est composée d'un stipe multisiphonné portant une ou plusieurs frondes lisses ou plissées, la plupart du temps flabellée et intégralement calcifiée. Certains taxons possèdent des siphons de la lame présentant des appendices latéraux plus ou moins développés ; enfin, *Tydemania* présente une morphologie plus complexe avec un ensemble de verticilles de flabellules et/ou glomérules disposés le long d'un axe monosiphonné (Figure 4).



Figure 4 : Diversité morphologique au sein des Udoteaceae. A : *Chlorodesmis* ; B : *Rhipidosiphon* ; C : *Tydemania* ; D : *Penicillus* ; E et F : *Udotea* ; G : *Rhipocephalus*. Photos : Claude Payri, Gregory Lannes ; Jean-Louis Menou

La famille Udoteaceae comprend des genres non calcifiés et calcifiés, contribuant ainsi aux flux de carbone organique et inorganique de l'écosystème (cf. partie 4.1 pour les fonctions écologiques générales). En particulier, les espèces calcifiées participent à la formation de sables (Drew, 1983 ; Freile et al., 1995) à la mort des individus, et ont pu laisser des empreintes fossiles qui font de ces espèces des indicateurs paléoenvironnementaux précieux.

Le contexte taxonomique est plus amplement détaillé en partie III. 1. Succinctement, les Udoteaceae ont été décrites par Agardh (1887) et les classifications successives ont principalement reposé sur des critères morpho-anatomiques (Ernst, 1904 ; Farghaly, 1980 ; Gepp et Gepp, 1911 ; Littler et Littler, 1990a ; Collado-Vides et al., 2009). Cependant, les études moléculaires émergeant depuis quelques années ont révélé plusieurs conflits taxonomiques, avec notamment des relations phylogénétiques non résolues au sein de la famille et la non-monophylie chez plusieurs genres : *Udotea*, *Penicillus*, *Rhipidosiphon*, *Chlorodesmis* ou encore *Rhipocephalus* (Kooistra, 2002 ; Lam et Zechman, 2006 ; Curtis et al., 2008 ; Coppejans et al., 2011 ; Verbruggen et al., 2009a et b). Malheureusement, la majorité de ces études ne reposent que sur un seul marqueur moléculaire, et celles qui en incluent plusieurs ne présentent qu'un nombre réduit de taxons de la famille. À partir de ces travaux, il est difficile de résoudre clairement le cas des Udoteaceae et de proposer une révision taxonomique. Le recours à plusieurs marqueurs et un échantillonnage plus complet et représentatif sont nécessaires pour progresser dans la compréhension de la taxonomie de la famille.

La biologie des Udoteaceae est tout aussi fragmentaire. Leur reproduction et leur cycle de vie restent majoritairement inconnus bien que certains travaux ont été réalisés sur quelques espèces : des gamétocystes correspondant à des siphons spécialisés de la marge, de forme allongée et de plus gros diamètre, ramifiés dichotomiquement ou non ramifiés ont été observés chez *Flabellia petiolata* (Gepp et Gepp, 1911 ; Meinesz, 1969 et 1972a), *Penicillus capitatus* (Meinesz, 1972b, 1975 et 1980a ; Friedman et Roth, 1977), *Rhipocephalus* (Friedman et Roth, 1977), *Rhipidosiphon javensis* (Meinesz, 1980b) et certaines espèces d'*Udotea* (Meinesz, 1980a ; Littler et Littler, 1990a et 1999, Clifton, 1997 ; Clifton et Clifton, 1999). Ces structures reproductives se distinguent particulièrement des gamétocystes composés observés chez *Chlorodesmis baculifera* (Ducker, 1965) similaires à ceux de *Halimeda*. De plus, des microgamètes biflagellés ont été décrits chez *Flabellia* et *U. flabellum* et se distinguent de ceux plus larges et munis de nombreux flagelles chez *Penicillus*, *Rhipocephalus*, *U. abbottiorum*, et *U. cyathiformis* (Meinesz, 1980a ; Clifton et Clifton, 1999). Chez ces espèces, la reproduction sexuée est dite holocarpique et est associée à un phénomène de réallocation du protoplasme en gamètes dans toute ou partie de l'algue, alors surnommée « thalle fantôme », et entraîne la mort de l'individu (Meinesz, 1980a ; Littler et Littler, 1999). L'émission des gamètes semble être contrôlée biologiquement puisque des intervalles de temps spécifiques et bien distincts entre les espèces des genres *Udotea*, *Penicillus* et *Rhipocephalus* ont pu être mis en évidence (à l'exception de deux espèces, *Udotea cyathiformis* et *Rhipocephalus phoenix*) (Clifton, 1997 ; Clifton et Clifton, 1999), et cela permettrait de limiter le risque d'hybridation (Kooistra, 2002).

En outre, des phénomènes de multiplication végétative (reproduction asexuée) ont également été observés. Des propagations clonales par extension végétative depuis un fin rhizoïde translucide ou d'un système rhizomateux ont été mises en évidence sur des spécimens d'*Udotea* en culture (Hillis-Colinvaux, 1968).

Par ailleurs, le développement de thalles multiaxiaux à partir de juvéniles uniaxiaux en touffe composés uniquement de rhizoïdes et de siphons dichotomiques a été observé par Friedmann et

Roth (1977), confirmant que l'algue *Espera* était une phase de vie de *Penicillus capitatus* (Figure 5). Il est alors suggéré que d'autres espèces de formes simples, notamment *Chlorodesmis*, pourraient être des phases juvéniles d'autres espèces plus complexes (Meneisz, 1980b ; Kooistra, 2002). Néanmoins, les observations relatives aux structures reproductives mises en évidence chez certaines espèces de *Chlorodesmis* témoignent qu'il s'agit bien d'individus adultes et matures et que ces espèces sont donc valides (Sonder, 1971 ; Ducker, 1965 et 1967 ; Hillis-Colinvaux, 1980 ; Meinesz, 1980a).

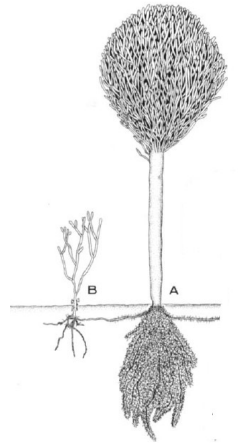


Figure 5 : Illustration de *Penicillus capitatus* (A) et de l'état filamenteux « *Espera* » (B) correspondant actuellement à la forme *P. capitatus* f. *mediterraneus*. Tiré de Friedmann et Roth, 1977

Enfin, d'un point de vue physiologique, plusieurs stratégies ont été développées. La relocalisation de certaines organelles observée indépendamment d'un phénomène de reproduction permettrait la migration des chloroplastes à l'apex des siphons le jour pour l'activité photosynthétique, jusqu'aux siphons du stipe la nuit, pour protéger l'appareil photosynthétique du broutage d'herbivores nocturnes (Hay et al., 1994 ; Kooistra et al., 2002).

De même, l'aragonite (calcification) et les composés chimiques secondaires (udoteal) (Paul et Fenical, 1982 et 1986 ; Paul et al., 1990 ; Iliopoulou et al., 2000 ; Hay et al., 1994) ont été proposés comme des moyens de défense contre les différents types d'herbivores. Cela expliquerait le succès des Udoteaceae dans des milieux où la pression herbivore est forte (Hay et Fenical, 1988 ; Hay et al., 1988 et 1994 ; Duffy & Hay, 1990 ; Hay, 1997). Chez *Udotea*, la présence d'aragonite est également considérée comme renforçant le thalle et la structure des siphons en protection aux forces physiques extérieures. Chez les espèces ne possédant pas d'appendices, des pores sur la surface calcifiée du siphon ont été observés (par ex. *U. loensis* ou *U. cyathiformis*). Ces pores pourraient représenter une adaptation qui leur offrirait une meilleure efficacité d'absorption des nutriments (Littler et Littler, 1990a), mais cela n'a jamais été démontré. Enfin, Littler et Littler (1990a), en référence aux hypothèses d'étiolation et de géométrie adaptative émises pour les plantes vasculaires (Raven et al., 1979 ; Wickens et Horn, 1972 ; Hay, 1986), ont analysé chez *Udotea* la possible corrélation de la taille et la finesse des thalles en fonction de la profondeur et de la luminosité (hypothèse : les siphons sont plus larges en profondeur et dans les habitats moins lumineux). Certaines corrélations ont été retrouvées, mais des cas d'incongruence ont également été soulignés, ce qui ne permet pas d'émettre un lien direct entre ces caractères morphologiques et les facteurs environnementaux (Littler et Littler, 1990a).

Enfin, d'un point de vue évolutif, des opinions divergentes émergent de ces différentes études : tandis que certains auteurs défendent l'hypothèse d'un ancêtre à morphologie primitive, filamenteuse et uniaxiale (Hillis-Colinvaux, 1984 ; Meinesz, 1980a), d'autres privilégient celle d'une morphologie en lame, mais non-cortiquée (Littler et Littler, 1999 ; Dragastan et al., 1997), quand d'autres, enfin, supposent à un ancêtre de morphologie complexe, en lame et cortiquée (Vroom et al., 1998 ; Kooistra, 2002). La présence simultanée de thalles simples et complexes au sein de la famille rend difficiles les hypothèses sur les morphologies ancestrales. Pour mieux comprendre l'évolution et la diversité morphologique actuelle au sein de la famille il sera nécessaire, voire indispensable, d'avoir recours à une analyse d'inférence de traits morphologiques sur des phylogénies calibrées dans le temps. Kooistra (2002) met également en évidence des différences dans les rythmes de diversification. Il montre notamment la présence d'un clade regroupant des *Udotea* non cortiquées avec les genres *Penicillus* et *Rhipocephalus* et dont la cladogenèse est particulièrement rapide avec des changements phénotypiques considérables en comparaison à d'autres lignées de la famille. Enfin, de nombreuses espèces d'*Udotea* de l'Indo-Pacifique ont leurs homologues morphologiques en Atlantique et pourraient être des espèces sœurs (Gepp et Gepp, 1911 ; Littler et Littler, 1990a). L'hypothèse de séparation de ces lignées sœurs à la fermeture de l'isthme de Panama est proposée par Kooistra (2002). Mais là encore, des reconstructions phylogénétiques calibrées et apposées d'un cadre temporel doivent être réalisées pour vérifier cette hypothèse.

2.c. Les Rhipiliaceae

La famille des Rhipiliaceae se compose (à ce jour) de deux genres non calcifiés : *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*. Sa distribution est restreinte aux régions coralliennes et de nombreuses espèces colonisent les anfractuosités et les surplombs des pentes récifales. Tous genres confondus, seulement deux espèces, *Rhipilia tomentosa* et *Rhipiliopsis profunda*, sont observées dans la région Caraïbes, les autres se distribuent dans la région Indo-Pacifique.

La famille avait été initialement proposée par Dragastan et al. (1997) sur la base d'éléments morphologiques et fossiles et se composait du genre type *Rhipilia*, des genres *Rhipiliopsis* et *Rhipiliella* et du genre fossile *Baratangia*. L'étude phylogénétique de Verbruggen et al. (2009a) mettra en évidence une lignée indépendante et distincte des Udoteaceae, constituée par *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*. Les auteurs ne valident qu'en partie la proposition de Dragastan et al. (1997), le genre *Rhipiliella* étant maintenu au sein des Udoteaceae. De plus, aucune mention du genre fossile n'est faite. Les études de Verbruggen et al. (2009a, b) mettent également en évidence pour la première fois la polyphylie du genre *Rhipilia*.

D'un point de vue morphologique, les Rhipiliaceae sont non calcifiées et se composent d'un stipe dressé cylindrique parfois de taille très réduite (voire indistinct), ancré au substrat par une base monosiphonnée et surmonté de filaments soit libres soit réunis en une lame flabelliforme, peltée, voire cyathiforme. La famille est caractérisée par la présence de structures secondaires particulières qui viennent adhérer plus ou moins fortement les siphons adjacents entre eux. Elles sont nommées tenacules ou papilles en fonction de leur forme et du genre de référence (respectivement *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*).

Au niveau générique, la morphologie du genre *Rhipilia* peut être très diversifiée, allant d'une partie végétative en siphons libres (ex. : *R. penicilloides* ou *R. coppejansii*), à des formes en lames plus ou

moins épaisses et compactes (ex. : *R. tomentosa*, *R. orientalis*) (Figure 6). Les tenacules des *Rhipilia* ont des formes variables (en fourche, dentées, en crochet) et sont observées sur la totalité de la lame ou seulement au niveau basal pour les espèces dont les siphons sont libres. L'ancrage du thalle au substrat se fait à partir de stolons rampants multiples ou bien d'un rhizoïde unique.

Les espèces du genre *Rhipiliopsis* sont beaucoup plus petites et délicates que celles des *Rhipilia* et certaines sont même minuscules (Figure 6). Les *Rhipiliopsis* se composent d'un stipe mono ou plurisiphonné et d'une lame mono ou pluristromatique. Les structures secondaires, ou papilles, assurent la coalescence des siphons. Elles sont moins développées que les tenacules chez *Rhipilia*, mais, par leur finesse et leur nombre, elles donnent à la lame un aspect cohésif et en réseau.

Enfin, bien que le statut de *Rhipiliella* au sein des Rhipiliaceae ne soit pas encore validé, le genre est morphologiquement proche de *Rhipiliopsis*, notamment par la finesse du thalle et la présence de papilles. *Rhipiliella* se distingue par la présence de cicatrices le long du stipe, laissées par la chute des frondes mises successivement en place au cours de la croissance du thalle.

Au plan génétique, seules cinq espèces de *Rhipilia* et une seule espèce de *Rhipiliopsis* ont des données moléculaires associées. Aucune donnée génétique n'est disponible à ce jour pour le genre *Rhipiliella*.

Aucune information n'est disponible sur la reproduction ou le cycle de vie des Rhipiliaceae.

D'un point de vue évolutif, la datation de l'apparition des genres *Rhipilia* et *Rhipiliopsis* est estimée au Crétacé (Mésozoïque) (Verbruggen et al., 2009a), de même pour le genre fossile *Barantagia* (Dragastan et al., 1997).

Les connaissances sur la famille Rhipiliaceae sont encore moins fournies que celles concernant Udoteaceae en raison vraisemblablement de l'écologie, de la petitesse des espèces et de leur accès plus difficile. Mais tout comme pour les Udoteaceae, des investigations plus importantes sont nécessaires pour mieux cerner la diversité et l'histoire de cette famille.

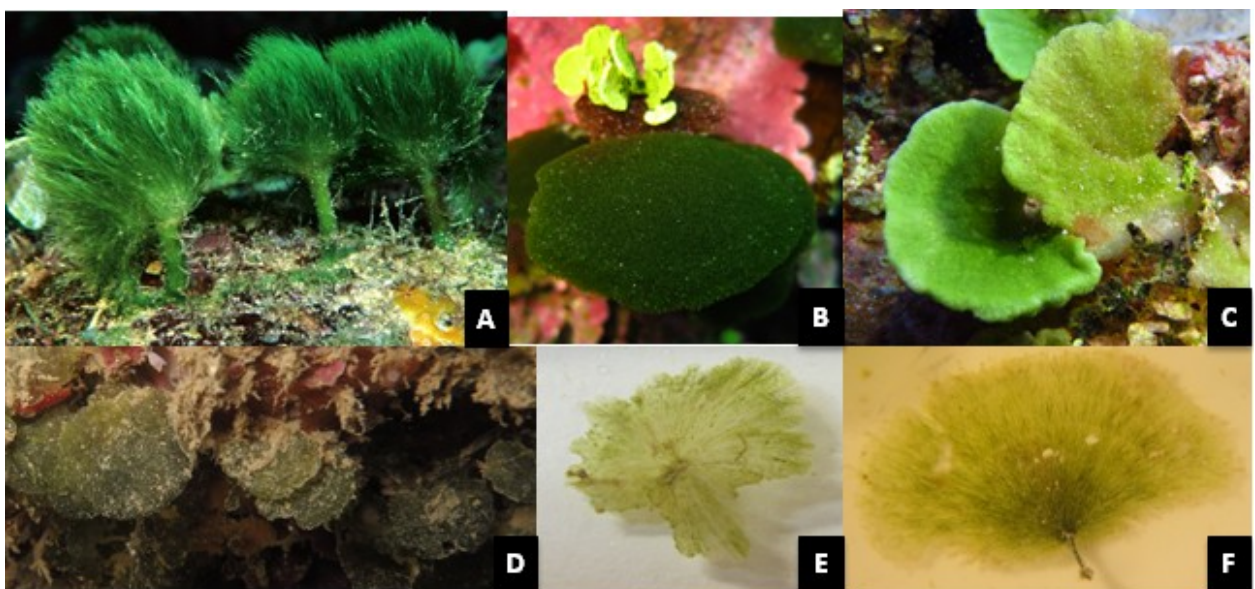


Figure 6 : Diversité morphologique des Rhipiliaceae : A-C : *Rhipilia* ; D-F : *Rhipiliopsis*. Photos : Claude Payri et Jean-Louis Menou.

3. Intérêts de l'étude

Au-delà de la nécessité de répertorier la biodiversité, ces deux familles présentent de multiples enjeux que ce soit en écologie, en taxonomie, en biologie évolutive ou en biogéographie. Ces différents aspects constituent les facettes de cette étude et sont déclinés ci-après.

3.a. Importance écologique de ces familles

De manière générale et comme toutes les macroalgues, elles participent au premier maillon des réseaux tropiques et jouent un rôle majeur dans la structure et le fonctionnement des récifs coralliens (Payri, 2000). Certaines espèces de grande taille (chez les Udoteaceae notamment) forment des algueraies qui offrent un habitat pour d'autres organismes marins (Figure 7).



Figure 7: Habitats à Udoteaceae, algueraies. Photos : Claude Payri

Par ailleurs, certains taxons appartenant aux Udoteaceae sont calcifiés, c'est-à-dire qu'ils précipitent dans leur tissu du carbonate de calcium sous forme aragonitique, et contribuent ainsi aux bilans carbonatés des récifs, en participant notamment à la formation de sables lors de la dégénérescence de leur thalle en fin de vie (Goreau, 1963 ; Wray, 1977 ; Ries, 2006 ; Granier, 2012). Ce processus de calcification, laissant des traces fossiles de formes très anciennes, confère à ces taxons une valeur particulière pour mieux appréhender l'histoire évolutive des espèces et expliquer leur distribution actuelle, voire anticiper leur devenir.

Qu'elles soient de formes massives ou délicates, les espèces de ces deux familles sont des éléments caractéristiques des flores associées aux écosystèmes côtiers et coralliens, et peuvent marquer le paysage des fonds sableux de lagon (Figure 7) ou de manière plus discrète peupler les anfractuosités coralliennes (Figure 8). Bien qu'elles contribuent aux fonctions écologiques et écosystémiques associées, ces familles, comme la plupart des macroalgues qui n'ont pas d'intérêts avérés en valorisation industrielle, font partie des groupes biologiques négligés en recherche. Or, à l'heure des préoccupations sur le devenir des milieux naturels et de leur biodiversité associée, répertorier, tant qu'il est encore temps, la diversité des organismes dans des milieux aussi riches que menacés, tels que les récifs coralliens, est une urgence. Pour, ces familles encore sous-étudiées, tant dans leur diversité que dans leur répartition, il est difficile de se représenter leur valeur patrimoniale et d'établir des bilans de perte de diversité actuelle ou future. Elles font par conséquent partie des

organismes prioritaires dont la diversité doit être cartographiée avant qu'elle ne s'amenuise ou disparaisse.

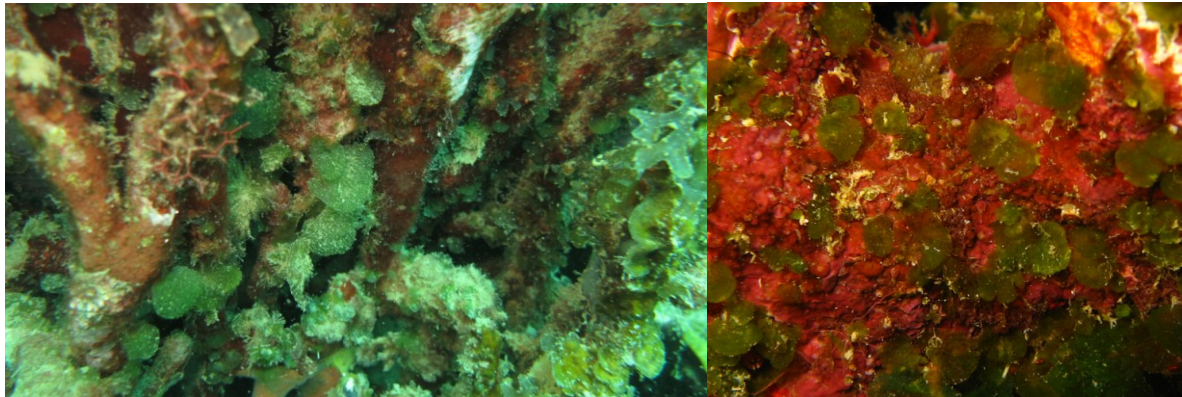


Figure 8: Habitats à *Rhipiliopsis* observés dans les anfractuosités coralliennes. Photo : Claude Payri

3.b. Défi taxonomique

Les deux familles considérées dans cette étude représentent un réel défi taxonomique. En effet, leur position et leur place dans l'histoire phylogénétique des Bryopsidales ne sont pas encore bien établies et la phylogénie même de ces familles ou des genres qui les composent est encore mal résolue (Kooistra, 2002 ; Lam et Zechman, 2006 ; Verbruggen et al., 2009).

De plus, plusieurs conflits et ambiguïtés taxonomiques ont été mis en évidence avec l'essor des données moléculaires. En effet, la taxonomie de ces familles a longtemps reposé sur une approche exclusivement morphologique. Cependant, l'information moléculaire récemment acquise remet en question la classification morphologique de ces taxons et ce d'autant plus lorsque sont uniquement considérés les caractères morphologiques extérieurs ou superficiels. C'est notamment le cas pour des espèces cryptiques ou à importante plasticité phénotypique que seule la génétique peut révéler.

Aussi, la diversité spécifique est directement associée à la définition de ces espèces et son estimation à partir d'identifications anciennes, mais erronées, peut augmenter avec la découverte de crypticité ou à l'inverse, diminuer en cas de plasticité.

Alors que différentes études ont révélé une diversité en genres ou espèces insoupçonnée au sein des Bryopsidales (Verbruggen et al., 2005a ; Verbruggen et al., 2007 ; Curtis et al., 2008 ; Verbruggen et al., 2009a et b ; Verbruggen et Schils, 2012 ; Sauvage, 2016 ; Sauvage et al., 2016 ; Wade et al., 2017), les deux familles Udoteaceae et Rhipiliaceae sont actuellement bien moins étudiées au sein de l'ordre et peu de données génétiques sont disponibles (Kooistra, 2002, Lam et Zechman, 2016 ; Coppejans et al., 2011 ; Lagourgue et al., 2018). Cela peut être expliqué en partie par des difficultés d'échantillonnage, notamment pour certaines formes microscopiques ou sciaphiles, des difficultés de traitement en laboratoire, dues à des protocoles dont la performance n'est pas encore suffisante pour ces taxons, ou encore un intérêt moindre en comparaison par exemple aux emblématiques *Halimeda* ou *Caulerpa*. Néanmoins, les Udoteaceae et Rhipiliaceae renferment possiblement cette même magnitude de diversité, dès lors qu'elles seront échantillonnées et étudiées à efforts comparables.

Ainsi, un important travail est nécessaire pour actualiser la diversité de ces familles et clarifier autant que possible les éventuels conflits taxonomiques, et finalement, réviser la classification de ces algues en tenant compte des données disponibles, certes divergentes, mais complémentaires. Ce travail de redéfinition et de classification doit être réalisé à l'échelle des espèces, mais également des genres voire des familles.

3.c. Autres intérêts

Peu d'informations sont disponibles concernant l'évolution temporelle de ces familles. Pour certaines familles proches (*Halimeda*), un décalage dans le temps a été observé entre les âges interprétés à partir des données moléculaires et les données fossiles (Dragastan et al., 2002). Il est donc nécessaire de combiner les données moléculaires et fossiles disponibles afin de tester leur vraisemblance et reconstruire une phylogénie calibrée dans le temps plus robuste et ainsi, mieux identifier l'origine de ces familles ainsi que les processus de diversification sous-jacents. Par ailleurs, différents fossiles sont disponibles pour les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae (Dragastan et al., 1997), mais n'ont jusque-là jamais été considérés.

De plus, la complexité morphologique des représentants de la famille Udoteaceae qui n'est pas retrouvée chez les familles voisines reste inexplicée, tout comme les liens entre phénotype et génotype. Des hypothèses ont été émises, associant la morphologie de certaines espèces actuelles (par ex. *U. flabellum* ou *Flabellia petiolata*) à la morphologie ancestrale, en contraste avec d'autres espèces (par ex. *U. cyathiformis*, *Penicillus capitatus* ou encore *Rhipocephalus phoenix*) qui seraient issues d'une cladogénèse rapide associée à une forte variabilité phénotypique (Kooistra, 2002). Cela suggère que 1) la famille continue à se diversifier et que la morphologie en est un indicateur tangible ; et 2) différents rythmes de diversification ont marqué l'évolution des Udoteaceae. Néanmoins, ces hypothèses ne peuvent être vérifiées sans une analyse de l'évolution des traits phénotypiques inférés sur une phylogénie calibrée dans le temps.

Enfin, les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae sont observées à l'échelle mondiale, mais les schémas de diversification spatiale à l'origine d'une telle répartition restent inconnus. Des particularités géographiques ont par ailleurs été mises en évidence, notamment concernant l'existence d'espèces sœurs entre Atlantique et Indo-Pacifique. Ici encore, il est difficile de confirmer et d'interpréter ces observations sans la combinaison d'une phylogénie calibrée, robuste et la plus complète possible et de données géographiques associées aux espèces représentées.

4. Approches pertinentes adoptées

Différentes approches sont utilisées en phycologie ou dans d'autres domaines et se prêtent particulièrement bien à l'étude proposée. Il s'agit notamment des approches de taxonomie intégrative, de délimitation d'espèce ou encore l'application de la phylogénie en tant qu'outil à l'étude de l'évolution (morphologique, biogéographique).

4.a. La taxonomie intégrative

La taxonomie consiste à décrire et nommer les organismes vivants et à les regrouper en taxons, eux-mêmes classés selon des clés de détermination permettant de mieux les identifier. Cette discipline fait partie du champ plus large de la systématique qui consiste à classer et dénombrer les taxons selon un ordre ou un système logique.

Le concept de taxonomie intégrative a été proposé simultanément par Dayrat (2005) et Will et al. (2005) et est défini comme une approche multidisciplinaire combinant des informations de différents domaines d'études. Cette approche a été proposée pour contrer la « crise de la taxonomie », qui annonçait une détérioration de la discipline, et visait à réconcilier les différents acteurs (Dayrat, 2005). En parallèle, Will et al. (2005) proposèrent, quant à eux, l'approche de taxonomie intégrative pour contrer la montée du *DNA barcoding* qu'ils considèrent comme un retour en arrière vers le principe du caractère unique (ici un seul fragment de gène ou *barcode*) et une méthode délétère (« non scientifique ») si considérée seule. Ils opposent le *barcoding* moléculaire à une approche plus rigoureuse et fiable, basée sur des différents types de données (y compris l'ADN) et dont la combinaison permet de délimiter, découvrir et identifier les espèces et les taxons : la taxonomie intégrative.

En réalité la notion de taxonomie intégrative soulève implicitement les problèmes liés aux analyses monocaractères, qu'elles soient morphologiques, moléculaires ou autres, et qui ont montré des limites et des faiblesses lorsque considérées seules. En effet, ces analyses menées de manière indépendante, ne permettent que la définition d'unités taxonomiques moléculaires opérationnelles (MOTUs¹) pour la génétique (Blaxter, 2004), ou de « morpho-espèces » pour la morphologie. Ces entités ne pouvant être considérées comme des espèces en tant que telles, leur utilisation peut entraîner des confusions ou des erreurs dans des études d'écologie ou d'analyse de biodiversité.

De leur côté, les méthodes basées sur l'analyse morphologique, se sont avérées dans un certain nombre de cas insuffisantes pour délimiter et identifier correctement les espèces, sans compter que les observations longues et chronophages, ne peuvent pas concurrencer les méthodes plus récentes pouvant significativement et plus rapidement aider à la délimitation d'espèces (Dayrat, 2005) .

Quant à la méthode très prometteuse de *barcoding* moléculaire proposée par Herbert (2004), elle s'est également avérée limitée, en ne prenant en compte que la variabilité contenue par un fragment de gène. L'outil *barcoding* ne permet donc pas en tant que tel de définir des hypothèses d'espèces et il n'est performant que dans un contexte de taxonomie et de systématique bien établies et référencées.

Finalement il ne s'agit pas d'opposer le *barcoding* moléculaire à la morphologie, mais plutôt de mettre en garde contre l'idée trompeuse selon laquelle il serait possible d'identifier toutes les espèces à partir d'un système à « caractère unique ». Les approches multicaractères permettent de mieux interpréter les variations observées au sein d'un seul caractère en le confrontant à plusieurs autres systèmes, et ainsi de les relativiser ou les confirmer (Will et al., 2005).

C'est dans cette démarche que s'inscrit la taxonomie intégrative, qui ne remplace d'ailleurs pas la taxonomie traditionnelle, mais qui, au contraire, la reconnaît informative et nécessaire (Dayrat, 2005). L'analyse morphologique, même par le biais d'une modeste description, fournit d'emblée des

¹ N.B. : Tous les acronymes ont été conservés sous la forme anglaise dans le texte

informations indispensables permettant de lier l'entité à un contexte d'évolution ou de lui donner un statut taxonomique (Will et al., 2005), puisqu'un caractère morphologique est en réalité le produit d'une multitude de gènes qui ont été filtrés par la sélection naturelle.

Ainsi la taxonomie intégrative est une réconciliation entre différentes disciplines pour une connaissance accrue et plus rigoureuse de la diversité. La complexité de cette dernière nécessite qu'elle soit étudiée depuis plusieurs perspectives complémentaires (Dayrat, 2005). Et en effet, la combinaison des disciplines a été mise en avant pour sa capacité à mieux comprendre les processus sous-tendant les espèces, au-delà de les nommer, et de mieux résoudre les cas de désaccords entre disciplines (Schlick-Steiner et al., 2010).

Cette approche est particulièrement indiquée en phycologie où la classification des algues repose encore essentiellement sur les caractères morphologiques avec, en corollaire, de fréquentes synonymies ou *nomina dubia*. Dans les travaux actuels, les apports des données moléculaires combinées aux critères morphologiques et souvent géographiques ont permis de réviser un certain nombre d'ambiguïtés taxonomiques, proposant tantôt la résurrection de noms anciens, confirmant ainsi la bonne intuition des auteurs précédents, tantôt la mise en synonymie de certains taxons, démontrant par-là les limites des seules analyses morphologiques, ou enfin, la description de nouvelles entités en réponse à la diversité cryptique révélée par l'ADN.

Actuellement et dans l'urgence de référencer aussi rapidement que possible la biodiversité, plusieurs auteurs privilégient l'outil *barcode* ADN, notamment pour les algues vertes (Lam et Zechman, 2006 ; Handeler et al., 2010, Sauvage et al., 2016) malgré les limites évoquées plus haut et le risque d'erreurs d'assignation à l'espèce, ou de multiplication de noms d'espèces à mesure de l'acquisition de nouvelles séquences. Ce point de vue est discutable, et dépend en particulier de l'objectif fixé et de la question posée.

Quoi qu'il en soit, dans le cadre de notre étude, et souhaitant conserver le charme de la phycologie et son essence naturaliste, nous avons fait le choix de suivre les recommandations de Schlick-Steiner et al. (2010) en considérant la nécessité de combiner *a minima* les informations moléculaires et morphologiques et de répondre aux différents objectifs fixés par une approche multidisciplinaire, tel que proposé par la taxonomie intégrative, afin de mieux comprendre la diversité des groupes étudiés.

4.b. La délimitation d'espèces

La notion d'espèce est centrale dans de nombreuses disciplines biologiques, mais des désaccords persistent quant à sa définition en fonction du domaine d'étude. Il existe différents concepts d'espèces donnant lieu à différents critères permettant de les identifier (de Queiroz, 2007). Par exemple, le concept d'espèce biologique est basé sur l'isolement reproductif (Mayr, 1942 ; Dobzhansky, 1950) tandis que le concept d'espèce phénétique est celui utilisé dans la taxonomie basée sur la morphologie (Michener, 1970 ; Sokal et Crovello, 1970). Ce concept phénétique rend davantage compte de morpho-espèces et bien que faisant toujours débat, il demeure un outil clé pour l'identification des espèces en pratique. Le concept d'espèce phylogénétique (Rosen, 1979 ; Baum et Shaw, 1995), quant à lui, est apparu plus récemment et est basé sur la monophylie réciproque.

L'approche de délimitation d'espèces, visant à définir les limites des espèces sur la base moléculaire, a pris un essor particulier au cours de la dernière décennie et elle est aujourd'hui reconnue comme un outil puissant dans l'étude de la diversité spécifique (Luo et al., 2018). De nombreuses méthodes ont été développées, la plupart exploratoires. Parmi elles, les méthodes basées directement sur les distances génétiques se distinguent de celles basées sur des arbres phylogénétiques.

Les premières reposent sur la comparaison directe de distances génétiques intra et interspécifiques pour valider des hypothèses d'espèces (Hebert et al., 2003 ; Puillandre 2012 ; Mallo and Posada, 2016) selon des critères phénétiques.

Les méthodes basées sur des reconstructions phylogénétiques, quant à elles, intègrent le concept d'espèce phylogénétique et visent à identifier des unités taxonomiques opérationnelles (OTUs, Goldstein et al., 2000) à partir du principe de coalescence. Leur but est de créer un schéma taxonomique pour un échantillonnage donné et d'inférer une délimitation *de novo* des OTUs (Tautz et al., 2003 ; Vogler et Monaghan, 2007 ; Mallo et Posada, 2016).

Ces méthodes permettent d'obtenir de manière rapide et accessible une délimitation d'espèces putatives basées sur la génétique et sont donc particulièrement employées sur des groupes dont l'information et la compréhension restent limitées (Carstens et al., 2013). Il s'agit par exemple de taxons pour lesquels aucune synapomorphie n'a pu être identifiée ou encore dont les limites ne sont pas claires. Cela peut être dû notamment au fait que certains critères morphologiques ne représentent pas forcément les relations phylogénétiques, puisque la spéciation n'offre pas toujours un rendu morphologique (Postaire et al., 2016).

Ainsi, la démarche de délimitation d'espèces peut être menée de manière indépendante dans un but de référencer la diversité génétique, ou encore faire partie intégrante d'une approche plus large en taxonomie intégrative afin d'aider à la délimitation, mais aussi à l'identification des espèces (par ex. Bond et Stockman, 2008 ; Hotaling et al., 2016 ; Mason et al., 2016). Dans le cadre de cette étude, la délimitation d'espèces a été employée comme un outil de première approche au sein d'une démarche globale de taxonomie intégrative, afin de cartographier la diversité spécifique et non pas uniquement génétique.

Par ailleurs, le développement accru de ces méthodes s'est accompagné de spécificités propres à chacune, notamment en termes de données d'entrée, d'hypothèses de base, d'algorithmes de recherche ou de critères d'analyses. L'utilisation montante de ces méthodes a permis de mettre en évidence leurs limites et leurs particularités, et notamment leur tendance de sur- ou sous-estimation des hypothèses d'espèces. Différentes recommandations quant à leur application ont depuis été émises, notamment des mises en garde par rapport au jeu de données initial inféré (échantillonnage, reconstruction phylogénétique, etc.). Il est également conseillé de combiner différentes méthodes afin de contrecarrer leurs limites respectives, et de mener une approche plus complémentaire, tout en permettant de confronter et de chercher la congruence parmi les hypothèses d'espèces émises (Carstens et Knowles, 2007 ; Puillandre et al., 2012b ; Carstens et al., 2013 ; Rannala, 2015). Tout comme en phylogénie, la délimitation d'espèces basée sur l'analyse d'un seul marqueur n'est pas suffisante et renvoie à des hypothèses directement associées à la variabilité d'un gène plutôt qu'à celle de l'espèce. Aussi, il est recommandé d'appliquer les méthodes de délimitation d'espèces sur plusieurs marqueurs afin de proposer des hypothèses d'espèces congruentes entre marqueurs et entre méthodes, et donc plus robustes (Carstens et al., 2013 ; Carstens et Knowles, 2007 ; Dupuis et

al., 2012 ; Leliaert et al., 2014 ; Puillandre et al., 2012b ; Rannala, 2015). Enfin, il est également conseillé d'intégrer ces méthodes au sein d'une approche de taxonomie intégrative et de confronter les hypothèses d'espèces obtenues sur la base moléculaire à des données non génétiques (morphologie, écologie, etc.) (Carstens et Knowles, 2007 ; Knowles et Carstens, 2007 ; Wiens, 2007 ; Fujita et al., 2012 ; Carstens et al., 2013 ; Talavera et al., 2013).

En phycologie, les approches de délimitation d'espèces ont été utilisées récemment sur plusieurs groupes d'algues brunes, Phaeophyceae (ex : Silberfeld et al., 2013 ; Vieira et al., 2014 ; Montecinos et al., 2017), d'algues rouges (ex. : Pardo et al., 2014 ; Jesus et al., 2016 ; Guillemain et al., 2016) et d'algues vertes (ex : Leliaert et al., 2009 ; Sauvage et al., 2016 ; Zou et al., 2016 ; Lagourgue et al., 2018). Leur application reste néanmoins très limitée pour les Bryopsidales avec seulement quelques études, dont deux uniquement qui considèrent les Rhipiliaceae et/ou les Udoteaceae (Sauvage et al., 2016 ; Lagourgue et al., 2018). De manière générale, dans les études phycologiques, la délimitation d'espèce s'inscrit dans une approche plus large et multidisciplinaire, à visée taxonomique. Néanmoins, le recours à la délimitation d'espèce n'est pas systématique à cause de lacunes génétiques toujours persistantes, notamment concernant les familles étudiées, mais également le manque de séquences de références, qui est un facteur limitant lorsque la délimitation d'espèces est appliquée dans un objectif d'aide à la taxonomie. L'identification des espèces délimitées, en absence de séquences de référence, n'est alors possible que par une approche de morphologie. Toutefois, le caractère chronophage de cette discipline et les difficultés taxonomiques associées font qu'elle n'est employée que rarement, ou très superficiellement, et subséquemment, la délimitation d'espèce appliquée seule n'apparaît pas d'une grande aide.

Cependant, les méthodes de délimitation d'espèces ont tout de même fait leur preuve, en mettant notamment en évidence des cas d'espèces cryptiques ou à l'inverse de plasticité phénotypique (par ex., Vieira et al., 2014). Cela ne pouvait être identifié sur la seule base morphologique et sans leur révélation, les travaux de taxonomie ou encore les inventaires de biodiversité seraient restés erronés. La délimitation d'espèces permet donc, au sein d'une approche plus large, d'établir des bilans de diversité spécifique plus précis. Aussi, l'application de la délimitation d'espèces est tout à fait indiquée dans une perspective de révision de la diversité spécifique, et en conséquence, de la taxonomie des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae.

4.c. La phylogénie : outil pour l'étude de la diversification des taxons (temporelle et spatiale)

La richesse spécifique observée actuellement est le fruit du processus de diversification qui résulte de la balance entre spéciation et extinction. Elle est influencée par des facteurs intrinsèques ou extrinsèques (Ricklefs, 2007). Les premiers se réfèrent aux attributs propres aux individus ou espèces et peuvent par exemple correspondre à une adaptation morphologique ou physiologique qui procure alors un avantage sélectif dans les processus de sélection naturelle et rend ces espèces plus compétitives ou capables de coloniser de nouveaux habitats (ou niches écologiques) et de s'y diversifier. Ces adaptations sont alors considérées comme des innovations clés (Hunter, 1998). Les facteurs extrinsèques, quant à eux, correspondent aux conditions environnementales (par exemple, le climat) ou encore aux caractéristiques (taille, complexité) géographiques des régions ou habitats occupés (Ricklefs, 2007). Par exemple, un changement des conditions environnementales

(climatiques, géologiques) peut entraîner une évolution « inattendue » brusque ou plus progressive, dans une direction définie (Antonelli et Sanmartin, 2011 ; Buerki et al., 2012). En cela, il est souvent considéré que les forts taux de diversité de certains clades résultent d'anciennes opportunités ayant permis une radiation adaptative grâce aux conditions externes ou internes (Benton et Emerson, 2007). Par ailleurs, la diversité au sein d'un clade va également être fonction du temps mis à disposition pour accumuler les espèces et donc de son âge. Chaque clade présente sa propre dynamique d'expansion ou de réduction et la richesse spécifique peut ainsi varier fortement d'un groupe taxonomique à l'autre (Paradis, 2005), mais également au cours du temps géologique avec notamment des changements drastiques durant les derniers 550 Ma (Alroy, 2010 ; Rabosky, 2015). Enfin, des contrastes de richesse spécifique ont également été mis en évidence en fonction des régions géographiques ou climatiques (Ricklefs, 1987 ; Mittelbach et al., 2007). Ces observations montrent l'importance d'étudier la diversification pour (1) mieux comprendre comment les taux de spéciation et d'extinction varient au cours du temps, de l'espace et au sein des clades (Ricklefs, 2007 ; Glor, 2010 ; Morlon et al., 2011 ; Paradis, 2011 ; Wagner et al., 2012), mais également pour (2) identifier les facteurs (écologiques, géographiques, etc.) qui ont pu influencer ces taux et induire les variations observées (Ricklefs, 2007 ; Rabosky, 2014 ; Rabosky et Golsberg, 2015).

Plusieurs approches permettent de calculer les taux de spéciation et d'extinction relatifs ou absolus au sein d'un clade. Mais depuis les années 90, ce sont les méthodes utilisant des phylogénies basées sur les espèces existantes (et fossiles lorsque possible) qui connaissent un essor dans l'étude des processus évolutifs (Paradis, 2005, Barraclough et Nee, 2001).

L'information extraite des connaissances fossiles fournit un aperçu direct de la dynamique temporelle de la diversification des espèces. Toutefois, par manque d'information ou limites d'application, ces analyses sont restreintes à quelques groupes uniquement. Les phylogénies calibrées dans le temps s'imposent alors comme des substituts idéaux, car elles traduisent les dynamiques macroévolutives et fournissent un aperçu indirect des événements de spéciation ayant conduits aux espèces actuelles (Ricklefs, 2007, Nee et al., 1994a, Barraclough et Nee, 2001).

Les composantes d'un arbre phylogénétique (topologie, longueur de branches, etc.) sont en réalité le reflet des processus de diversification du clade étudié (Paradis, 2005). Par exemple, les nœuds internes vont à la fois renseigner sur les événements de spéciation « qui a divergé de qui » et sur le « *timing* » des événements de spéciation (Barraclough et Nee, 2001). Il est donc possible de tester statistiquement si les modèles de diversification considérés répondent aux observations (Kirpatrick et Slatkin, 1993 ; Slowinski et Guyer, 1993 ; McKenzie et Steel, 2000), et de les ajuster pour estimer les taux de diversification au sein du clade (Nee et al., 1994b ; Paradis, 1997 ; Paradis 2004). Il est également possible de tester des hypothèses de diversification (par ex. « *diversity-dependant* » (Etienne et al., 2012 ; Rabosky et Lovette, 2008 ; Stadler, 2011) ou encore, d'évaluer la constance des taux de diversification au cours du temps et le long des lignées.

D'autres études se sont davantage appuyées sur les hypothèses de diversification « *trait-dépendant* » ou « *environnement-dépendant* », et ont cherché à identifier les liens entre les taux de diversification et les traits de vie, écologiques ou géographiques qui auraient pu potentiellement les influencer (Jablonski, 2008 ; Rabosky et McCune, 2010 ; Ng et Smith, 2014). Des méthodes ont alors été déployées pour tester la corrélation entre la diversification et certains traits et estimer la variation des taux de diversification en fonction de ces traits (Mitter et al, 1988 ; Paradis, 2005 ; Maddison et al, 2007 ; Fitz, 2010 ; Rabosky et Golsberg, 2015).

Il s'agit notamment des méthodes phylogénétiques comparatives (PCMs en anglais), qui visent à étudier comment les caractéristiques ou traits d'un organisme ont évolué au cours du temps et quels sont ceux qui ont influencé la spéciation et l'extinction. Elles intègrent des modèles statistiques afin d'inférer l'histoire évolutive en combinant deux types de données : 1) l'estimation des relations entre espèces ; et 2) la valeur du trait pour les espèces existantes. Ces traits peuvent correspondre à des données morphologiques, géographiques ou écologiques.

Ainsi, les PCMs sont appliquées en particulier dans le cas d'études d'évolution de traits, et notamment de caractéristiques morphologiques, au sein des lignées et au cours du temps. De plus, des tests d'hypothèse peuvent être associés afin de mesurer l'impact de ces caractères sur la diversification, notamment lorsque des innovations clés sont étudiées.

Ces méthodes sont en plein essor, mais restent très peu utilisées en phycologie, avec seulement une étude inférant des caractères morphologiques sur la phylogénie de *Codium* (Verbruggen et al., 2007) et deux études utilisant ces méthodes pour observer l'évolution de variables environnementales en lien aux phylogénies des genres *Halimeda* (Verbruggen et al., 2009c) et *Pseudocodium* (Payri et Verbruggen, 2000).

Enfin, l'étude de l'histoire biogéographique peut aujourd'hui également reposer sur ces méthodes qui, à partir de données géographiques, permettent d'estimer l'évolution dans l'espace et dans le temps des différentes lignées représentées. L'utilisation de ces méthodes dans l'analyse de la biogéographie chez les algues est davantage vue, mais apparaît tout de même limitée en regard au potentiel offert.

5. Problématiques

Comme vu précédemment, les connaissances actuelles, en termes de diversité et d'évolution sur les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae restent limitées et leurs relations phylogénétiques irrésolues. Dans cette étude, basée sur des données moléculaires, morphologiques et géographiques, une approche de taxonomie intégrative est menée, intégrant notamment des méthodes de délimitation d'espèces et d'analyses d'évolution basée sur les phylogénies, afin de cartographier la diversité spécifique actuelle des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae et de retracer leur histoire évolutive dans le temps et dans l'espace. Les différentes problématiques de cette étude ainsi que les objectifs visés sont détaillés ci-après sous forme grammaticale :

1— Quelle est la diversité spécifique des Udoteaceae et Rhipiliaceae ? Quelles sont les signatures génétiques et morphologiques de cette diversité ?

Pour cela, les objectifs étaient de :

a) Mener une approche de délimitation d'espèces, combinant différentes méthodes et marqueurs, pour explorer la diversité génétique et émettre des hypothèses d'espèces primaires (PSHs²) ;

² : Dans la suite du texte, les termes « PSH » et « SSH » ont été accordés au genre masculin par habitude d'usage

- b) Observer la morphologie et l'anatomie de ces espèces afin de vérifier les hypothèses d'espèces mais également de mettre en évidence des caractères diagnostiques et discriminants au niveau spécifique et générique ;
- c) Confronter les résultats des analyses génétiques et morphologiques afin de valider des hypothèses d'espèces secondaires (SSHs) et réviser la diversité spécifique de ces familles.

2— Comment se répartit actuellement la diversité des deux familles à l'échelle planétaire ?

Pour répondre à cette question, les objectifs étaient de:

- a) Réajuster la distribution et les aires de répartition des espèces nouvellement délimitées pour chacune des deux familles ;
- b) Réviser la diversité spécifique par région des deux familles.

3— Quel est le schéma temporel de la diversification de ces familles : quand et comment (de quelle manière) les espèces se sont-elles diversifiées ? Quels sont les événements paléontologiques qui ont pu influencer la diversification de ces familles ?

Cette question a amené aux objectifs suivants :

- a) Étudier les taux de diversification au sein des deux familles, s'ils ont été constants au cours du temps ou à l'inverse, hétérogènes et sujets à des changements ;
- b) Estimer l'origine temporelle de ces familles et les différentes dates de divergences intrafamiliales.
- c) Chercher les potentiels liens entre les résultats obtenus et les grands événements paléontologiques connus.

4— Quelle est l'histoire biogéographique de ces familles ?

Pour ce faire, les points suivants étaient visés :

- a) Redéfinir les aires de répartition des espèces existantes terminales (en lien avec la problématique 2);
- b) Étudier la diversification des deux familles dans l'espace et au cours des temps géologiques ;
- c) Identifier les éventuels liens avec les barrières biogéographiques connues.

5— Dans la famille des Udoteaceae où les phénotypes sont si divers, comment les traits morphologiques ont-ils évolué ? Les traits phénotypiques sont-ils corrélés à la phylogénie moléculaire ?

Pour aborder cette question, les objectifs étaient de :

- a) Étudier la corrélation entre les traits morphologiques et la phylogénie ;
- b) Analyser la corrélation des traits morphologiques entre eux ;
- c) Observer la pertinence des traits au niveau de leur signal phylogénétique ou de leur évolution au sein des clades ;
- d) Extraire les traits d'intérêts, c'est-à-dire les synapomorphies, au niveau spécifique et au-delà, pouvant être utiles dans un contexte de révision taxonomique.

6— Finalement, à la lumière des résultats acquis, la taxonomie actuelle de ces familles est-elle toujours valide ?

Pour y répondre et vérifier la nécessité de révisions taxonomiques de ces familles à l'échelle spécifique et au-delà, il était question de :

- a) Confronter les résultats obtenus par les approches en délimitation d'espèces et phylogénie à partir des données moléculaires et morphologiques à la taxonomie de ces familles telle qu'actuellement définie ;
- b) Identifier les différents réajustements taxonomiques nécessaires ;
- c) Proposer de nouvelles révisions taxonomiques au niveau générique et des éléments de diagnose associés, notamment avec les synapomorphies extraites de l'inférence des traits.

6. Plan du manuscrit

L'exposé qui suit se décline en deux parties principales qui font suite à un chapitre de présentation du matériel et des méthodes, ainsi qu'à un chapitre sur l'état des connaissances actuelles de la taxonomie des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae et des genres associés.

La première partie est consacrée à l'étude de la diversité, de la systématique et de la taxonomie des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae et se présente en trois chapitres. Les deux premiers chapitres traitent chacun d'une famille, et présentent successivement les résultats (et discussion) des analyses de diversité génétique et morphologique, puis des approches en phylogénie et systématique. Ces dernières sont accompagnées de propositions de révision taxonomique. Un troisième chapitre de discussion générale est proposé et a trait à la variabilité des marqueurs, à l'utilisation des méthodes de délimitation d'espèces et enfin à la pertinence de la morphologie. (Problématiques 1, 2 et 7)

La seconde partie présente, en trois chapitres, les travaux réalisés sur les questions d'évolution, de diversification et d'histoire biogéographique des deux familles. Les deux premiers chapitres sont consacrés à l'analyse de la diversification et à la biogéographie, respectivement pour les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae (Problématiques 3 et 4). Le troisième chapitre est consacré à l'inférence de traits morphologiques sur la phylogénie de la famille Udoteaceae (Problématiques 6 et 7).

Enfin, une conclusion générale et quelques perspectives émergent de cette étude sont exposées.

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

I.1. Collecte des données et zones géographiques considérées

1.a. Campagnes de collectes

Les collections de spécimens disponibles d'Udoteaceae et de Rhipiliaceae proviennent d'échantillonnages réalisés au cours de plusieurs expéditions scientifiques ou récoltes opportunistes réalisées dans diverses régions tropicales des trois océans, Atlantique, Pacifique et Indien. La plupart des récoltes ont été réalisées dans le cadre de programmes menés par l'IRD et les différentes campagnes sont recensées ci-après.

Pour l'Océan Atlantique, la région des Caraïbes a été majoritairement échantillonnée lors de la campagne Pacotilles en 2015 à bord du N/O *Antea* (DOI, <https://doi.org/10.17600/15005200>). D'autres collectes ont été réalisées en Guadeloupe lors d'une mission MNHN et ONEMA en 2014.

Pour l'océan Indien, deux campagnes dédiées ont été réalisées, une aux Maldives (Atoll de Baa) en 2009 (Programme Maldives 2009), l'autre à Madagascar en 2016, à bord du N/O *Antea* (Campagne MAD, DOI 10.17600/16004700). Des collections opportunistes ont été réalisées à Mayotte en 2010 (Programme TARA) et 2016, aux Iles Eparses (Glorieuses (2012) et Juan de Nova (2013)) dans le cadre du programme BIORECIE, et enfin à La Réunion (2014-2017).

Dans l'Océan Pacifique, des missions de collectes ont été réalisées aux Iles Salomon en 2004 à bord du N/O *Alis* (Campagne BSM-Salomon), au Vanuatu en 2006 (Expédition SANTO2006, DOI 10.17600/6100100) et aux îles Fidji en 2007 à bord du N/O *Alis* (Campagne BSM-Fidji, DOI 10.17600/7100030). Des collections opportunistes ont été réalisées à Tonga en 2013 (Programme PRISTINE) et à Tuvalu en 2014 (Programme SARGASSES). En Polynésie française, les échantillons proviennent de la campagne aux Iles Gambier en 2013 (Programme de la LOF). Un effort particulier a été porté en Nouvelle-Calédonie où de nombreuses récoltes ont été menées dans le cadre du programme général d'étude de la biodiversité marine. Les récoltes majeures proviennent des campagnes BSM-Loyautés et Coralcal1 à 5 réalisées à bord du N/O *Alis* à travers tout l'archipel entre 2005 et 2015 (BSM-Loyautés : DOI 10.17600/5100030 ; CC1 : DOI 10.17600/7100020 ; CC2 : DOI 10.17600/8100050, CC3 : DOI 10.17600/9100010 ; CC4 : DOI 10.17600/12100060 ; CC5 : DOI : 10.17600/15004300), les campagnes de la LOF en 2013 à l'île des Pins et aux Iles Surprises, la campagne CHEST aux Chesterfield et à l'île des Pins en 2015 à bord du N/O *Alis* (DOI 10.17600/15004500), et enfin les campagnes Post-BLANCO en 2017 à bord du N/O *Alis* aux Chesterfield, aux Iles Surprises et sur la côte est de la Grande-Terre. Plusieurs collectes opportunistes et ponctuelles ont été réalisées à l'occasion de la campagne BIBELOT aux Iles Loyautés en 2014 à bord du N/O *Alis* (DOI 10.17600/14003700), de l'expédition Tara en 2017 aux Iles Surprises (TARA-NC) et autour de la Grande-Terre entre 2003 et 2017.

La Papouasie-Nouvelle Guinée a été échantillonnée au niveau de la mer de Bismarck dans le cadre des expéditions de La Planète revisitée à bord du N/O *Alis* en 2012 pour la région de Madang (Campagne NUIGUINI, DOI 10.17600/12100070) et en 2014 pour la région de Kavieng (Campagne KAVIENG, DOI 10.17600/14004400).

D'autres échantillons ont été envoyés par nos collaborateurs pour la région Sud de Madagascar (Line Le Gall et Florence Rousseau, MNHN) collectés durant la mission Atimo Vatae (2010, DOI 10.17600/10110040) et du Banc du Geysier collectés en 2016 durant la Mission Epicure (Thierry Mulochau et Lionel Bigot). D'autres collectes en Indonésie, et plus exactement à Bunaken ont été réalisées en 2014 dans le cadre du programme Indeso (Serge Andréfouët, Elvan Ampou). Enfin, des échantillons nous sont également parvenus de Méditerranée (par prof. A. Meinesz), d'Hawaii (Julie Brock et Wagner Magalhaes), d'Afrique du Sud (Lydiane Mattio), mais malgré de multiples tentatives au laboratoire, aucune séquence n'a pu être obtenue pour ces derniers spécimens.

1.b. Sélection de la couverture géographique

Le choix d'un échantillonnage géographiquement large, ici comprenant les trois océans Atlantique, Pacifique et Indien, a été opté pour différentes raisons.

Tout d'abord, les familles étudiées sont connues pour leur répartition mondiale. Mais les limites inhérentes à l'identification des espèces et les erreurs potentielles supposées soulignent la nécessité de revoir la distribution de ces espèces et de définir *de novo* leur aire de répartition.

Le cas d'espèces reconnues cosmopolites par exemple est intéressant : en effet, certaines espèces peuvent avoir été assignées à un nom d'espèce commun basé sur une morphologie similaire, mais peuvent être révélées, suite aux nouvelles délimitations et définitions d'espèces, comme deux entités distinctes. Dans ce cas, il est fort probable que leur aire de répartition respective soit davantage réduite, comme mis en lumière pour d'autres groupes d'algues (Dictyota (Tronholm et al., 2010), Lobophora (Vieira et al., 2017), Porteria (Leliaert et al., 2018)).

Par ailleurs, il a été mis en évidence, notamment au sein d'Udoteaceae et pour le genre *Udotea*, l'existence d'espèces sœurs entre les régions Atlantique et Indo-Pacifique, quasiment identiques morphologiquement (Littler and Littler, 1990a ; Gepp and Gepp, 1911). Afin de mieux étudier ces cas et tenter d'en expliquer l'origine (temporelle et spatiale), il était donc nécessaire d'intégrer ces deux grands complexes.

Ainsi, un visuel d'ensemble était nécessaire afin d'associer aux espèces redéfinies leur zone de répartition géographique respective, d'indiquer de potentielles nouvelles localités pour des espèces existantes et ainsi mettre à jour leur aire de distribution, et finalement observer les affinités géographiques interspécifiques.

De plus l'objectif de révision de la taxonomie de la famille implique que dans la mesure du possible, le maximum de taxons soient représentés, et ce, quelle que soit leur origine géographique. Les deux familles étant réparties dans les trois océans, il était donc nécessaire, pour obtenir un échantillonnage le plus représentatif possible, d'étendre les collectes à cette couverture géographique.

Par ailleurs, les différentes zones géographiques présentent des spécificités de richesse qui se distinguent et chaque zone possédait un ou des intérêts propres.

Par exemple, la région des Caraïbes est particulièrement attractive pour étudier la diversité des Udoteaceae puisqu'elle contient une richesse spécifique remarquable de cette famille, traduite

notamment par la diversité morphologique des espèces qu'elle contient, mais également certaines espèces (et un genre) qui ne sont pas retrouvées hors de cette région. L'étude de ces dernières imposait donc d'elle-même la couverture de cette région.

Dans la région Indo-Pacifique, le triangle de Corail est une zone d'étude des plus intéressantes par sa richesse spécifique déjà mise en avant pour d'autres groupes, et pour le suivi des gradients de diversité depuis ce centre (Kerswell, 2006 ; Vieira et al., 2017 ; Leliaert et al., 2018). Il était donc intéressant de déterminer comment les familles étudiées se situaient par rapport à ces observations et les modifications de leur diversité dans l'espace.

Enfin, dans un objectif de reconstruction de l'histoire biogéographique de ces familles, l'acquisition d'un maximum d'informations géographiques associées aux espèces, et donc la considération de ces trois régions étaient nécessaires afin d'obtenir la plus large vue d'ensemble possible.

1.c. Collectes et conservation

Les échantillons ont été majoritairement collectés en plongée autonome et photographiés, quand cela a été possible, dans leur habitat avant d'être récoltés. Des fragments ont été prélevés et conservés dans de l'éthanol (95°) ou dans du gel de silice pour les analyses moléculaires, et dans une solution formaldéhyde 5 % en eau de mer et neutralisée par du borax pour les analyses morphologiques. Les spécimens ont été ensuite pressés en herbier et constituent les *vouchers* ou spécimens de référence. Certains échantillons n'ont pas de spécimens en herbier, soit parce qu'ils étaient de taille insuffisante, soit parce que les collecteurs n'avaient pas les moyens de constituer et préserver des herbiers.

Les collections de *vouchers* pressés et les collections de tissus issus des programmes menés par l'IRD sont actuellement conservées à l'Herbarium de Nouméa (NOU), au centre IRD de Nouvelle-Calédonie. Chaque voucher s'est vu attribué un numéro code-barre (NOUXXXX) et pour les spécimens placés en herbier, une étiquette phycologique détaille les métadonnées relatives à son identification spécifique et à sa collecte. Ces planches d'herbiers sont en cours de numérisation dans le cadre du programme e-recolnat (<https://www.recolnat.org/fr/>) et seront ensuite disponibles en ligne.

Les données concernant les échantillons collectés sont déposées et bancarisées sur le portail Lagplon (<http://lagplon-ird.nc>) pour ensuite être reversées à l'INPN puis au GBIF, une fois l'identification de l'espèce vérifiée.

1.d. Échantillon étudié

L'étude a porté sur 1241 échantillons, soit 571 échantillons d'Udoteaceae et 670 échantillons de Rhipiliaceae. Pour la famille Udoteaceae, huit des 14 genres actuellement considérés comme appartenant aux Udoteaceae ont pu être identifiés au sein des collections, à savoir : *Udotea*, *Chlorodesmis*, *Rhipidosiphon*, *Tydemanina*, *Poropsis*, *Penicillus*, *Rhipocephalus* et *Rhipiliella*. Pour la famille Rhipiliaceae, les deux genres actuellement considérés, *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*, ont tous deux été identifiés au sein de nos collections.

Le jeu de données a été enrichi avec des séquences mises à disposition par nos collaborateurs du MNHN, et de l'Université de Melbourne et celles disponibles sur Genbank.

L'ensemble des échantillons analysés sont détaillées en annexe 1 pour les Udoteaceae et annexe 2 pour les Rhipiliaceae. Les séquences Genbank intégrées dans cette étude sont, quant à elles, détaillées en annexe 3 et 4 respectivement pour les Udoteaceae et Rhipiliaceae. Les localités associées à l'ensemble des échantillons intégrés sont indiquées en figure 9 afin de mesurer la recouvrance géographique de cette étude.

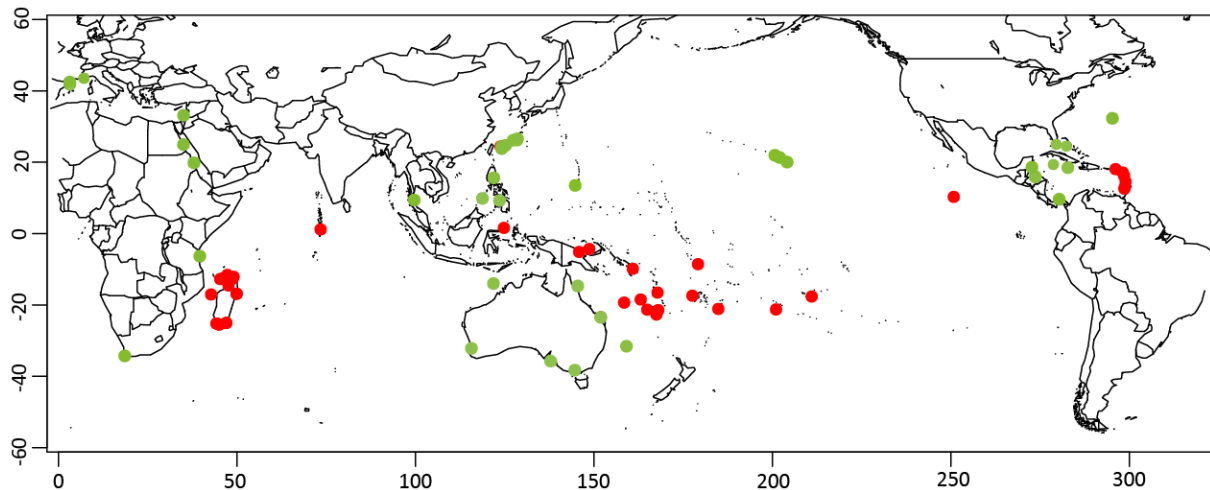


Figure 9: Répartition géographique de l'ensemble des données intégrées. Les points rouges désignent les localités des échantillons traités et directement issus de cette thèse, tandis que les points verts se réfèrent aux séquences partagées par les collaborateurs ou disponibles sur Genbank.

I.2. Acquisition et gestion des données génétiques

L'acquisition des données génétiques a été réalisée en fonction des deux types d'analyses projetées pour répondre aux objectifs de l'étude. La première correspond à une analyse de délimitation d'espèces, et les données génétiques acquises devaient donc présenter une variabilité intra et interspécifique adéquate. Le second type d'analyse correspond à la reconstruction phylogénétique. Une association a alors été recherchée entre marqueurs de (1) différents compartiments génétiques pour confronter leur histoire évolutive respective et (2) de différents niveaux de variabilité pour une meilleure délimitation des branches terminales, avec des marqueurs variables, et pour de meilleurs supports aux nœuds phylogénétiques et résolutions de branches de niveau supérieur, avec des marqueurs plus conservés. Par ailleurs, les marqueurs devaient correspondre aux données génétiques déjà disponibles pour les taxons étudiés, même si celles-ci restent limitées.

2.a. Choix des marqueurs

La recherche de marqueurs variables, notamment pour l'application de la délimitation d'espèces, a été centrée sur deux marqueurs chloroplastiques sélectionnés et testés dans différentes études antérieures pour leur pouvoir de discrimination à l'échelle spécifique chez les macroalgues vertes

(Saunders et Kucera, 2010 ; Verbruggen et al., 2009a ; Leliaert et al., 2014). Le premier marqueur, *tufA* (facteur d'élongation plastidien), est largement employé pour l'étude des algues vertes, notamment en reconstruction phylogénétique, et se distingue par son pouvoir discriminant au sein de ce groupe et par l'absence d'intron (Fama et al., 2002 ; De Clerck *et al.*, 2008 ; Verbruggen *et al.*, 2009a ; Zuccarello *et al.*, 2009 ; Händeler *et al.*, 2010 ; Saunders et Kucera, 2010). Le second marqueur, *rbcl* (large sous-unité de la carboxylase/oxygénase du ribulose 1,5-diphosphates (Rubisco)), est utilisé en tant que *barcode* chez les plantes (Hollingsworth *et al.*, 2009) et constitue la référence pour de nombreux groupes d'algues vertes. Pour les Udoteaceae et Rhipiliaceae, la majorité des études phylogénétiques se sont basées sur le marqueur *rbcl*, et un nombre non négligeable de séquences est donc disponible pour ce marqueur. Il était donc important de le séquencer également sur nos spécimens, pour, au-delà de son intérêt en délimitation d'espèces, obtenir un jeu de données comparable aux séquences déjà disponibles et publiées.

Par ailleurs, et dans le but de reconstruire des phylogénies, il est conseillé 1) de réaliser des analyses multimarqueurs et 2) d'intégrer des informations génétiques provenant de différents compartiments génétiques. En effet, cela permet de détecter un manque de variabilité génétique ou encore de mettre en évidence des événements d'introgession ou de rétention de polymorphismes ancestraux (« *Incomplete lineage sorting* » ; ILS) (Carstens et al., 2013; Carstens and Knowles, 2007; Leliaert et al., 2014; Rannala, 2015).

Chez les algues vertes, aucun marqueur mitochondrial n'a été défini en raison des difficultés d'amplification et de séquençage du génome mitochondrial, aussi aucune amorce adéquate n'a pu être développée (Saunders et Kucera, 2010), à cause, notamment, de la présence de nombreux introns (Pombert *et al.*, 2004 ; 2006). Cela réduit donc le choix au compartiment nucléaire.

Pour les familles étudiées et notamment les Udoteaceae, un certain nombre de séquences d'ADN ribosomal nucléaire (rDNA) ont été produites par Kooistra (2002). Alors que les taux d'évolution des marqueurs 18S et ITS sont habituellement très différents, avec notamment un marqueur ITS très variable (Bakker et al., 1994 et 1995), ces deux marqueurs montrent une variabilité équivalente chez les Udoteaceae. Le marqueur ITS, qui aurait pu être choisi pour représenter le compartiment nucléaire en délimitation d'espèces, n'apparaissait donc pas adapté pour cette approche. De plus, la représentation des deux marqueurs n'étant pas non plus pertinente compte tenu de leur variabilité similaire (redondance dans l'information génétique), le choix a été porté sur le marqueur 18S car davantage de séquences sont disponibles et publiées pour ce dernier, permettant une meilleure base de comparaison pour les analyses. Par ailleurs, même si le marqueur 18S rDNA montre une variabilité plus élevée chez les Udoteaceae, en comparaison à d'autres algues vertes (Kooistra, 2002, Zechman et al., 1990, 1999), celle-ci reste insuffisante au niveau spécifique comme mis en avant pour les Caulerpaceae (Kazi et al., 2013) et les Udoteaceae (Lagourgue et al., 2018). Néanmoins, son utilité dans le cadre d'analyses phylogénétiques a été démontrée chez *Halimeda* (Kooistra et al., 2002) et chez *Caulerpa* (Kazi et al., 2013) et ce marqueur est souvent intégré dans des analyses multimarqueurs chez les Bryopsidales (Verbruggen et al., 2009a,b ; Lagourgue et al., 2018). Le 18S rDNA se présentait donc comme le candidat idéal pour obtenir une meilleure résolution des nœuds et des relations phylogénétiques plus profondes dans l'arbre.

Enfin, l'association du 18S rDNA avec les marqueurs chloroplastiques nous permet de combiner des histoires évolutives différentes, provenant de compartiments indépendants, et ainsi de reconstruire une phylogénie plus complète, et plus proche de l'histoire de l'espèce (« *species-tree* ») que les analyses basées sur des gènes seuls (« *gene-tree* »)

2.b. Bancarisation et diffusion des données génétiques

L'ensemble des données génétiques relatives à chaque spécimen et pour chaque marqueur, accompagnées de quelques métadonnées (lieu de collecte, date, etc.) seront déposées sur la plateforme en ligne « Barcode of life data system » (BOLD) (<http://www.boldsystems.org>). Les séquences utilisées dans les publications scientifiques seront déposées et téléchargeables depuis le site Genbank (certaines y sont déjà disponibles).

1.3. Analyses en biologie moléculaire

Les analyses en laboratoire ont consisté aux étapes d'extraction et d'amplification par réaction de polymérisation en chaîne (PCR) et ont été réalisées sur le plateau analytique de la Plateforme du Vivant, hébergée au centre IRD de Nouméa. Le séquençage a été réalisé par Genoscreen (Lille, France) selon la méthode de Sanger.

3.a. Extraction

Les échantillons pour les analyses en biologie moléculaire sont prélevés sur les fragments conservés soit dans du gel de silice soit dans l'éthanol. Dans ce cas, les fragments prélevés étaient préalablement séchés la veille de l'extraction. Certains prélèvements ont été effectués directement sur les spécimens en herbier, notamment pour les collections anciennes et pour lesquelles nous ne disposons pas de fragments conservés pour la génétique.

Les extractions ont été alternativement réalisées avec les kits « Plant Mini Kit » et « Blood and Tissue » (« Qiagen Inc, Valencia, CA, USA) ou encore avec le protocole au Bromure de cetyltriméthylammonium (CTAB) en fonction des genres (cf. tableau 1 pour la correspondance entre genres et protocoles utilisés). De manière générale, les protocoles utilisant les kits ont été privilégiés pour leur rapidité et la qualité finale des extraits d'ADN. Les kits ont été utilisés sur les échantillons pour lesquels une quantité suffisante de matériel biologique était disponible, le « Blood and Tissue » pour les genres calcifiés et le « Plant Mini Kit » pour les genres non calcifiés. Pour les échantillons de petite taille, de forme filamenteuse ou pour lesquels le matériel disponible était en faible quantité, les extractions étaient systématiquement réalisées avec le protocole CTAB, qui garantissait une plus grande quantité d'ADN final même si ce dernier était parfois de moins bonne qualité. De plus, les échantillons extraits avec les kits et pour lesquels les résultats n'étaient pas satisfaisants étaient à nouveau extraits au CTAB.

Les protocoles ont, de manière générale, suivi les conseils des fabricants, avec cependant quelques modifications (par ex. sur la durée de lyse) pour optimiser les extractions.

Tableau 1 : Protocoles d'extraction utilisés en fonction des genres étudiés.

Protocoles d'extraction	Genres
Plant Mini Kit	<i>Rhipilia</i>
Blood & Tissue	<i>Udotea, Rhipocephalus, Penicillus, Tydemania</i>
CTAB	<i>Chlorodesmis, Rhipidosiphon, Rhipiliopsis, Rhipiliella</i> , « filamenteuses »

Les extraits d'ADN ont été contrôlés avec un spectrophotomètre Nanodrop 2000 (Thermo Scientific) pour vérifier la quantité et la qualité (ou pureté) de l'ADN (rapports A280/A260 nm et A260/A230 nm). Les extraits d'ADN étaient ensuite, si nécessaire, dilués dans le but d'obtenir des alicots contenant entre 1 et 10 ng/μL d'ADN. Les extraits d'ADN « purs » ont été conservés à -20 °C tandis que les dilutions ont été conservées à 4 °C (dilutions réalisées avec le tampon d'éluion permettant une conservation de plusieurs mois).

Lorsque les résultats au Nanodrop étaient de mauvaise qualité, les extraits ont été déposés sur gel d'agarose (tris Borate-EDTA à 10 % TBE) pour migration par électrophorèse et révélation au GelRed (Biotium) afin d'évaluer la présence et la qualité de l'ADN extrait. Cela a systématiquement été réalisé pour les extractions à partir des spécimens d'herbiers.

3.b. Réaction d'amplification en chaîne (PCR)

Les gènes *tufA*, *rbcL* et 18S rDNA ont été amplifiés à l'aide d'amorces précédemment publiées et détaillées en tableau 2.

L'amplification des marqueurs *rbcL* et 18S rDNA a d'abord été testée sur le fragment complet, puis, en cas d'échec, les marqueurs ont été subdivisés en deux fragments avec la combinaison de différentes amorces disponibles.

Tableau 2 : Amorces utilisées pour l'amplification des marqueurs *tufA*, *rbcL*, and 18S rDNA

Gènes	Noms des amorces	Séquence des amorces (5'-3')	Direction	Références
<i>tufA</i>	tufA-GF4	GGNGCNGCNCAAATGGAYGG	Sens	Saunders et Kucera, 2010
	tufAR	CCTTCNCGAATMGCRAAWCGC	Antisens	
	HtufAF	ATGATWACNGGHGCNGCWCAAATGG	Sens	Händeler et al., 2010
	HtufAR	TTGTTCKAACATAAAATTGWGGTC	Antisens	
<i>rbcL</i>	rbcL-7F	CCAMAAACWGAAACWAAAGC	Sens	Lam et Zechman, 2006 and Verbruggen et al., 2009
	rbcL-1391R	TCTTTCCAACTTCACAAGC	Antisens	
	rbcL-712F	CATTAYTTAAATGCWACWGC	Sens	Verbruggen et al., 2009
	rbcL-791 R	GGNAYACCNAAWTCTTTIGC	Antisens	
18S rDNA	TW3F	GCAAGTCTGGTGCCAGCATCT	Sens	Kooistra, 2002 ; Verbruggen et al., 2009
	SS09HF	GGTGAAATCTTGATTRYGRAAGAC	Sens	
	SS11HR	CCTTTAAGTTTCAGCCTTGCAGACC	Antisens	
	SS17HR	CCTTGTTACGACTTCTCCTTCTC	Antisens	

Une importante phase d'optimisation des réactions de PCR a été nécessaire avant d'obtenir des résultats convenables. La première étape était de déterminer le contenu des mélanges réactifs, notamment en testant l'efficacité d'agents favorisants, tels que le sérum d'albumine bovine (BSA), qui permet de neutraliser les inhibiteurs de la polymérase ADN, ainsi que le diméthylsulfoxyde (DMSO), qui favorise le déploiement des structures secondaires de l'ADN et facilite ainsi l'ancrage de la polymérase.

Par ailleurs, les programmes eux-mêmes ont dû être testés et modifiés pour optimiser les rendements de PCR. Ainsi, des tests préliminaires de gradients de température afin de visualiser la meilleure température d'hybridation correspondante aux différents couples d'amorces, et d'amplification *touch-down* ont d'abord été réalisés. Cette dernière méthode permet de limiter l'amplification non-spécifique se traduisant par une migration multi-bandes (due au manque de spécificité d'une amorce ou encore à l'utilisation de températures d'hybridation trop basses qui vont favoriser l'ancrage de la polymérase à des zones non spécifiques), tout en permettant une large gamme de températures d'hybridation et l'augmentation du rendement. Par ailleurs, cela a permis de coupler les réactions sur différents genres. Plusieurs durées pour les étapes d'hybridation et d'élongation ont également été testées, de même que le nombre total de cycles.

Finalement, la réaction de PCR a été conduite dans un volume total de 25 µL se composant de 12,5 µL AmpliTaq Gold 360 Master Mix (Applied Biosystems), 0,75 µL de DMSO, 1 µL de BSA, 1 µL de chaque amorce concentrée à 10 µM, 2,5 µL de matrice ADN et enfin, 6,25 µL d'eau milliQ.

Les réactions de PCR ont été réalisées sur les thermocycleurs « Verity 96 well » ou « ProFlex PCR system » (Applied Biosystems). Les programmes PCR pour chaque marqueur (ou portion de marqueur) sont présentés en annexe 5. À noter que pour un même marqueur, les programmes pouvaient varier en fonction des genres et/ou familles traitées. Cela s'explique par la qualité de la matrice ADN à amplifier ou par la spécificité des amorces, plus ou moins élevée en fonction des genres, et qui requière un temps d'hybridation plus long ou une température plus basse pour les espèces dont la spécificité des amorces était moins élevée.

Un dépôt du produit PCR sur gel d'agarose et une migration par électrophorèse (cf. 3.a) ont été systématiquement réalisés à la suite de chaque réaction et pour chaque puits afin d'en vérifier l'efficacité (présence/absence de bande et intensité) et la qualité (une seule bande bien délimitée).

Les produits PCR obtenus ont été ensuite envoyés pour séquençage selon la méthode de Sanger à Genoscreen (Lille, France).

I.4. Traitement des données génétiques

4.a. Correction et assemblage des séquences

Les séquences brutes sous format « .ab1 » (chromatogrammes) ont été dans un premier temps nettoyées sous le logiciel Geneious version 7.1.9 (<http://www.geneious.com>, Kearse et al., 2012). Lorsque le séquençage a été réalisé dans les deux sens, les séquences sens et antisens ont ensuite été assemblés pour créer des « contigs ». Cela a permis, dans la majorité des cas, de corriger les ambiguïtés des séquences respectives. Lorsque la résolution des ambiguïtés n'était pas évidente, la base en question a été codée selon le code IUPAC (M, R, Y, K voire N). Lorsque les marqueurs *rbCL* et

18S rDNA étaient amplifiés en deux fragments, l'assemblage des contigs a d'abord été réalisé fragment par fragment avant la reconstruction de la séquence complète (lorsque les deux fragments ont pu être séquencés avec succès).

4.b. Alignement des séquences et concaténation des jeux de données

Les séquences ont été ensuite alignées marqueur par marqueur avec principalement l'algorithme MUSCLE (Edgar, 2004). Certaines zones difficiles, notamment au sein du marqueur 18S rDNA, ont été réalignées avec l'algorithme CLUSTALW et dans les cas critiques, l'alignement s'est fait manuellement et à l'œil.

Différents jeux de données ont été constitués en fonction des problématiques ciblées dans les différents axes de l'étude. Pour la construction de matrices multimarqueurs, la fonction « Concatenate sequences or alignments » de Geneious a été utilisée pour concaténer les jeux de données de différents marqueurs.

I.5. Reconstructions phylogénétiques

5.a. Principe

Trois méthodes majeures régissent les reconstructions phylogénétiques : la méthode en maximum de Parcimonie (MP), la méthode en maximum de vraisemblance (ML) et l'inférence bayésienne (IB). La première méthode appartient aux analyses cladistiques, tandis que les deux autres sont probabilistes. Ces trois méthodes ont en commun d'être basées sur les positions de bases polymorphes (c.-à-d. les mutations) présentes dans les alignements. Elles calculent alors le nombre de paires de bases (bp) identiques ou différentes pour chaque paire de taxons, ce qui permet ensuite de placer les individus ou les séquences les unes en fonction des autres par rapport aux sites polymorphes. Les caractères partagés sont caractérisés soit d'homologie vraie (issue d'un ancêtre commun) soit d'homoplasie ou homologie fausse (provenant d'évènements indépendants). La reconstruction de l'arbre se fait alors par la maximisation du critère d'optimisation (défini selon la méthode) et la répartition des homologies vraies et fausses.

Les arbres phylogénétiques permettent donc de rendre compte des relations de parenté entre les taxons, mais également des taux d'évolution de chaque branche puisque les longueurs de ces dernières sont proportionnelles aux taux de mutations.

Néanmoins, chacune des méthodes repose sur son propre postulat de base et elles se distinguent donc par leur mode de recherche exploratoire des arbres possibles, aussi bien que par leur critère d'optimisation ou encore leur méthode d'estimation de la robustesse des nœuds.

Dans cette étude, seulement les méthodes de reconstructions en ML et IB ont été appliquées et seront présentées, la méthode en MP paraissant peu adaptée pour refléter la complexité génétique réelle.

5.b. Estimation des schémas de partitions et des modèles d'évolution

La détermination des modèles d'évolution les plus concordants aux différents jeux de données a été réalisée sous Partition Finder (Lanfear et al., 2012), en fonction des programmes subjacents utilisés (RAXML, BEAST, MrBayes) sous les critères de sélection « *Akaike Information Criterion* » (AIC) et « *Bayesian Information Criterion* » (BIC). La définition d'une partition sous-tend qu'elle soit considérée comme indépendante et des paramètres respectifs à chaque partition sont alors estimés.

En fonction des analyses et des jeux de données, des propositions de partitions différentes ont été testées. Pour les analyses « marqueur par marqueur », des partitions correspondantes aux trois positions de codons ont été testées. Pour les jeux de données concaténés (multimarqueurs), des partitions par gènes et codons ont été proposées.

Par ailleurs, pour le gène *rbcl*, les partitions étaient systématiquement proposées en un seul tenant et subdivisées en deux parties. En effet, le marqueur ayant été amplifié et séquencé la plupart du temps en deux fragments, les données génétiques obtenues pour chaque fragment n'étaient pas toujours équivalentes, ce qui pouvait impacter la complexité de l'analyse et donc le modèle sélectionné. Si le ratio de vraisemblance (*likelihood ratio*, LR) était supérieur pour la subdivision du marqueur, ce dernier était alors considéré en deux fragments.

Les modèles d'évolution estimés les plus adaptés pour chaque jeu de données ont ensuite été paramétrés dans les analyses phylogénétiques subjacentes.

5.c. Reconstruction en maximum de vraisemblance

La méthode en maximum de vraisemblance (ML) cherche à définir l'arbre qui présente la plus forte probabilité d'observer un jeu de données selon un modèle évolutif donné sachant l'arbre considéré. Il s'agit d'une méthode heuristique qui, par un logarithme basé sur un modèle évolutif probabiliste, calcule la vraisemblance de chaque topologie d'arbre possible, et conduit à la définition d'un arbre unique, qui correspond à la topologie présentant la plus haute vraisemblance. Cette méthode ne garantit pas qu'il s'agisse de la meilleure solution possible, mais renvoie l'arbre détenant la probabilité maximale à un point donné. L'évaluation de la robustesse des nœuds se fait par la méthode du *bootstrap* (Felsenstein, 1985). Cette méthode correspond à reconstruire un nouvel arbre à partir du ré-échantillonnage des caractères de départ afin d'observer la similarité avec l'arbre initial. La valeur au nœud correspond à la fréquence d'observation de ce nœud au sein du nombre total de reconstructions. Le nombre de réplicats est paramétré au début de l'analyse (un minimum de 1000 réplicats est souvent conseillé). Un seuil est généralement fixé, au-delà duquel un nœud est considéré comme soutenu, c'est-à-dire, qu'il présente une forte probabilité d'exister. Bien que longtemps fixé à 80 %, ce seuil est plutôt établi à 85 % de nos jours, voire 90 % dans certaines études.

Les reconstructions phylogénétiques en maximum de vraisemblance ont été réalisées avec RAXML (Stamatakis, 2014) sur le serveur CIPRES (Miller et al., 2010). Le modèle de reconstruction « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree algorithm* » a été utilisé avec 1 000 réplicats de *bootstrap* (Stamatakis et al., 2008). Les jeux de données ont été analysés selon les partitions estimées par PartitionFinder et sous le modèle d'évolution associé (N.B. : un seul modèle d'évolution peut être attribué lors d'analyses en maximum de vraisemblance).

5.d. Reconstruction par inférence bayésienne

La méthode d'inférence bayésienne (IB) est basée sur la fonction de vraisemblance, mais se distingue de la méthode ML par le concept de probabilité utilisé, correspondant au théorème de Bayes. L'inférence bayésienne décrit la probabilité qu'un modèle fonctionne pour un jeu de données (contrairement au ML qui représente la probabilité d'observer les données sous un modèle particulier) et reconstruit la distribution de cette probabilité dans l'espace des arbres possibles.

La recherche des arbres possibles dans l'espace se fait selon une « marche exploratoire » par le biais des chaînes de Markov Monte Carlo (MCMC). Ces quatre chaînes (catégorisées de la plus laxiste à la plus stricte) parcourent de manière aléatoire l'espace disponible pour trouver les points chauds (optima locaux= arbres) et une température interchaîne permet de paramétrer le degré de « communication » entre ces chaînes pour optimiser leur échantillonnage. Lorsqu'un arbre optimal est trouvé, sa probabilité d'existence selon un jeu de données (probabilité *a posteriori*) et l'incertitude autour de cet optimum local sont calculées. Si l'incertitude s'avère élevée, le mode exploratoire s'étend pour rechercher si un autre optimum local proche présente une meilleure probabilité. Cette méthode ne produit donc pas un arbre maximisant la vraisemblance, mais permet de sélectionner les arbres dont les probabilités *a posteriori* dominent les distributions de probabilités.

La robustesse des nœuds est évaluée en fonction de la fréquence d'apparition de ce nœud parmi tous les arbres optimaux découverts. Une valeur de probabilité *a posteriori* d'un nœud $> 0,95$, ou $0,98$ selon les auteurs, est estimée comme soutenue.

Les reconstructions phylogénétiques en inférence bayésienne ont été réalisées avec le logiciel MrBayes (Ronquist et Huelsenbeck, 2003). Le nombre de MCMC dirigeant la marche aléatoire a été fixé à quatre avec une température interchaîne de 0,2 et un tirage aléatoire de l'arbre initial. L'échantillonnage et le nombre total de générations de MCMC étaient fixés respectivement à chaque jeu de données. Les schémas de partitions des jeux de données et les modèles d'évolution associés ont été définis tels qu'estimés sous Partition Finder. Deux *runs* indépendants étaient simultanément lancés afin de vérifier la convergence (= reproductibilité). Cette dernière, de même que les valeurs de la taille effective d'échantillonnage (ESS) qui doivent être supérieures à 200, étaient visualisées sous Tracer 1.5 (Rambaut and Drummond, 2007) afin de vérifier si l'échantillonnage était suffisant pour permettre l'estimation des différents paramètres.

Un arbre consensus semi-strict (seulement les nœuds dont PP $> 0,5$ sont représentés) est ensuite construit après extraction d'un certain nombre de générations considérées comme *burn-in*. Ce dernier est fixé en fonction du nombre total de générations, et équivaut généralement à 10 %.

5.e. Arbres calibrés dans le temps

Les reconstructions phylogénétiques calibrées dans le temps sont des arbres ultramétriques dont les longueurs de branches sont fonction du temps. Ces arbres ont été reconstruits par inférence bayésienne selon deux méthodes, l'une pour les phylogénies basées sur des marqueurs seuls, inférés ensuite en délimitation d'espèces pour les méthodes nécessitant des arbres ultramétriques, l'autre pour reconstruire une phylogénie datée et calibrée dans le temps, basée sur des matrices

multimarqueurs concaténés (phylogénie nécessaire pour les approches en évolution, inférence biogéographique et de traits).

Ces reconstructions nécessitent de tester les modèles d'évolution et leur variation dans le temps pour identifier si les taux d'évolution sont homogènes ou hétérogènes le long des lignées et au cours du temps (Douzery et al., 2006). Pour cela, un test d'hypothèse est réalisé avec pour hypothèse nulle, une horloge moléculaire globale (taux d'évolution constants dans le temps et pour l'ensemble des branches de l'arbre). Si cette dernière est rejetée, alors cela signifie que les taux d'évolution varient au cours du temps et le long des branches et on parle alors d'horloge relâchée ou locale.

Le logiciel BEAST (*Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees*) (Drummond et al., 2012) permet d'appliquer cette horloge relâchée par l'estimation des paramètres (taux d'évolution, temps de divergence, etc.) tout en mesurant l'incertitude de ces derniers (Renner, 2005 ; Smedmark et al., 2010).

La reconstruction phylogénétique est réalisée par inférence bayésienne (même principe que présenté ci-dessus), mais les probabilités *a priori* vont être définies avec leurs lois de distribution propres. Ces probabilités sont calibrées par l'application de contraintes de différents types selon l'objectif de l'analyse : elles peuvent correspondre à l'imposition d'une horloge relâchée, associée à un modèle de spéciation particulier, ou encore, dans le cas de datation, à l'attribution de contraintes temporelles ou d'âges à différents nœuds dans l'arbre.

Ces probabilités *a priori* doivent être définies avant l'analyse. Elles ont été paramétrées sous le logiciel BEAUTI (compris dans package BEAST) après avoir réalisé les tests d'hypothèse d'horloge globale sous MEGA 6 (Test du rapport de vraisemblance) (Tamura et al., 2013).

Pour les reconstructions d'arbres ultramétriques sur marqueur unique utilisés dans l'approche de délimitation d'espèces, une horloge moléculaire relâchée et non corrélée a été associée avec une loi de distribution lognormale (Drummond et al., 2006). Le modèle « *Coalescent Constant Size* » (CCS) a été appliqué, comme recommandé par Monaghan et al. (2009).

Pour les reconstructions de phylogénies calibrées dans le temps à partir des matrices multimarqueurs concaténés, une horloge relâchée, non corrélée et suivant une loi de distribution lognormale a aussi été paramétrée. Le modèle *Calibrated Yule* a été utilisé et des calibrations supplémentaires, renvoyant à différents points de datation, ont été ajoutées et sont détaillées à la partie II.9. Enfin, différents modèles d'évolution ont été associés aux partitions comme estimé par Partition Finder.

Les analyses, uni ou multilocus, ont été réalisées sous BEAST 2.50 (Bouckaert et al., 2014) sur le serveur CIPRES (Miller et al., 2010). Comme pour les arbres ultramétriques, les *runs* ont été individuellement observés sous Tracer v1.5 (Rambaut et Drummond, 2007) en vérifiant notamment la convergence et les valeurs ESS (> 200). Lorsque les résultats étaient satisfaisants, les deux *runs* ont été combinés sous Log combiner en excluant le nombre de générations de *burn-in* adéquat, et le « *Maximum Clade Credibility Tree* » (MCCT) a été estimé sous Tree Annotator.

L'ensemble des arbres a été visualisé sous FigTree 1.4.2 (Rambaut, 2014).

I.6. Diversité génétique et délimitation d'espèce

6.a. Principe

La délimitation d'espèce, qui vise à définir des hypothèses d'espèces putatives, et dont le principe a déjà été abordé en partie introductive (I.4.2), dispose d'une multitude de méthodes basées sur les données moléculaires. Ces dernières se différencient par leur principe de base et les données d'entrée inférées.

Pour un rappel rapide, deux grands types de méthodes exploratoires se distinguent, les méthodes basées sur les distances génétiques et les méthodes basées sur les arbres. Les premières sont directement appliquées sur des alignements de séquences, et reposent sur le calcul des distances génétiques. Il s'agit par exemple de la méthode « *Automatic Barcode Gap Discovery* » (ABGD) (Puillandre et al., 2012a) qui identifie un *barcode gap* entre les distances intra et interspécifiques au sein des distributions de distances génétiques et qui est actuellement reconnue comme la plus performante d'un point de vue informatique (Luo et al., 2018). Les secondes reposent sur le principe de coalescence et nécessitent des arbres phylogénétiques en entrée. En se basant sur les taux de branchement (par ex. la méthode « *General Mixed Yule Coalescent* » (GMYC) (Pons et al., 2006)) et/ou de mutation (par ex. la méthode « *Poisson tree process* » (PTP) (Zhang et al., 2013)), elles permettent de distinguer les événements de spéciation (interspécifique) des événements de simple coalescence (intraspécifique).

Ces méthodes montrent des biais et des limites propres à chacune. Par exemple, les méthodes basées sur les arbres phylogénétiques intègrent le concept d'espèces phylogénétiques et sont considérées comme plus informatives, mais peuvent être biaisées par les erreurs potentielles pouvant se produire pendant la reconstruction des arbres (Reid et Carstens, 2012 ; Modica et al., 2014 ; Rannala, 2015). Les méthodes basées sur les distances génétiques, quant à elles, s'affranchissent de ce biais, mais peuvent paraître plus superficielles, car elles ne reposent pas sur un concept d'espèce.

Les multiples applications de ces méthodes ont fait émerger certaines tendances. ABGD est souvent présentée comme donnant des hypothèses d'espèces surestimant le nombre d'espèces, tandis que GMYC considérée comme les sous-estimant. Des limites d'utilisation ont également été mises en évidence pour les méthodes GMYC et PTP, notamment leur sensibilité par rapport à la taille et l'équilibre de l'échantillon analysé ou encore le manque d'espèces intermédiaires (Luo et al., 2018).

C'est pourquoi, basé sur un principe de complémentarité, il est conseillé de combiner différentes méthodes afin de rechercher la congruence des hypothèses d'espèces entre elles. Par ailleurs, afin de ne pas se reposer uniquement sur l'histoire génétique d'un seul gène, plusieurs auteurs recommandent d'intégrer plusieurs gènes à l'analyse de délimitation d'espèce, afin de vérifier la congruence entre ces derniers et entre les méthodes appliquées (Carstens et Knowles, 2007 ; Dupuis et al., 2012 ; Puillandre et al., 2012b ; Carstens et al., 2013 ; Leliaert et al., 2014 ; Rannala, 2015). Enfin, il est recommandé de confronter les résultats de la délimitation d'espèces basés sur les données moléculaires à des informations autres que génétiques, afin de valider ou réfuter les hypothèses d'espèces (Carstens et Knowles, 2007 ; Knowles et Carstens, 2007 ; Wiens, 2007 ; Fujita et al., 2012 ; Carstens et al., 2013 ; Talavera et al., 2013).

Ainsi, dans le cadre de cette étude, la délimitation d'espèce a été appliquée sur deux marqueurs chloroplastiques, connus pour leur pouvoir discriminant au niveau spécifique. Cinq méthodes ont été employées sur chaque jeu de données (cf. partie 6.b), incluant des méthodes basées sur des arbres phylogénétiques et sur les distances génétiques. Les partitions qui en résultent ont ensuite été confrontées entre elles et entre marqueurs. Enfin, les hypothèses d'espèces primaires, basées sur l'information génétique ont été confrontées aux données morphologiques, afin de valider ou non ces hypothèses, et transformer les PSHs en SSHs.

6.b. Méthodes choisies et conditions d'applications

Trois grandes méthodes, ABGD, GMYC et PTP et leurs différentes implémentations (soit un total de cinq méthodes) ont été appliquées dans le cadre de cette étude et sont présentées ci-dessous.

1. La méthode « *Automatic Barcode Gap Discovery* » (ABGD) (Puillandre et al., 2012a) : Elle s'applique directement sur l'alignement de séquences, marqueur par marqueur, et différents modèles de calcul de distances génétiques sont disponibles : Jukes Cantor, Kimura (K80) ou encore simple distance. Ces modèles de calcul ont été testés et choisis en fonction des marqueurs. La valeur de la taille (largeur) minimale du *gap*, correspondant au paramètre *X*, doit être fixée *a priori*. La valeur par défaut ($X=1,5$) donnant systématiquement une délimitation unique, quels que soit le marqueur ou la famille d'étude, il a été diminué jusqu'à obtenir une délimitation en plusieurs entités (comme recommandé sur le site ABGD) et différentes valeurs du paramètre *X* ont été utilisées en fonction du jeu de données. La méthode ABGD a été appliquée à partir du serveur internet (<http://www.wabi.snv.jussieu.fr/public/abgd/abgdweb.html>).

2. La méthode du « *General Mixed Yule Coalescent* » (GMYC) (Pons et al., 2006) et son implémentation bayésienne (bGMYC) (Reid et Carstens, 2012) : Ces méthodes se basent sur des arbres phylogénétiques ultramétriques calibrés dans le temps et identifient, à partir des taux de branchement, la transition entre les événements de coalescence (intraspécifiques) et de Yule ou spéciation (interspécifiques). GMYC peut être appliquée sous un modèle de seuil unique (estimation d'un seul temps de coalescence) ou multiple, ce dernier permettant la variation des taux d'évolution le long des branches et renvoie donc différents temps transitionnels entre les processus de spéciation et de coalescence à travers l'arbre. Pour les deux méthodes, un test d'hypothèses permet d'évaluer si la phylogénie est bien composée de plusieurs espèces avec leurs temps de coalescence propres par rapport à l'hypothèse nulle selon laquelle il ne s'agit que d'une seule espèce montrant uniquement des événements de coalescence. Cependant, à l'appui des observations d'études précédentes (Zhang et al., 2013 ; Jesus et al, 2016), et suite aux analyses préliminaires sur les différents jeux de données, seuls les résultats issus de la méthode à seuil unique ont été considérés.

L'implémentation bGMYC, quant à elle, permet de prendre en compte l'incertitude dans les arbres phylogénétiques en échantillonnant les distributions postérieures des arbres sélectionnées (Reid et Carstens, 2012). La méthode permet d'obtenir des probabilités des espèces délimitées et ainsi, d'interpréter les hypothèses d'espèces de manière plus adéquate.

Les deux méthodes ont été mises en œuvre sous R avec les packages « splits » pour GMYC et « bgmyc » (Reid et Carstens, 2012) pour bGMYC. Les arbres MCCT issus de l'analyse BEAST représentent l'input pour la méthode GMYC tandis que la méthode bGMYC a été appliquée sur un

sous-échantillonnage de 100 arbres issus de l'analyse BEAST également. Les analyses de bGMYC ont été paramétrées à la suite d'analyses préliminaires pour estimer notamment le nombre de générations et le *burn-in* adéquats.

3. La méthode de « *Poisson Tree Process* » (PTP) (Zhang et al., 2013) et ses implémentations bayésienne (hptp) et multi-taux (mPTP) (Kapli et al., 2017) : Ces méthodes se basent sur les taux de mutations issus du nombre de substitutions le long des branches pour distinguer les simples évènements de branchement des évènements de spéciation. Elles ne nécessitent donc pas d'arbres ultramétriques. Elles se reposent sur l'hypothèse selon laquelle chaque substitution a une faible probabilité d'entraîner une spéciation et que les longueurs de branches suivent une loi de Poisson. Les méthodes PTP et hPTP correspondent aux méthodes initiales, tandis que mPTP a été développée ensuite. Celle-ci se distingue des premières en prenant en considération la divergence dans les variations intraspécifiques.

Les méthodes hPTP et mPTP ont été sélectionnées dans cette étude et conduites en ligne. hPTP a été réalisée via le site (<http://sco.h-its.org/exelixis/web/software/PTP/index.html>). Toutes les analyses, portant sur les arbres en maximum de vraisemblance, ont été réalisées avec 500 000 générations de MCMC, échantillonnées toutes les 100 et un *burn-in* fixé à 10 %. Comme conseillé, par Zhang et al. (2013), la convergence MCMC a été visuellement contrôlée avant d'interpréter les résultats.

La méthode mPTP a été réalisée via le site (<http://mPTP.hits.org>) sur les arbres en ML et ultramétriques, avec les paramètres par défaut.

6.c. Définition des hypothèses d'espèces primaires (PSHs), et secondaires (SSHs) et validation des espèces

L'évaluation des hypothèses d'espèces a consisté dans un premier temps à comparer les différents PSHs fournis par les cinq méthodes sur chaque marqueur et à rechercher les hypothèses communes. En cas de conflits, une règle de la majorité (« *majority rule* ») a été appliquée, et le PSH le plus fréquemment observé parmi les cinq méthodes (ici au moins trois sur cinq méthodes) a été choisi. Certains cas particuliers ont été traités différemment et la justification sera donnée dans la partie concernée.

Dans un second temps, les PSHs ont également été comparés et confrontés entre les marqueurs, afin de définir des SSHs.

La validation de ces SSHs a alors été effectuée par confrontation avec des données morpho-anatomiques, comme recommandé par Carstens et al. (2013). Lorsque cela était possible, les SSHs validés ont également été assignés à l'espèce correspondante.

I.7. Morphologie

7.a. Objectifs

Les observations morpho-anatomiques ont été menées dans trois buts précis. Le premier était d'obtenir des informations non génétiques pour confronter les résultats de délimitation d'espèces, et confirmer ou réfuter les hypothèses d'espèces (SSHs). Une attention particulière a été portée en morphologie sur les échantillons représentant des cas d'incongruences entre les méthodes et/ou les marqueurs pour tenter de résoudre les hypothèses d'espèces.

Le second but était d'identifier les SSHs par le biais de la morphologie et de les assigner au niveau spécifique. En parallèle, cela permet également de mettre en évidence de potentielles nouvelles espèces.

Enfin, le troisième objectif était d'observer la diversité morphologique au sein des deux familles, et rechercher des caractères diagnostiques et discriminants aux échelles générique et spécifique afin de documenter les diagnoses établies dans le cadre des révisions taxonomiques.

7.b. Observations morpho-anatomiques

Les analyses morphologiques ont été réalisées à partir de fragments de spécimens conservés au formol, ou directement sur les spécimens d'herbiers. Lorsque ces échantillons n'étaient pas disponibles, les analyses ont porté sur les spécimens conservés à l'éthanol. Dans ces rares cas, les données sur le diamètre des siphons et sur leur forme ont été considérées avec précaution, et pour certains échantillons, elles n'ont pas pu être prises en compte (échantillons trop déformés ou abîmés par l'éthanol).

Les spécimens calcifiés ont été placés au préalable dans une solution d'acide chlorhydrique diluée (5 %) durant 2 à 4 h en fonction du taux de calcification.

Les observations et mesures anatomiques ont été réalisées avec un microscope Imager. A2 (Axio) équipé d'un appareil photo (Canon EOS-100D). Certaines photos, notamment pour l'aspect extérieur du thalle, ont été réalisées à l'aide d'une loupe binoculaire avec un appareil Canon EOS-700D.

I.8. Datation moléculaire

8.a. Principe

La datation moléculaire consiste à reconstruire des phylogénies ultramétriques, calibrées dans le temps (chronogrammes) et basées sur l'association de temps de divergence aux distances génétiques. L'analyse combine alors les informations issues des taux de mutations, à celles des modèles d'évolution et de calibrations temporelles.

Les taxons sont représentés avec leur âge d'apparition (racine) et l'âge de divergence de ses lignées (couronne)(Figure 10).

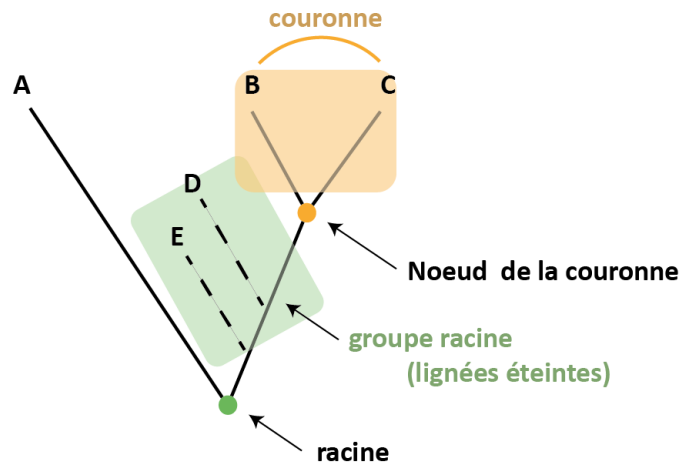


Figure 10 : Représentation graphique des groupes nommés « racine » et « couronne » et des noeuds associés.

Comme l'analyse repose directement sur les taux d'évolution obtenus des données génétiques pour en observer son évolution au cours du temps, et en sachant que l'objet étudié est l'espèce, il est recommandé d'inférer un jeu de données multimarqueurs, afin que ne soit pas considérée uniquement la vitesse d'évolution d'un seul gène (Renner, 2005).

Les âges estimés sont issus de contraintes paramétrées *a priori* correspondant aux points de datation qui peuvent être de différents types et issus de différentes données (par ex. extraits de l'information directe d'un fossile ou estimations reprises d'études précédentes).

8.b. Calibration des points de datation

Deux types de points de calibration sont considérés, ceux en position interne dans l'arbre et celui à la racine de l'arbre.

Les points de calibration internes correspondent à des contraintes temporelles apposées à certains nœuds au sein de la phylogénie et permettent de transformer les distances moléculaires intralignées en âges réels. Ces points de calibration peuvent être issus de fossiles, et dans ce cas, ils doivent avoir été datés avec précision et identifiés avec certitude pour permettre le bon placement dans l'arbre (Hug et Roger, 2007). Souvent des études préliminaires avec une intégration progressive des informations fossiles sont réalisées pour évaluer la conformité et la pertinence des résultats obtenus avant d'utiliser de manière effective une datation fossile.

En application, la calibration des nœuds phylogénétiques est réalisée à travers l'application de limites temporelles correspondant à celles des ères géologiques auxquelles les calibrations appartiennent. En effet, il ne s'agit pas d'inférer une valeur unique et décisive, mais de considérer davantage l'incertitude autour de cette estimation pour permettre un intervalle de confiance plus adéquat (Renner, 2005, Sauquet et al., 2012).. Les dates relatives aux différentes ères géologiques ont été extraites de la carte chronostratigraphique internationale (Cohen et al., 2018).

Cependant, la position du point de calibration entre la racine et la couronne d'un groupe de taxons est toujours en débat. Pour éviter une sous-estimation des temps de divergence, nous avons choisi

de suivre les recommandations de Smedmark et al. (2010) et avons placé les valeurs de calibration au niveau des nœuds de la couronne, ce qui correspond à la position du plus récent ancêtre commun (MRCA).

Pour une meilleure précision des estimations, il est conseillé d'utiliser plusieurs points calibration (Renner, 2005 ; Sauquet et al., 2012). Lorsqu'aucune autre information directe n'est disponible, des points de calibrations indirects, issus d'estimations de précédentes études, peuvent être alors repris et appliqués.

La calibration de la racine de l'arbre, quant à elle, est souvent recommandée pour éviter que des temps de divergence disproportionnés et non réalistes soient estimés dès la base et affecte l'ensemble des estimations aux nœuds (Sanders & Lee, 2007). Là encore, la datation à la racine peut provenir d'informations directes, à partir de l'âge d'un fossile qui correspondrait au nœud, ou encore indirectes, par l'utilisation d'âges estimés dans des études précédentes. Il est à nouveau conseillé de considérer un intervalle temporel correspondant aux limites des ères géologiques afin de tenir compte de l'incertitude de ces estimations.

8.c. Points de calibration utilisés

Dans cette étude, deux types de points de calibrations ont été utilisés, à savoir, des informations à partir de fossiles ainsi que des estimations de datations reprises d'études précédentes.

Aucune phylogénie calibrée des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae n'est à ce jour disponible, mais ces familles ont été intégrées à des phylogénies à plus large échelle, calibrées à l'aide de fossiles d'autres familles de l'ordre ou encore d'informations paléontologiques. L'intégration de points fossiles internes à ces deux familles a nécessité une recherche et une analyse exploratoire, car aucun de ces fossiles n'avait été utilisé auparavant pour dater une phylogénie.

Pour la famille Udoteaceae, deux fossiles ont été testés : Le premier correspond au fossile *Pseudopenicillus aegaeicus* O.Dragastan, D.K.Richter, B.Kube, M.Popa, A.Sarbu & I.Ciugulea trouvé sur l'île Hydra en Grèce et daté au Trias supérieur (Dragastan et al., 1997). Le second correspondrait à l'espèce *Udotea palmetta* Descainés dont des empreintes fossiles du Mont Bolca ont été datées à l'Éocène (Flore, 1936 ; Dragastan et al., 1997).

Pour la famille Rhipiliaceae, le fossile *Baratangia densituba* Badve & Kundall a été testé. Cette espèce découverte sur les Iles Andaman (Inde) (Badve & Kundall, 1986) et datée du Crétacé était initialement classée comme une Cyanophyta puis assignée au genre *Mitcheldeania* par Dragastan (1988). Dragastan et al. (1997) ont proposé le transfert à la famille Rhipiliaceae sur la base morphologique et notamment la présence de papilles formant un réseau et permettant la cohésion des siphons de la lame comme chez *Rhipiliopsis gracilis* ou encore *Rhipiliella verticillata*.

Comme le placement taxonomique de ces fossiles est incertain, les reconstructions calibrées ont été réalisées avec et sans les points de datation donnés par ces fossiles. Cette démarche permet de confronter le bon positionnement de ces fossiles et la cohérence paléontologique par rapport aux arbres n'utilisant pas ces points de calibration. L'intégration ou non du fossile ainsi que son placement dans la phylogénie ont été décidés, après vérification et comparaison des âges aux nœuds estimés par les phylogénies aux âges fossiles issus de la littérature.

Deux autres références fossiles utilisées et validées dans l'étude de Verbruggen et al. (2009a) ont été considérées à savoir *Halimeda soltanensis* (Poncet, 1989) et *Caulerpa sp.* (Gustavson et Delevoryas (1992).

Deux lois de distributions ont été testées pour les calibrations fossiles, tout en suivant les recommandations pour l'intégration d'un intervalle d'incertitude (Renner, 2005, Sauquet et al., 2012). : 1) une loi de distribution uniforme dont les limites minimales et maximales correspondent respectivement à l'âge du fossile et à la limite maximale de l'ère paléontologique en question ; 2) une loi de distribution log normale centrée sur la date du fossile et dont les valeurs minimales et maximales sont affectées pour correspondre aux dates de début et fin de l'ère paléontologique concernée. La sélection de la loi de distribution retenue et de la configuration finale s'est faite *a posteriori*, en comparant notamment la convergence des *runs* et les valeurs ESS des analyses phylogénétiques issues des deux calibrations, puis les intervalles de confiance à 95 %.

Les autres valeurs de calibrations (internes et à la racine) ont été reprises d'une étude précédente réalisée par Verbruggen et al. (2009). Les différents points de calibration utilisés concernent la racine de nos arbres (pour les deux familles) qui correspond au plus récent ancêtre commun des Bryopsidales, et des nœuds internes correspondant au MRCA du sous-ordre Halimedineae, et aux MRCA des familles Halimedaceae et Caulerpaceae. Cependant, des informations temporelles plus proches des Udoteaceae n'ont pu être extraites de cette étude, car la phylogénie n'est pas congruente avec la nôtre et présentait notamment une famille Udoteaceae paraphylétique -le genre *Tydemania* formant une lignée sœur de la famille Pseudocodiaceae. Ainsi, ni l'âge de divergence entre les familles Udoteaceae et Pseudocodiaceae ni l'âge de la couronne des Udoteaceae n'ont pu être repris et renseignés dans nos calibrations.

Ici encore, pour assurer une certaine marge d'incertitude face à ces estimations, les calibrations ont suivi des lois de distributions centrées sur la date estimée et paramétrées de sorte qu'elles couvrent l'ensemble de l'ère paléontologique.

Enfin, il est parfois conseillé de réaliser une calibration en deux temps, lorsqu'aucune information de calibration n'est disponible, avec une première étape sur une large phylogénie à partir de laquelle l'âge à la racine peut être extrait, et une seconde étape centrée sur la lignée estimée dont l'inférence à la racine découle de l'étape précédente. Ici, nous avons considéré les analyses de la précédente étude (Verbruggen et al., 2009a), comme la première étape du processus, au vu de l'échantillonnage à grande échelle intégré, et avons directement réalisé la seconde étape, centrée sur les familles Udoteaceae ou Rhipiliaceae, en reprenant les estimations obtenues. Cependant, dans cette seconde étape, nous avons repris des calibrations supplémentaires plus anciennes que le MRCA des familles car : 1) pour les Udoteaceae, les estimations n'étaient pas disponibles pour ce dernier (topologies non congruentes) et 2) pour les Rhipiliaceae, très peu de représentants étaient intégrés à l'étude initiale et la considération de cette seule estimation de MRCA pouvait biaiser l'analyse (notamment en sous-estimant l'âge de la couronne). Ainsi, la prise en compte de ces multiples points de calibration (au lieu d'un point à la racine et un point interne uniquement) permet une calibration plus rigoureuse et des estimations d'âges plus précises.

En résumé, la calibration pour l'étude des Udoteaceae consiste en un point de calibration à la racine et cinq points de calibrations internes (dont trois à partir de fossiles) et les paramétrages sont détaillés au chapitre (B.I). Pour les Rhipiliaceae, un point de calibration à la racine et quatre points de

calibrations internes (dont deux fossiles) ont été utilisés et paramétrés comme indiqué au chapitre B.II.

I.9. Analyse de la diversification

9.a. Principe

Des études de diversification ont été menées pour les deux familles. La diversification d'une lignée, qui peut être calculée comme la différence entre spéciation et extinction, est dépendante de l'âge de la lignée et de facteurs intrinsèques et extrinsèques (Slowinski et Guyer, 1993 ; Barraclough et al., 1998). Les analyses de diversification permettent d'expliquer la richesse d'une espèce actuellement observée, qui est en réalité la résultante d'un ensemble d'évènements évolutifs passés ayant directement influencé sa vitesse et son rythme de spéciation ou d'extinction. Cela permet notamment de distinguer les espèces en phase de diversification et présentant des radiations contemporaines, de celles qui se trouvent actuellement en équilibre ou encore celles qui représentent des lignées reliques, c'est-à-dire en cours d'extinction (arrêt de diversification).

L'étude de la diversification consiste donc à analyser la manière dont l'évolution a eu lieu au sein d'un clade (rythme et vitesse), notamment en se basant sur l'information temporelle contenue dans les phylogénies calibrées dans le temps (Paradis, 2005). Cette dernière est traduite par les longueurs de branches qui vont être proportionnelles à la différence entre les âges aux nœuds. Ainsi, les taux de diversification peuvent être directement estimés à partir de la phylogénie, et il est également possible d'identifier si des changements dans ces taux ont eu lieu au cours du temps. Si la diversification s'avère être constante dans le temps, alors des calculs de taux de spéciation et d'extinction peuvent en découler. Lorsque des changements de taux sont observés au cours du temps, des corrélations potentielles peuvent être recherchées avec des facteurs biotiques ou abiotiques ou encore des dates clés de l'histoire paléontologique.

Dans le cadre de cette étude, les analyses de diversification ont essentiellement et « uniquement » porté sur l'analyse du taux de diversification et sur l'évaluation de potentiels changements dans ces taux au cours du temps.

9.b. Analyses réalisées : « Lineages-through-time » (LTT) et « Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures » (BAMM)

La méthode de reconstruction de l'accumulation des lignées dans le temps, « *Lineages-through-time* » (LTT), qui permet de représenter la relation entre le nombre d'espèces (logarithme) et le temps, est basée sur des arbres calibrés dans le temps. Le graphique est reconstruit par le placement de chaque nœud de l'arbre, qui correspond à un événement de spéciation (c'est-à-dire du passage d'une espèce ancestrale à deux espèces filles sœurs) en fonction du temps.

La courbe tracée représente alors l'accumulation du nombre d'espèces au cours du temps et sa forme permet d'en visualiser les variations : une accélération de la richesse spécifique sera traduite par une courbe ascendante, une diminution par une courbe descendante et enfin un équilibre par un plateau. Cependant, certaines réserves ont été émises quant à l'interprétation de telle courbe de

diversification puisqu'une même forme peut être induite par différentes histoires ou évènements évolutifs (Nee et al., 1994 b ; Rabosky, 2006 ; Rabosky et Lovette, 2008 ; Crisp et Cook, 2009 ; Cusimano et Renner, 2010 ; Antonelli et Sanmartin, 2011).

Les LTT ont été reconstruits pour les deux familles à partir des phylogénies datées et calibrées dans le temps avec la fonction « ltt95 » du package « phytools » (Revell, 2012) sur R à partir d'un sous-échantillonnage de 1 000 arbres *post-burn-in* issus de l'analyse BEAST et l'intégration d'un intervalle de confiance de 95 %.

L'évaluation de la continuité des taux dans le temps et au fil des lignées a été réalisée avec BMM (« *Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures* ») qui est un programme permettant la modélisation des dynamiques de spéciation, d'extinction ou encore des traits évolutifs au cours du temps et le long des lignées à partir des phylogénies calibrées dans le temps (Rabosky, 2014). Cette méthode repose sur l'hypothèse selon laquelle les arbres phylogénétiques présentent des caractéristiques qui sont en réalité un mélange hétérogène de processus distincts (par ex. une diversification à la fois « *diversity-dependant* » ou bien constante en fonction des lignées internes étudiées). Cette méthode a été appliquée en utilisant les MCCT issus de BEAST pour les deux familles. L'analyse a été réalisée avec 100 millions de générations MCMC par *run* et un échantillonnage des paramètres d'évolution toutes les 100 000 générations. Les paramètres initiaux (nombre de changements estimé, taux de spéciation, taux d'extinction, etc.) ont été obtenus par une analyse préliminaire réalisée sous R avec la fonction « setBMMpriors » du package « BMMtools ».

I.10. Inférence des traits morphologiques sur les phylogénies

10.a. Principe

Différentes théories prédisent que le taux des changements morphologiques sont positivement associés aux taux d'apparition de nouvelles espèces (Rabosky et al., 2013).

La corrélation entre diversification et évolution phénotypique s'accorde avec l'hypothèse selon laquelle les clades qui ont de plus forts taux d'évolution de traits morphologiques se diversifieront davantage que ceux qui montrent des taux d'évolution morphologique faibles (Rabosky et Adams, 2012). Plus encore, l'hypothèse d'« évolvabilité » phénotypique (capacité d'un organisme à évoluer) soutient que le phénotype module la dynamique de spéciation et d'extinction au cours du temps à des échelles phylogénétiques larges, notamment par le biais d'innovations clés promouvant la diversification durant une radiation adaptative (Adamowicz et al., 2008 ; Pigliucci, 2008).

Selon cette théorie, la corrélation entre la spéciation et l'évolution phénotypique laisse un signal clair dans le biote qui peut être retrouvé dans les phylogénies moléculaires basées sur les espèces (Rabosky et al., 2013). Néanmoins, d'autres auteurs soutiennent, à l'inverse, la théorie de l'indépendance entre la spéciation et l'évolution phénotypique (Venditti et al. (2011).

En systématique phylogénétique, le lien entre les caractères morphologiques et les données génétiques est analysé en particulier pour définir leur statut et leur pertinence taxonomique. En effet, il n'est pas rare que certains caractères longtemps utilisés pour créer des groupes taxonomiques ou documenter des diagnoses se révèlent non informatifs une fois confrontés à la

phylogénie. Ce constat a été fait notamment pour les Bryopsidales (Vroom et al., 1998) et il est donc essentiel de réévaluer leur statut taxonomique.

Les caractères morphologiques employés en taxonomie peuvent répondre à différentes définitions, schématisées en figure 11 et détaillées ci-dessous :

1) La plésiomorphie correspond à l'état ancestral, primitif d'un caractère. Lorsqu'une plésiomorphie est retrouvée chez les descendants (minimum deux taxons) et héritée depuis un ancêtre commun, elle est appelée **symplesiomorphie**.

2) L'**homoplasie** désigne des états de caractère similaires retrouvés entre différentes espèces, et ne provenant pas d'un même ancêtre. Trois types d'homoplasie sont distingués : (1) la convergence, qui définit une ressemblance apparue indépendamment dans diverses lignées ne présentant aucun lien de parenté ; (2) la réversion, qui correspond au retour d'un état dérivé d'un caractère vers son état ancestral ; et enfin (3) le parallélisme qui correspond à l'apparition d'états de caractère similaires chez des taxons proches phylogénétiquement.

3) La **synapomorphie** désigne un état dérivé (ou apomorphe) partagé par au minimum deux taxons et hérité d'un ancêtre commun. La synapomorphie est souvent utilisée en taxonomie pour fonder des groupes de taxons.

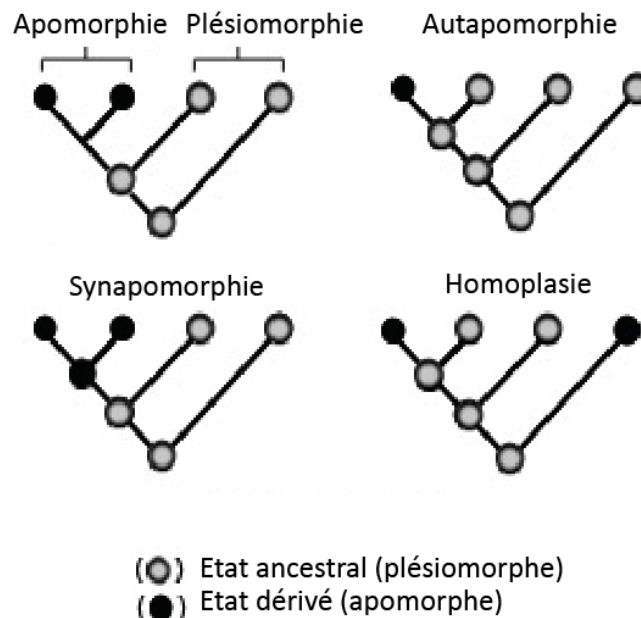


Figure 11 : Représentation des différentes terminologies utilisés pour décrire les schémas évolutifs des états ancestraux ou dérivés d'un trait (ou caractère) étudié. Tiré de Page et Holmes (1998)

10.b. Méthodes disponibles : méthodes phylogénétiques comparatives (PCMs) et « stochastic mapping »

L'application de méthodes phylogénétiques comparatives (PCMs) permet d'étudier l'histoire évolutive d'un organisme et sa diversification (Cornwell et Nakagawa, 2017) et de répondre aux questions relatives à l'évolution des caractères d'un organisme au cours du temps et aux facteurs qui ont influencé la spéciation et l'extinction. Ces méthodes reposent sur des modèles statistiques et se basent sur l'estimation des relations entre espèces ainsi que la valeur du trait pour les espèces existantes. L'utilisation des PCMs pour étudier l'évolution d'un trait a en réalité deux objectifs.

Le premier objectif est de modéliser le tempo et modo de l'évolution (Simpson, 1944) pour représenter les changements dans les valeurs de traits le long des branches phylogénétiques, c'est-à-dire définir leur vitesse d'évolution et le rythme auquel les traits ont évolué (graduel, par sauts, etc.). Différents modèles mathématiques peuvent être utilisés dont : (1) le modèle le plus simple BM défini par une « marche aléatoire » qui suppose qu'après un événement de spéciation, les espèces vont dériver les unes des autres de manière aléatoire ; ou (2) le modèle plus complexe d'Ornstein-Uhlenbeck, qui ajoute à la dérive du BM, une caractéristique supplémentaire, qui est l'attraction vers un « optimum évolutif » et cette force d'attraction, tel un élastique, augmente avec la distance à cet attracteur.

Le second objectif est d'examiner les liens évolutifs entre différents traits, mais également entre les traits et l'environnement. Dans ce dernier cas, cela se résume à étudier si une variable environnementale a influencé les valeurs d'un trait donné.

Par ailleurs, les méthodes de « *stochastic mapping* » (ou cartographie stochastique), développées initialement pour cartographier les mutations sur les phylogénies à partir des modèles de taux de transitions (Pagel, 1999) sont à présent applicables à des caractères morphologiques, fonctionnels, écologiques ou géographiques (Huelsenbeck et al., 2003). L'approche se base sur la reconstruction en maximum de vraisemblance d'un trait évolutif pour estimer les états ancestraux aux nœuds et permet ainsi d'observer les histoires potentielles de changements au niveau des branches (Nielsen, 2002 ; Huelsenbeck et al., 2003).

Ainsi, le « *stochastic mapping* » et la reconstruction ancestrale des caractères morphologiques permettent d'observer les schémas d'évolution et de tester les hypothèses évolutives. De plus, ces méthodes facilitent l'identification du statut et de la pertinence des caractères morphologiques étudiés : les synapomorphies seront utiles dans le processus de révision taxonomique au niveau générique et la documentation des diagnoses, tandis que les caractères homoplastiques, ne peuvent pas être utilisés dans les diagnoses d'espèces, mais renseignent sur l'histoire évolutive d'un trait donné et permettent d'explorer leur schéma d'évolution.

10.c. Sélection, acquisition et traitement des traits morphologiques

Différents traits morphologiques ont été choisis pour leur caractère informatif ou leur récurrence dans les définitions ou diagnoses d'espèces. Ces traits étaient de deux types, soit discrets (ou qualitatifs, regroupant des traits binaires ou multivariés), soit continus (quantitatifs). Les valeurs (ou états) de ces traits ont été observées ou mesurées sur nos propres spécimens (en herbier ou au

formol), ou extraits de la littérature, lorsque cela concernait des espèces qui n'étaient pas présentes dans nos collections.

L'expression (ou état) de chacun de ces caractères pour chaque espèce terminale de l'arbre a été retranscrit dans une matrice codée. Les états des caractères ont été analysés sans ordination ni poids. En cas de polymorphisme, les possibilités des états ont été détaillées de sorte à inclure ce dernier.

10.d. Étude du signal phylogénétique

Le signal phylogénétique est basé sur l'hypothèse que des organismes proches phylogénétiquement ont tendance à se ressembler phénotypiquement (Blomberg et al., 2003). Dans le cadre de cette étude, le signal a été mesuré pour chaque trait, afin d'identifier si ce caractère morphologique suit cette tendance ou apparaît plus labile et imprévisible. Cela permet de classer les traits en fonction de leur pertinence dans une approche de description ou diagnose morphologiques et de définitions taxonomiques.

La mesure du signal phylogénétique diffère en fonction du type de trait considéré. Pour les traits continus, il peut être calculé à partir des statistiques K de Blomberg (Blomberg et al., 2003) et λ de Pagel (Pagel, 1999). Ces deux mesures permettent de quantifier la variation du trait en comparaison au modèle de « marche aléatoire » du mouvement Brownien (BM pour « Brownian Motion »). Ces deux paramètres peuvent être calculés avec le package « geiger » (Harmon et al., 2008) sur R à l'aide de la fonction « phylosig ». Il est également possible de tester directement le modèle évolutif le mieux adapté à l'évolution du trait (Brownian motion (BM), Ornstein-Uhlenbeck (OU) ou le modèle « Early-Burst » avec le package « geiger » (Harmon et al., 2008).

Pour les traits discrets, le signal phylogénétique est mesuré avec la statistique D (Fritz et Purvis, 2010) qui calcule le rapport entre la somme des différences entre lignées sœurs dont est extrait le BM sur la différence entre une estimation aléatoire et celle attendue par le modèle BM. Cette statistique peut être calculée avec la fonction « phylo.d » du package « caper » sur R (Orme et al., 2013). La statistique D ne s'appliquant que sur des traits discrets binaires, les traits discrets multivariés ont été transformés en variables binaires pour cette opération.

10.e. Étude de corrélation entre caractères

La corrélation entre les caractères morphologiques eux-mêmes a également été analysée afin de savoir si deux traits ont co-évolué dans le temps.

Pour les traits continus, la corrélation entre les traits a été mesurée par l'analyse des contrastes phylogénétiques indépendants ou PGLS (*phylogenetic generalized least squares*) avec le package nlme sur R. Pour les traits discrets, le modèle de Pagel a été utilisé pour déterminer si deux traits présentent une évolution corrélée. Il a été appliqué sous R avec la fonction « fit. Pagel » disponible dans le package « phytools » (revell, 2012)

Là encore, la corrélation de traits discrets multivariés ne peut être estimée par le modèle de Pagel, et ces derniers ont été transformés en traits discrets afin de tester leur corrélation.

10.f. Estimation des états ancestraux et évolution des traits

L'inférence de traits évolutifs sur les phylogénies s'appuie sur la combinaison d'informations moléculaires et morphologiques, et est basée sur 1) la phylogénie calibrée dans le temps de la famille, reconstruite à partir de la matrice multimarqueurs concaténés et 2) la matrice de caractères réalisées à partir des observations morphologiques.

Basée sur l'association de ces deux types de données, l'analyse consiste à reconstruire un état ancestral estimé à chaque nœud, pour chaque caractère ou trait sélectionné à partir d'un critère de vraisemblance et un nombre d'itérations défini. L'estimation des états ancestraux consiste à représenter la probabilité des différents états pour un caractère donné à chaque nœud de l'arbre, c'est-à-dire la fréquence d'apparition de cet état à un nœud donné au sein des multiples itérations.

Les estimations des traits ancestraux ont été réalisées avec le package « phytools » et : la fonction « ContMap » pour les traits continus ; la fonction « make.simmap » pour les traits discrets avec 1 000 itérations.

I.11. Étude biogéographique

11.a. Principe

La biogéographie consiste à étudier l'évolution des lignées dans l'espace en fonction du temps. En effet, la richesse spécifique est contrastée en fonction des régions géographiques et climatiques (Ricklefs, 1987 ; Mittelbach et al., 2007) et l'étude de l'évolution des espèces (origine, diversification, répartition) sous des échelles temporelles et spatiales est essentielle pour identifier les facteurs influençant cette disparité.

Trois théories biogéographiques sont proposées pour expliquer les différentes distributions des espèces actuelles. Il s'agit de la théorie 1) du centre d'origine, qui stipule qu'une plus forte diversité est observée dans la région d'où sont originaires les taxons et que cette diversité s'amenuise par éloignement longitudinal et latitudinal ; 2) du centre de superposition, qui suggère que la diversité est due à des recouvrements d'aires de distribution des espèces ; et enfin 3) du centre d'accumulation, qui désigne des zones hébergeant une multitude d'espèces originaires de régions voisines à l'issue d'évènements de dispersion.

Par ailleurs, l'origine et l'histoire de la distribution des espèces sont également mises en parallèle avec les différentes barrières biogéographiques marines qui pourraient expliquer les schémas observés. Les barrières majeures sont représentées par l'Isthme du Panama, la barrière de l'est du Pacifique (« *Eastern Pacific Barrier* »), la barrière du milieu de l'océan Indien (« *Middle Indian Ocean Barrier* »), les archipels indo-australasiens (IAA), l'*Upwelling* du Benguela, et la fermeture de la Mer de Téthys. Certaines de ces barrières sont présentées en figure 12.

Chez les macroalgues, des schémas globaux de répartition ont été identifiés par Kerswell (2006), avec des centres de diversité dans les régions tempérées pour la majorité des groupes, notamment au sud de l'Australie ou du Japon. Toutefois, pour les Bryopsidales un schéma inverse a été observé, avec un centre de diversité dans les régions tropicales et une diversité qui diminue longitudinalement et latitudinalement depuis ce centre (Kerwell, 2006). Ce schéma a été vérifié pour les genres *Halimeda*

(Verbruggen et al., 2009c) et *Codium* (Verbruggen et al., 2007), mais n'a pas été confirmé pour les autres genres et familles des Bryopsidales, notamment les Udoteaceae et Rhipiliaceae.

En termes de méthode, l'observation de l'histoire biogéographique des taxons basée sur les phylogénies est rendue possible par le principe du « *Stochastic mapping* » (présenté en partie 11.a.), développé pour permettre l'inférence de données géographiques. Ces méthodes reposent également sur des modèles de vraisemblance et décrivent l'évolution des aires géographiques (Ree et Smith, 2008 ; Matzke, 2014). Différents modèles biogéographiques ont été développés et reposent sur des hypothèses propres. Certains sont davantage utilisés que d'autres et sont présentés en partie 12.c. Par ailleurs, la méthode du « *Biogeographical Stochastic Mapping* » (BSM) proposée par Matzke (2016) permet d'estimer les événements biogéographiques qui expliquent la distribution globale des taxons étudiés et pour ce faire, inclut une gamme d'événements cladogénétiques et anagénétiques. Les événements dits cladogénétiques représentent la spéciation en sympatrie (et en « subset »), la vicariance et les effets fondateurs. Les événements anagénétiques, quant à eux, regroupent les changements, expansions (dispersions) et contractions (extinctions) d'aire de répartition (figure 13). Le principe du BSM est de simuler différentes histoires contraintes à reproduire les données observées et issues de la phylogénie (données géographiques associées aux branches terminales) et de fournir pour tous les événements considérés leur position le long des branches (et dans le temps). L'analyse de l'ensemble de ces histoires potentielles permet ensuite d'estimer le nombre et la position phylogénétique des différents types d'événements associés à un degré d'incertitude.

Nous avons donc réalisé une étude biogéographique et BSM pour les familles Rhipiliaceae et Udoteaceae afin de déterminer l'aire ancestrale et les groupes majeurs s'y trouvant et d'observer la contribution de chaque type d'événements à la distribution des espèces existantes

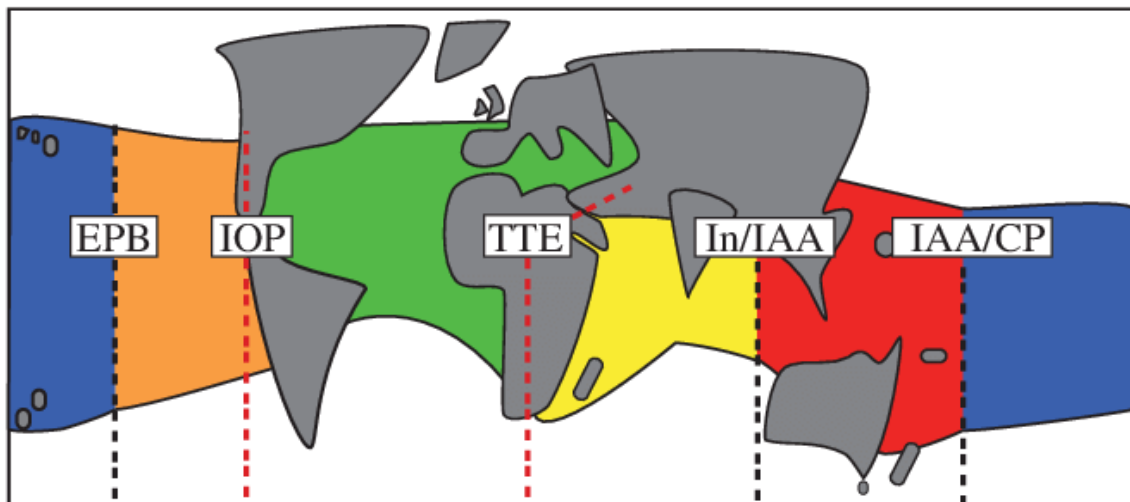


Figure 12 : Représentation schématique de cinq barrières marines majeures : EPB = Barrière de l'est du pacifique (« *Eastern Pacific Barrier* ») ; IOP = Isthme de Panama ; TTE= Évènement téthysien terminal ; In/IAA= Barrière entre l'océan Indien et la région Indo-Australasienne (IAA) ; IAA/CP = Barrière entre l'IAA et le Pacifique Central. Tiré de Cowman et Bellwood (2013).

11.b. Données géographiques et échelles d'études

Les données géographiques considérées regroupent uniquement celles correspondant aux échantillons géo positionnés et pour lesquels une information génétique a pu être associée, ainsi que des données publiques lorsque ces dernières ne soulevaient aucune question. En effet, beaucoup de données de répartition géographique, notamment disponibles sur algaebase, ont dû être écartées en raison des incertitudes sur l'espèce assignée.

Nous avons opté pour une sélection (parfois drastique) des données géographiques pour diminuer les risques de biais dans les analyses en biogéographie. Les résultats présentés constituent des analyses préliminaires et les études devront être complétées pour les deux familles, au fur et à mesure des vérifications taxonomiques des spécimens et des localités associées.

Les échelles géographiques considérées sont les régions, les domaines et les provinces. La définition des aires géographiques des domaines et provinces suit le découpage de Spalding et al. (2007), avec certaines modifications pour l'échelle provinciale basée sur l'étude de Leliaert et al. (2018). Pour l'échelle de la région, un découpage similaire à celui utilisé dans l'étude de Vieira et al. (2017) a été appliqué.

11.c. Application sous BioGeoBEARS

L'étude biogéographique des deux familles a été basée sur les arbres calibrés dans le temps issus de BEAST associés aux données géographiques des espèces retenues. Les aires ancestrales ont été estimées à l'aide du package « BioGeoBEARS » (Matzke, 2013) implanté sous R. BioGeoBEARS est une implémentation sous la méthode de maximum de vraisemblance de trois modèles biogéographiques les plus couramment utilisés et de leurs hypothèses associées. Les modèles repris et proposés sont :

Le « *Dispersal-Extinction Cladogenesis Model* » (DEC) proposé par Ree et Smith (2008) (modèle d'ores et déjà en maximum de vraisemblance) ;

Le modèle en maximum de parcimonie « *Dispersal Vicariance Analysis* » (DIVA) de Ronquist (1997) répliqué sous une implémentation en maximum de vraisemblance (DIVALIKE) ;

Les modèles bayésiens « *Bayesian Inference of Historical Biogeography for Discrete Areas* » (BayArea) de Landis et al. (2013) et le « *Bayesian Binary Model* » de RASP (Yu et al., 2015), tous deux implémentés sous une version en maximum de vraisemblance (BAYEAREALIKE).

Chacun de ces modèles inclut les évènements de spéciation interne à une aire géographique, les évènements de vicariance (excepté le modèle DEC) et les expansions ou contractions d'aires de répartition, c'est-à-dire respectivement la dispersion vers une nouvelle aire ou l'extinction au sein de l'aire actuelle.

De plus, le paramètre « +J » peut être ajouté à chacun de ces modèles pour intégrer les effets fondateurs. Ces derniers correspondent au changement d'aire se produisant au cours d'une division d'une lignée au cours de laquelle une nouvelle aire est occupée par une des lignées filles, tandis que l'autre demeure dans l'aire ancestrale (Matzke, 2014). Un test de vraisemblance peut être réalisé afin de vérifier l'hypothèse nulle selon laquelle les résultats sont identiques avec et sans l'intégration du paramètre +J (par ex. entre DEC vs DEC+J).

Pour chaque échelle géographique, les différents modèles et leur adéquation aux données ont été testés statistiquement sous le critère AIC (*Akaike Information Criterion*). Une taille d'aire maximale a été fixée en fonction de l'échelle sélectionnée et de la distribution des espèces intégrées.

Pour les Udoteaceae, seules les échelles de la région et du domaine ont pu être considérées, car la composition des données à l'échelle de la province (nombre de provinces et taille maximale d'aire de répartition) exigeait une capacité de calcul dépassant largement les recommandations des auteurs de BioGeoBEARS (équivalent à > 65 000 états pour notre étude, tandis qu'un maximum de 500-600 états est recommandé par les auteurs).

Le meilleur modèle défini à chaque échelle géographique a ensuite été utilisé pour l'analyse BSM (*Biogeographical Stochastic Mapping*) (Mazze, 2015), pour comptabiliser les différents événements biogéographiques (spéciation, dispersion, etc.) et calculer la probabilité de ces derniers le long de la phylogénie.

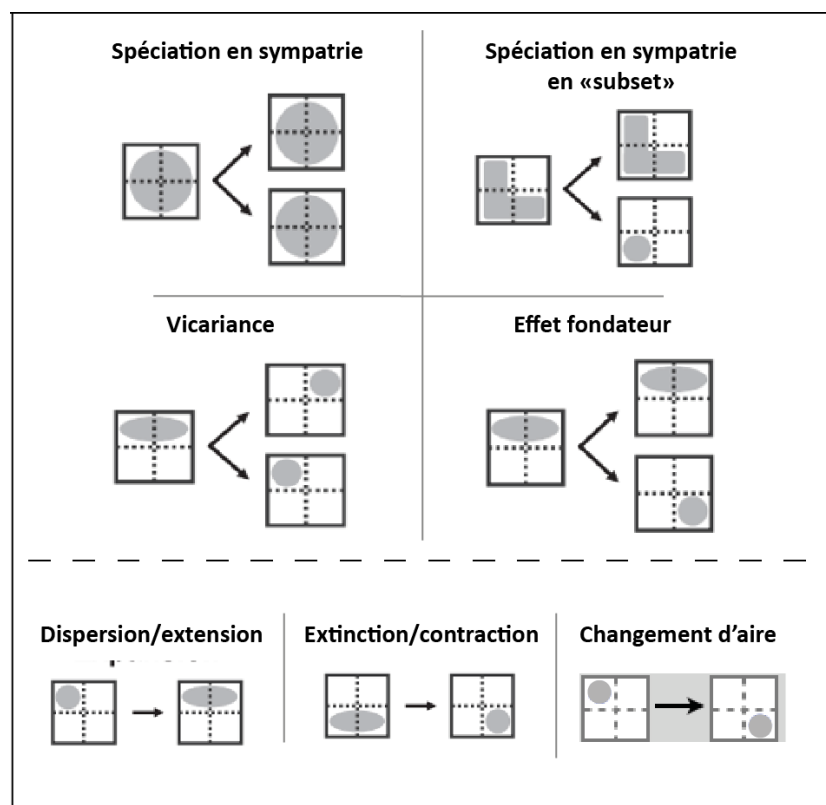


Figure 13 : Illustration des différents types d'évènements biogéographiques inclus dans les modèles de BioGeoBEARS. Les évènements cladogénétiques (en haut) incluent les spéciations en sympatrie et en « subset », la vicariance et l'effet fondateur ; les évènements anagénétiques (en bas) incluent le changement, la contraction et l'extension d'aire. Tiré de Dupin et al., 2017

**II. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DE LA
TAXONOMIE
DES UDOTACEAE ET RHIPILIACEAE**

II. REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DE LA TAXONOMIE DES UDOTEACEAE ET RHIPILIACEAE

La complexité taxonomique des deux familles a été abordée en partie introductive. Il était alors important de présenter, à travers ce chapitre, un état des lieux actuel sur le statut des différents genres qui composent ces deux des familles.

Pour chacun d'eux, un résumé de leur histoire taxonomique et des connaissances actuelles est présenté. Le texte est accompagné de tableaux reprenant pour chaque espèce toutes les informations relatives aux noms d'auteurs, date de description de l'espèce, localité et spécimen types, distributions géographiques telles que diffusées par *algaebase* (Guiry et Guiry, 2019), et le cas échéant, les synonymes ou basionymes. Les différentes formes et variétés des espèces ne sont pas présentées, sauf dans certains cas où elles font sens dans l'histoire taxonomique des genres.

II.1. Histoire taxonomique des Udoteaceae

1.a. La famille Udoteaceae

La famille Udoteaceae, bien que décrite par Agardh (1887), a longtemps été apparentée aux Codiaceae. Elle réapparaît dans les travaux de Feldmann (1946) qui reconnaît chez les « Siphonales » deux ordres les Eusiphonales et les Caulerpales, ce dernier incluant les Udoteaceae. À cette époque, la famille Udoteaceae renfermait encore, en plus des genres inclus actuellement, les genres *Avrainvillea*, *Cladocephalus*, *Halimeda* et *Rhipilia*.

Hillis-Colinvaux (1980) confirme la distinction des Udoteaceae au sein des Caulerpales à partir de ces travaux sur les plastes, l'histoire de vie, la chimie des parois cellulaires ou encore la présence de systèmes concentriques lamellaires. Toutefois, la famille, incluant le genre *Halimeda*, porte alors, par règle d'antériorité, le nom de Halimedaceae créé par Link (1832) et les deux termes Halimedaceae et Udoteaceae sont utilisés simultanément et portent à confusion. Finalement, la situation s'éclaircit avec le positionnement du genre *Halimeda* dans sa propre famille monogénérique Halimedaceae par Silva (1980) et la famille Udoteaceae est restaurée pour les autres genres.

La taxonomie de la famille a ensuite été enrichie par des études morphologiques et anatomiques (Ernst, 1904 ; Farghaly, 1980 ; Gepp et Gepp, 1911 ; Littler et Littler, 1990a). Au fil du temps, divers critères morphologiques ont été proposés pour classer les Udoteaceae. Les travaux de référence de Gepp et Gepp (1911) prenaient en considération :

- la calcification (présence ou absence)

À partir de ce critère, les auteurs établissent un groupe « Udoteae » composé des genres calcifiés et un second « Flabellarieae » regroupant les genres non calcifiés. Ces deux groupes réunissent la majorité des membres d'Udoteaceae tels que reconnus actuellement et proviendraient respectivement d'ancêtres calcifié et non calcifié. Cette hypothèse sera réfutée par les analyses phylogénétiques qui mettront en évidence la présence dans un même groupe de genres calcifiés (*Udotea*, *Penicillus*, *Rhipocephalus*, etc.) et de quelques genres non calcifiés comme *Boodleopsis* et *Chlorodesmis* (Kooistra et al., 2002; Lam and Zechman, 2006; Curtis et al., 2008) ;

- le type de calcification : (1) gaine calcaire autour des siphons qui peuvent être libres ou bien soudés ou (2) dépôt calcaire au niveau des appendices des siphons, formant un ensemble cohérent ; les extrémités des appendices ne sont pas calcifiées et forment une discontinuité dans la calcification appelée « fenêtres » (cf. plus bas) ;
- le type de ramification des siphons (dichotomie, trichotomie, ou verticilles) ;
- le type de croissances latérales (papilles ou courtes proéminences ; vraies excroissances latérales ou appendices pédonculés ; branches pseudo-latérales, filaments pseudo-conjuguant) ;
- la forme générale ;
- le mode de croissance ;
- les constriction au niveau des ramifications dichotomiques des siphons ;
- la présence de pores ou « fenêtres » à la surface des siphons.

Farghaly (1980) propose des critères supplémentaires tels que :

- la liberté ou la coalescence des filaments ;
- la présence ou non de digitation aux extrémités des appendices
 La signification du terme « appendice » varie selon les auteurs, mais la plupart du temps, les protubérances ne sont pas différenciées des structures secondaires plus développées et correspondant aux appendices « vrais » ;
- la présence ou absence de cortication.

D'autres critères sont utilisés plus rarement, comme la présence de pyrénoides, la ramification des siphons (dichotomies ou trichotomies), la présence d'épaississement de la paroi des siphons ou encore l'épaisseur de la lame (mono ou pluristromatique). Depuis, la ramification des siphons ainsi que la présence de constriction supra-dichotomiques ont été associées à la vitesse et au rythme de ramification, correspondant à des phases d'arrêt ou de reprises de croissance (Farghaly, 1980).

Toutefois, les classifications proposées ne font pas consensus, certains genres ou espèces aux formes simples étant considérés comme des formes juvéniles d'autres taxons de structures plus complexes. De même, ces auteurs soulignent une disproportion dans la variabilité morphologique relative aux différents genres et l'identifient comme un déséquilibre dans la délimitation des taxons. Par exemple, une forte diversité morphologique est comprises au sein du genre *Udotea* alors que plusieurs autres genres, comme *Penicillus* ou *Rhipocephalus*, présentent des formes moins variables (Farghaly, 1980, Kooistra, 2002).

Les limites morphologiques sont alors considérées comme floues et cela se traduit phylogénétiquement, avec des genres *Penicillus* et *Rhipocephalus* qui se branchent au sein de plusieurs espèces d'*Udotea*. En effet, *Penicillus* peut être assimilé à une *Udotea* dont les siphons de la lame auraient perdu leur adhérence et *Rhipocephalus* à une *Udotea* composée de multiples lames disposées en spirale (Kooistra, 2002) ou encore à un ensemble de lames de type *Rhipidosiphon* (Littler et Littler, 1990a). Finalement, les différences morphologiques jugées comme importantes ne résultent que de mineures variations anatomiques (Kooistra, 2002).

Il est un fait que plusieurs descriptions d'espèces sont vagues ou ambiguës et conduisent à différentes interprétations morphologiques. Ainsi, *Udotea fibrosa* dont la fronde est composée de siphons qui n'adhèrent que sur une partie seulement de leur longueur (Littler et Littler, 1990a), peut être vue soit comme un pinceau plat mimant une lame, soit comme une lame ressemblant à un

pinceau. Pourtant ces termes de morphologies externes sont essentiels pour définir et distinguer les genres *Penicillus* et *Udotea*. Cette difficulté de rattacher une espèce à un genre est également retrouvée pour *Rhipocephalus oblongus*, qui pourrait tout aussi bien correspondre à un *Penicillus* par sa morphologie externe.

Ainsi, Kooistra (2002) propose de placer toutes les espèces d'*Udotea*, *Penicillus* et *Rhipocephalus* dans un seul et même genre ou alternativement, d'utiliser les structures reproductives et les gamètes pour construire une taxonomie plus adéquate.

En effet, les cycles de vie et la reproduction ont été étudiés à travers les études de Meinesz (1980a) ou de Vroom et al. (1998) qui ont réalisé une analyse cladistique basée sur des caractères morphologiques, anatomiques et reproductifs. Cette dernière étude met en avant que les traits d'histoire de vie et reproductifs (forme des gamétocystes, la taille des macrogamètes) apparaissent plus performants que les critères morphologiques pour délimiter les groupes naturels.

Au fur et à mesure des études phylogénétiques, certains genres ont été transférés ou transformés en familles propres. Le genre *Pseudocodium* est transféré dans sa propre famille Pseudocodiaceae (Hillis-Colinvaux, 1984). Les genres *Avrainvillea* et *Cladocephalus* sont séparés de la famille suite à l'étude phylogénétique de Curtis et al. (2008) et rejoignent le genre *Dichotomosiphon* dans la famille Dichotomosiphonaceae G.M. Smith. Les genres *Rhipilia* et *Rhipiliopsis* sont transférés dans la nouvelle famille Rhipiliaceae Dragastan, D.K.Richter, Kube, Popa, Sarbu & Ciugulea (Dragastan et Richter, 1999) suite à l'étude moléculaire de Verbruggen et al. (2009a). Quant aux genres *Pseudochlorodesmis* et *Siphonogramen* (complexe PS), ils sont considérés comme formant des lignées multiples au sein des Halimedineae et leur positionnement au sein des Udoteaceae est remis en question (Verbruggen et al., 2009b). Enfin, certaines études récentes placent *Tydemanina* comme lignée sœur des Pseudocodiaceae (Verbruggen et al., 2009a et b), mais aucun transfert taxonomique n'a été proposé.

Les analyses phylogénétiques réalisées sur la famille Udoteaceae « réduite » par Kooistra (2002) à partir de marqueurs nucléaires (nrDNA) mettent en avant la polyphylie de plusieurs genres (*Udotea*, *Penicillus* et *Chlorodesmis*) conservés au sein des Udoteaceae et l'auteur indique que ces groupes génériques actuellement délimités sur une base morphologique ne définissent pas des groupes naturels.

Cela a ensuite été confirmé à travers les études de Lam et Zechman (2006) et de Coppejans et al. (2011) avec le marqueur chloroplastique *rbcl*, ainsi que par celle de Curtis et al. (2008) qui met également en évidence la non-monophylie du genre *Rhipocephalus*, ou encore avec les études basées sur des matrices multimarqueurs (chloroplastiques et nucléaires) (Verbruggen et al., 2009a et b ; Lagourgue et al., 2018).

Toutefois, de fortes lacunes génétiques persistent au niveau spécifique au sein des Udoteaceae, et la plupart des espèces sont décrites à partir de la morphologie seule et ne disposent pas de données moléculaires associées.

Un effort d'échantillonnage et de séquençage ainsi que la révision en profondeur des critères de classification morphologique s'avèrent nécessaires pour résoudre les conflits taxonomiques au niveau générique et mieux évaluer la diversité au sein de ces genres.

1. b. Le genre *Chlorodesmis* Harvey et Bailey, 1851

Le genre *Chlorodesmis* a été créé par Harvey et Bailey (1851) pour accommoder des spécimens récoltés aux îles Fidji durant l'Expédition américaine Wilkes (1838 à 1842). Le synopsis du genre proposé par Gepp et Gepp (1911) est le suivant :

« Plant uncalcified, green, tufted, composed of free filaments distantly dichotomously branched, filaments arising from a densely felted base, with upper dichotomies distant, upper constrictions either all asymmetric above each dichotomy, or all symmetric ».

L'espèce type, *C. comosa* fut ensuite placée en synonyme de *C. fastigiata* C. Agardh Ducker (1969).

Le genre *Chlorodesmis* est composé de dix espèces actuellement valides (Guiry et Guiry, 2019) et présentées en tableau 3.

Cependant, Fargaly (1980) a proposé, sans que cela ne soit jamais officialisé, de placer *C. hildebrandtii* comme synonyme de *C. major* et *C. papenfussi* comme une forme de *C. baculifera*. De plus, Fargaly (1980) a décrit une nouvelle espèce, *C. penicillata* à partir d'un échantillon récolté en Nouvelle-Calédonie en 1961, mais cette dernière n'a jamais été validée pour cause d'absence de diagnose en latin ne satisfaisant pas l'article 36.2 du code international de nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes (CIN)³.

Les critères morphologiques utilisés pour différencier les espèces de *Chlorodesmis* sont la forme des dichotomies, le diamètre des siphons, ainsi que la présence ou l'absence de cristaux. La forme et l'aspect général du thalle ont également été proposés (Fargaly, 1980).

Le genre est principalement observé dans les régions tropicales et subtropicales avec quelques espèces relevées dans des régions tempérées.

La reproduction du genre *Chlorodesmis*, encore mal connue, a été observée chez *C. baculifera* (Ducker, 1965) et correspond à la différenciation des extrémités des filaments en gamétocystes composés de branches fertiles disposées autour d'un siphon central et contenant des gamètes biglagellés, similaires à ceux observés chez *Halimeda*. L'espèce *C. fastigiata* possède des gamétocystes plus simples formés par la partie distale des siphons terminaux ramifiés ou non (Sonder, 1971 ; Ducker, 1965 et 1967). Néanmoins, certains auteurs soutiennent que d'autres espèces de *Chlorodesmis* pourraient être des phases juvéniles d'autres espèces à morphologie plus complexe (Meinesz, 1980a ; Kooistra, 2002).

Le genre *Chlorodesmis* est révélé polyphylétique à travers l'étude de phylogénie moléculaire de Kooistra (2002) basée sur les marqueurs nucléaires, et intégrant les deux espèces *C. fastigiata* et *C. caespitosa*.

Les études suivantes ne considéraient qu'une seule espèce de *Chlorodesmis*, et n'ont pu confirmer cette observation.

³ Pour cette même raison, les différentes propositions taxonomiques de Fargaly (1980) qui seront évoquées par la suite, que ce soit à l'échelle spécifique comme générique, n'ont jamais été validées.

Tableau 3 : Espèces du genre *Chlorodesmis* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCES	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIMEN TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>C. baculifera</i>	(J. Agardh) S. C. Ducker, 1966	Port Philip Heads, Victoria, Australie	LD n° 14898, Herb. Alg. Agardh	Sud de l'Australie	<u>Basionyme</u> : <i>Bryopsis baculifera</i> J. Agardh, 1887 <u>Synonymes</u> : <i>Cladophoropsis bulbosa</i> Womersley, 1955; <i>Chlorodesmis bulbosa</i> (Womersley) Ducker, 1965
<i>C. caespitosa</i>	J. Agardh, 1887	Colombo, Sri Lanka	LD n° 15655 Coll. W. Ferguson n° 110 BM000516010	Amérique centrale (Costa Rica, Mexique (Pacifique), Panama), Kenya, Maroc, Somalie, Asie (Inde, Oman, Sri Lanka, Chine, Japon, Corée, Mer de Chine du Sud, Taïwan, île Yonaguni, Philippines), Papouasie Nouvelle-Guinée, Queensland, Polynésie centrale, États fédérés de Micronésie, Guam, Hawaï, îles Mariannes, Nouvelle-Calédonie	<u>Synonymes</u> : <i>Avrainvillea caespitosa</i> (J. Agardh) G. Murray & Boodle, 1889 ; <i>Rhipidodesmis caespitosa</i> (J. Agardh) A. Gepp & E. Gepp, 1911 ; <i>Chlorodesmis formosana</i> Yamada, 1925
<i>C. dotyi</i>	Trono, 1971	Île de Mokil, îles Carolines (Micronésie)	BISCH D15183	Îles de Caroline, États fédérés de Micronésie	
<i>C. fastigiata</i> *	(C. Agardh) S.C. Ducker, 1969	Îles Mariannes (Micronésie)	LD n° 15661, Herb. Alg. Agardh (LD)	Asie (Taiwan, Japon, Taiwan, Indonésie, Oman, Mer de Chine du Sud, Corée, Philippines), Ouest océan Indien (Kenya, Mozambique, Tanzanie, îles Aldabra, Seychelles, île Guadalupe, îles de la Société, Queensland, Samoa, Polynésie centrale, Fidji, États fédérés de Micronésie, Polynésie française, Guam, îles Mariannes, îles Salomon, Nouvelle-Calédonie, République de Palau	<u>Basionyme</u> : <i>Vaucheria fastigiata</i> C. Agardh, 1824 <u>Synonymes</u> : <i>C. comosa</i> * Harvey et Bailey, 1851, espèce type du genre ; <i>Avrainvillea comosa</i> (Harvey & Bailey) G. Murray & Boodle, 1889
<i>C. haterumana</i>	Takana & Itono, 1973	Île de Hateruma, archipel des Ryūkyū (Japon)	HI19731 (Herbarium of the Faculty of Fisheries, Kagoshima Univ)	Japon	

<i>C. hildebrandtii</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Johanna, Pomona, Domoni on, île de Ndzouani (Anjouan, Comores)	BM000516011 (coll. J. M. Hildebrandt, #1895)	Amérique centrale (Costa Rica, El Salvador, Mexique, Mexico (Pacifique)), îles Galápagos, Ouest océan Indien (Kenya, Madagascar, Afrique du Sud, Tanzanie, Comores, Mayotte, Maldives, Réunion, Seychelles), Asie (Gao, Inde, Yémen, Chine, Mer de Chine du Sud, Indonésie, Philippines, Singapour, Thaïlande, Vietnam), Papouasie Nouvelle-Guinée, Queensland, Polynésie centrale, États fédérés de Micronésie, Fidji, Hawaï, Guam, îles Mariannes	Farghaly propose de placer l'espèce en synonyme de <i>C. major</i>
<i>C. major</i>	Zanardini, 1874	Île de Lord Howe (Australie)	NA	Kenya, Madagascar Mozambique, Philippines, Fidji, Queensland, Nouvelle-Galles-du-Sud, île de Lord Howe	<u>Synonyme</u> : <i>Chlorodesmis torresiensis</i> Taylor, 1945
<i>C. mexicana</i>	W.R. Taylor, 1945	Braithwaite Bay, I. Soccoro, Is. Revilla Ggedo,	W. R. Taylor no. 34-24B: MICH1306240	Mexique (Pacifique), Le Salvador, Équateur	Ducker propose de placer l'espèce en synonymie de <i>C. caespitosa</i>
<i>C. papenfussii</i>	S. C. Ducker, 1969	Île de Romia <i>archipel</i> des <i>Dahlak</i> (Érythrée, Mer Rouge)	UC E62/20 184 (isotype : BM000516012)	Mer Rouge	Farghaly propose de placer l'espèce sous une forme de <i>C. baculifera</i>
<i>C. sinensis</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1978	NA	NA	Chine	

1.c. Le genre *Udotea* J. V. Lamouroux, 1812

La première référence à un spécimen du genre est attribuée à Sloane (1707) qui enregistre une *Udotea flabellum* comme une *Padina pavonia* à l'herbier national de la Jamaïque. Ellis et Solander (1786) décrivent également deux espèces du genre, *U. flabellum* et *U. conglutinata*, dans leur National History of Zoophytes, mais les placent dans le genre *Corallina*. Ce n'est qu'en 1812 que Lamouroux crée le genre *Udotea*, mais le place dans les Corallinae, qu'il décrit comme une famille de « Polypiers coralligènes non entièrement pierreux » (Lamouroux, 1812). En parallèle, le genre *Flabellaria* est créé par Lamarck (1813) dans son travail « Sur les Polypiers empâtés » pour y intégrer, entre autres, *Corallina flabellum* Ellis et Solander sous le nom de *Flabellaria pavonia* Lamarck (1813), que Lamouroux (1816) déclarera synonyme de *U. flabellata*, changeant alors l'épithète. Cette dernière est corrigée par Howe (1904) qui restaure *Udotea flabellum*. Entre temps, Decaisne (1842) enrichit le genre avec quatre autres espèces : *U. cyathiformis*, *U. desfontainii*, *U. fontanesii* et *U. palmetta*. Dans leur monographie Gepp et Gepp (1911) décrivent sept nouvelles espèces collectées durant l'expédition Siboga. Littler et Littler (1990a) complètent avec dix nouvelles espèces de la zone Ouest Atlantique tropicale (voir également l'étude de Collados-Vides et al., 2009).

La morphologie du genre *Udotea* est résumée ainsi par Gepp et Gepp (1911):

« Plant calcified, generally flabellate, rarely excentrically subinfundibuliforme, stipitate. Stipes slender, either monosiphonous, or compound and corticated. Frond monostromatic, distromatic or pluriseriate, uncorticated or corticated, composed of filaments radiating from stipes to margin a) either contiguously subparallel, thinly calcified, and not emitting lateral appendages or b) emitting acute or obtuse or truncate papillae, or c) medullary filaments separated from one another and emitting more or less abundant simple or divided lateral (or pseudolateral) branchlets or protuberances, which are acute, capitate or digitately decomposed, and serve either to hold the filaments together or to form a cortex, thickly calcified. Constrictions even or uneven ».

Différents critères morphologiques ont été proposés pour classier les différentes espèces d'*Udotea*. Au niveau de la lame, les critères correspondent à : la forme de la fronde et sa structure (mono ou pluristromatique), l'aspect des siphons de la fronde (libres ou soudés, simples ou avec des appendices), la présence ou l'absence de cortication, le degré de calcification (Nizamuddin, 1963) et la présence ou l'absence de pores sur la surface calcifiée des siphons (Gepp et Gepp, 1911), le type de ramification des siphons (dichotomies, trichotomies) (Nizamuddin, 1963), ou encore la présence de fusion entre les siphons (Gepp et Gepp, 1911). Au niveau du stipe, différentes caractéristiques sont également soulignées pour différencier les espèces, à savoir si ce dernier est monosiphonné ou plurisiphonné, branché ou non ou encore la forme des appendices des siphons du stipe (Gepp et Gepp, 1911). La forme de masse rhizoïdale est également prise en considération de même que le contenu des siphons, et notamment la répartition des photosynthétats (amidon).

Chez le genre *Udotea*, des similarités morphologiques ont été mises en évidence entre des espèces atlantiques et celles de l'Indo-Pacifique, qui sont considérées comme espèces-sœurs. Elles se différencieraient principalement, voire uniquement, par le type de constrictions au-dessus des dichotomies qui sont symétriques pour les premières et asymétriques chez les secondes (Gepp et Gepp, 1911, Littler et Littler, 1990a).

Plusieurs classifications des espèces d'*Udotea* ont été proposées sur la base morphologique, afin de rendre compte de la diversité du genre. Elles sont présentées en tableau 4. Certaines congruences entre les groupes morphologiques proposés par les différents auteurs apparaissent : Agardh (1887) classe les espèces en quatre groupes, de même que Gepp et Gepp (1911), mais avec quelques variantes entre leur classification respective, tandis que Nizamuddin (1963) considère cinq grands groupes, classification reprise par Farghaly (1980) puis par Littler et Littler (1990a) pour la région des Caraïbes. Ces derniers concluent cependant, à partir de leur analyse cladistique, que le genre est monophylétique et que cette subdivision n'est pas pertinente (Littler et Littler, 1990a). Finalement, Dragastan et al. (1997) reconsidèrent trois grands groupes en se basant sur la cortication des espèces. Ainsi, les caractères morphologiques majeurs qui ressortent de ces différentes classifications sont la cortication, le type de structures secondaires (appendices, protubérances, etc.) voire la forme des apex de ces dernières.

Cependant, ces différentes propositions de subdivision du genre, basées sur la morphologie, n'ont jamais été validées taxonomiquement et le genre *Udotea* est actuellement composé de 34 espèces détaillées en tableau 5.

Le genre est pantropical et certaines espèces, comme *U. flabellum*, apparaissent cosmopolites d'après les données de distributions reportées. Un intérêt particulier sera donc porté à ces espèces et à leur aire de répartition afin de vérifier ce statut.

Le cycle de vie et la reproduction ont pu être observés chez certaines espèces d'*Udotea*. Les gamétocystes issus de siphons spécialisés ont été observés sur la marge de la lame. Ils sont de forme allongée et de plus gros diamètre, ramifiés ou non. Certains présentent une paroi cellulaire très fine (*U. indica* (Nizamuddin, 1963), *Udotea conglutinata* (Littler and Littler, 1990a)), d'autres des parois plus épaisses que pour le reste des siphons (*U. cyathiformis* (Phillips, 1957), *Udotea orientalis* (Moorjani, 1969)). Les gamètes ont également été observés, sous forme de microgamètes biflagelles chez *U. flabellum* ou plus larges et avec de nombreux flagelles chez *U. abbottiorum* et *U. cyathiformis* (Meinesz ; 1980a, Clifton et Clifton, 1999). Un processus de reproduction asexuée, par propagation clonale, a également été observé en culture, avec des extensions végétatives depuis un rhizoïde fin et translucide ou depuis le système rhizomateux (Hillis-Colinvaux, 1968).

D'un point de phylogénétique, le genre *Udotea* apparaît polyphylétique dans la majorité des études intégrant plusieurs espèces et quels que soient les marqueurs considérés (nucléaires (Kooistra, 2002), chloroplastiques (Lam et Zechman, 2006, Curtis et al., 2008, Coppejans et al., 2011), ou les deux (Verbruggen et al. 2009a et b, Lagourgue et al., 2018)).

Ainsi, la volonté de séparer le genre *Udotea* en différents sous-groupes sur une base morphologique par certains auteurs et, en parallèle, l'observation de la polyphylie du genre nous pousse à prendre en considération, dans le cadre de cette étude, et notamment dans un but d'une révision taxonomique du genre, ces différentes subdivisions du genre et les critères morphologiques associés

Tableau 4 : Différentes propositions de subdivision du genre *Udotea*, critères utilisés et espèces associées (lorsque précisé). Pour une meilleure compréhension, les noms d'espèces indiqués ci-dessous sont ceux actuellement valides, mais ces dernières figuraient parfois sous d'autres épithètes dans les études en question (notamment celle de J. Agardh).

J. AGARDH (1887)	GEPP et GEPP (1911)	NIZAMUDDIN (1963)	FARGHALY (1980)	LITTLER et LITTLER (1990) (région des Caraïbes)	DRAGASTAN et al. (1997)
Groupe « Fibuliferae » : <i>Flabellia petiolata</i> et <i>Rhipiliopsis peltata</i>	Appendices sur les siphons de la lame verticillés, opposés ou aléatoires : <i>U. argentea</i> , <i>U. flabellum</i> , <i>U. occidentalis</i> , <i>U. verticillosa</i> , <i>U. wilsonii</i> provenant des formes primitives, <i>U. subpapillata</i> et <i>U. papillosa</i> , elles-mêmes issues d'un ancêtre similaire à <i>U. javensis</i>	Lame non cortiquée	Groupe « Rhipidosiphon » <i>Rhipidosiphon</i> spp., <i>U. cyathiformis</i> , <i>U. glaucescens</i> , <i>U. orientalis</i> <i>U. conglutinata</i> , <i>U. explanata</i>	Groupe « Unistratea » Lame monostromatique ; stipe partiellement cortiqué : <i>U. javensis</i> , <i>U. glaucescens</i>	Groupe « non-cortiqué » : Siphons cylindriques dénudés et entourés d'une gaine calcaire avec ou sans pores : <i>U. unistratea</i> , <i>U. caribaea</i> , <i>U. conglutinata</i> , <i>U. cyathiformis</i> , <i>U. luna</i> , <i>U. looensis</i>
Groupe « Palmettae » Formes simples avec stipe non cortiqué ou partiellement : <i>U. glaucescens</i>, <i>U. orientalis</i>, <i>U. cyathiformis</i>	Siphons de la lame dénudés ou avec des appendices simples ou peu ramifiés, unilatéraux et seulement sur les siphons extérieurs et exposés : <i>U. orientalis</i> , <i>U. palmetta</i> et <i>U. indica</i> provenant d'un ancêtre similaire à <i>U. glaucescens</i>	Cortex partiel (papillae)	Groupe « Descainella » <i>U. palmetta</i> , <i>U. papillosa</i> , <i>U. indica</i>	Groupe « Conglutinata » Apex émoussés sur les appendices du stipe ; cortex absent ou partiel : <i>U. abbottiorum</i> , <i>U. caribaea</i> , <i>U. conglutinata</i> , <i>U. cyathiformis</i> , <i>U. fibrosa</i> , <i>U. looensis</i> , <i>U. luna</i>	
Groupe « Incrustatae » Stipe cortiqué, siphons dénudés : <i>U. conglutinata</i>	Siphons dénudés et stipe complètement cortiqué : <i>U. cyathiformis</i> , <i>U. explanata</i> , <i>U. conglutinata</i>	Lame partiellement cortiquée et apex pointus	Groupe « Howella » <i>U. spinulosa</i> , <i>U. verticillosa</i>	Groupe « Verticillosa » Siphons partiellement cortiqués ; apex pointus ou fuselés sur les appendices du stipe : <i>U. spinulosa</i> , <i>U. verticillata</i>	Groupe « Partiellement cortiqué » Appendices latéraux disposés de manière variable, opposés ou verticillés jusqu'à la marge <i>U. goreau</i> , <i>U. spinulosa</i> , <i>U. verticillosa</i> , <i>U. wilsonii</i>
Groupe « Corticatae » Espèces complètement cortiquées : <i>U. flabellum</i>	Appendices pédicellés, très ramifiés, unilatéraux sur la face exposée des siphons : <i>U. spinulosa</i> depuis un ancêtre similaire à <i>U. conglutinata</i>	Lame complètement cortiquée	Groupe « Udotea » <i>U. flabellum</i> , <i>U. argentea</i> , <i>U. occidentalis</i>	Groupe « Flabellum » Cortex complet : <i>U. dixonii</i> , <i>U. dotyi</i> , <i>U. flabellum</i> , <i>U. norrisii</i> , and <i>U. occidentalis</i>	Groupe « Complètement cortiqué » Medulla et cortex complet développé : <i>U. flabellum</i>
		Nombreuses lames rayonnant autour d'un axe	Groupe « Geppina » <i>U. wilsonii</i>	Groupe « Wilsonii » Partiellement cortiqué ; apex des appendices émoussés (lame et stipe) : <i>U. wilsonii</i> , <i>U. goreau</i>	

Tableau 5 : Espèces du genre *Udotea* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIMEN TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>U. abbottiorum</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Floride	US-30596	Bermudes, Floride, Mexique, Cuba, Porto Rico, Belize, Panama, Colombie, îles Caraïbes	
<i>U. argentea</i>	Zanardini, 1858	Suez, Égypte	NA	Egypte, Madagascar, île Maurice, Soudan, Tanzanie, îles Amirantes, Seychelles, Cargados Carajos, Japon, Mer de Chine du sud, Taïwan, Indonésie, Philippines, Singapour, Vietnam, Papouasie Nouvelle-Guinée, Queensland, ouest de l'Australie, États fédérés de Micronésie, Guam, Palau, île Salomon, île Marianne, Nouvelle-Calédonie	
<i>U. caribaea</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Belize	US-30615	Cuba, Belize, Bermudes, Panama, Porto Rico, îles Caraïbes, Brésil, Inde	
<i>U. conglutinata</i>	(J. Ellis & Solander) J.V. Lamouroux, 1816	Bahamas	NA	Bahamas, Bermudes, Panama, Mexique, Porto Rico, Floride, îles Caraïbes, Brésil, Colombie, Venezuela, Indonésie	<u>Basionyme</u> : <i>Corallina conglutinata</i> J. Ellis & Solander, 1786
<i>U. cyathiformis</i>	Descaigne 1842	Guadeloupe (Petites Antilles)	US-14055	Atlantique Ouest tropical (Bermudes, Floride, Texas, Caroline du Nord, Belize, Panama, îles Caraïbes, Brésil, Venezuela), Mer de Chine du Sud	
<i>U. cyathiformis</i> f. <i>infundibulum</i>	(J. Agardh) D.S. Littler & Littler, 1990	Antilles	LD-15733	Floride, Antilles, Belize, Honduras	<u>Basionyme</u> : <i>Udotea infundibulum</i> J. Agardh, 1887
<i>U. cyathiformis</i> f. <i>sublittoralis</i>	(W.R. Taylor) D.S. Littler & Littler, 1990	Floride	MICH-8845	Bahamas, Porto Rico, Floride, Petites Antilles	<u>Basionyme</u> : <i>Udotea sublittoralis</i> W.R. Taylor, 1928
<i>U. cyathiformis</i> var. <i>flabellifolia</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Panama	US-96439	Atlantique de l'Ouest tropical	
<i>U. dixonii</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Belize	US-30598	Floride, Haïti, Porto Rico, îles Caraïbes, Cuba Golfe du Mexique, Belize, Nicaragua, Panama, Brésil, Venezuela	

<i>U. dotyi</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Grenadines (Petites Antilles)	US-30600	Haïti, Cuba, Petites Antilles, Honduras, Panama	
<i>U. explanata</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Celèbes ; Golf d'Arabie	NA	Indonésie	
<i>U. fibrosa</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Bélize	US-30602	Jamaïque, Haïti, Cuba, îles Caraïbes, Bélize	
<i>U. flabellum*</i>	(J. Ellis & Solander) M. Howe, 1904	Antilles	NA	Îles Caraïbes, Floride, Bermudes, Mexique, Texas, Bélize, Panama, Brésil, Colombie, Venezuela, Cap Vert, Caroline du Nord, Kenya, île Maurice, Somalie, Tanzanie, Seychelles, Inde, Mer Rouge, Asie du sud-est et du sud-ouest, Mer de Chine du sud, Chine, Queensland, Australie de l'Ouest	<u>Basionyme</u> : <i>Corallina flabellum</i> , Ellis & Solander, 1786 <u>Synonymes</u> : <i>Udotea flabella</i> J.V. Lamouroux, 1816 <i>Udotea halimeda</i> Kützing, 1849
<i>U. fragilifolia</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1975	Xisha Islands, Guangdong Province, Chine	NA	Chine, Taiwan	
<i>U. glaucescens</i>	Harvey ex J. Agardh, 1887	Tonga		Madagascar, Tanzanie, Caragados Carajos (Maurice), Japon, Mer de Chine du Sud, Indonésie, Philippines, Singapour, Papouasie Nouvelle-Guinée, Queensland, Australie de l'Ouest, Fidji	<u>Synonyme</u> : <i>Rhipidosiphon glaucescens</i> (Harvey ex. J. Agardh) Farghaly, 1980
<i>U. geppiorum</i>	Yamada, 1930	Palau, îles Caroline		Mer de Chine du Sud ; Indonésie, Philippines, Polynésie française, États fédérés de Micronésie, Guam, Palau, îles Mariannes, Nouvelle-Calédonie, Fidji	
<i>U. goreau</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Jamaïque	NY, Goreau-23a	Jamaïque, Porto Rico, Cuba	
<i>U. indica</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Karachi, Pakistan	BM000515946	Kenya, Madagascar, Mozambique, Somalie, Inde, Oman, Pakistan, Yémen, Mer de Chine du Sud, Philippines, îles Marshall, États Fédérés de Micronésie	
<i>U. kuetzingii</i>	De Toni, 1889	Mer d'Arabie			<u>Synonyme</u> : <i>Flabellaria palmetta</i> Kützing, 1858
<i>U. looensis</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Floride	US-30604	Bahamas, Floride, Bélize, Honduras, Panama	
<i>U. luna</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Floride	US-30606	Bahamas, Floride, Bélize	

<i>U. norrisii</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Bahamas	US-30609	Bahamas	
<i>U. occidentalis</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	St-Thomas, îles Vierges	XIII-12, BM000515950	Bahamas, Floride, Porto Rico, îles Vierges, Bêlize, Brésil	
<i>U. orientalis</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Indonésie ; Philippine (syntype)		Océan Indien (Kenya, Madagascar, Somalie, Mozambique, Afrique du Sud, Tanzanie, îles Amirantes, Seychelles, Cargados Carajos, Maldives), Inde, Japon, Mer de Chine du sud, Taïwan, île Yonugani, Indonésie, Philippines, Vietnam, Asie, îles Pacifique, États fédérés de Micronésie, Fidji, île Marshall, Nouvelle-Calédonie	<u>Synonyme</u> : <i>Rhipidosiphon orientalis</i> (Gepp & Gepp) Farghaly ,1980
<i>U. palmetta</i>	Decaisne, 1842	Cargodos Carajos (Maurice), océan Indien Ouest		Île Maurice, Tanzanie, îles Amirantes, Cargados Carajos, île Rodrigues, golf Persique, Yémen, Polynésie française, États fédérés de Micronésie, île Marianne	<u>Synonyme</u> : <i>Decaisnella palmetta</i> (Decaine) Farghaly, 1980
<i>U. papillosa</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Indonésie		Indonésie, Mer de Chine	<u>Synonyme</u> : <i>Decaisnella papillosa</i> (Gepp & Gepp) Farghaly, 1980
<i>U. polychotomis</i>	Cordero, 1975	îles Caroline	MSD 21342	Philippines, îles Caroline, États fédérés de Micronésie	
<i>U. reniformis</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1975	Xisha Islands, Guangdong Province, Chine	NA	Chine	
<i>U. spinulosa f. spinulosa</i>	M. Howe, 1909	Bahamas	NY-Howe-3272	Bahamas, Floride, Cuba, Porto Rico, îles Vierges, Mexique (Est)	
<i>U. spinulosa f. palmettoidea</i>	A. Gepp & E.S. Gepp 1911	St-Thomas, îles Vierges	BM	Bahamas, îles Vierges	
<i>U. tenax</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1975	Xisha Islands, Guangdong Province, Chine	NA	Chine	
<i>U. tenuifolia</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1975	Xisha Islands, Guangdong Province, Chine	NA	Chine	

<i>U. unistratea</i>	D.S. Littler & Littler, 1990	Bélice	11997, BM000769869	Floride, Bélice, Jamaïque, Bahamas, îles Vierges
<i>U. velutina</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1975	Xisha Islands, Guangdong Province, Chine	NA	Chine
<i>U. verticillosa</i>	A. Gepp & E.S. Gepp 1909	St Thomas, îles Vierges	XIII-13, BM000515951, BM001045863	Bahamas, îles Vierges
<i>U. wilsonii</i>	A. Gepp, E.S. Gepp & M. Howe, 1911	Bahamas	Howe-7968, BM000769867, BM000769868	Bermuda, Floride, Bahamas, Cay Sal Banks, Cuba, Bélice, Panama
<i>U. xishaensis</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1975	Xisha Islands, Guangdong Province, Chine	NA	Chine
<i>U. yamadae</i>	Tanaka & Itono, 1977	Hateruma island, Okinawa, Japan	HI 19764, Faculté des Sciences, Université de Kagoshima	Sud du Japon

1.d. Le genre *Tydemania*, Weber van bosse, 1901

Le genre *Tydemania* a été créé par Weber van Bosse en 1901 pour décrire l'espèce *Tydemania expeditionis*, à partir de spécimens récoltés durant l'expédition Siboga (1898-1900). La diagnose du genre est la suivante :

« Thalle incruste de calcaire, composée d'un axe cylindrique simple ou ramifié, portant des branches réunies en glomérules superposés ou rarement disposés en éventail. Branches se divisant par dichotomies répétées en directions alternées en ramules très étalés, enchevêtrés, formant un glomérule dense, ou branches se divisant par dichotomies répétées en une seule direction en ramules érigés, conglutines, en forme d'éventail. Fructification inconnue. », Weber van Bosse (1901).

Une deuxième espèce, *Tydemania gardineri*, est créée par Gepp et Gepp (1911), en hommage au collecteur, J. S. Gardiner. Cette espèce diffère de la première par l'absence de glomérules. Nasr (1939) décrit une troisième espèce collectée en Mer rouge, *T. mabahithae* qui se caractérise par la présence de glomérules et l'absence de flabellules.

Les espèces *T. gardineri* et *T. mabahithae* sont placées en synonymie de *T. expeditionis* par Meinesz (1981) qui, se basant sur du matériel collecté en Mer rouge ainsi que sur les observations de Gilmartin (1966), déclare que les trois morphologies ne correspondent en réalité qu'à une seule et même espèce, et sont dues à des variations géographiques et environnementales.

La répartition géographique du genre *Tydemania* est strictement Indo-Pacifique (s'étend jusqu'à la Mer Rouge dans sa limite ouest).

La diagnose de *T. expeditionis* est identique à celle du genre, de même que sa distribution géographique.

1.e. Le genre *Rhipidosiphon* Montagne, 1842

Le genre *Rhipidosiphon* a été créé par Montagne en 1842 avec la découverte de l'espèce type *R. javensis*. L'espèce a ensuite été transférée sous le genre *Udotea* par Gepp & Gepp (1904). Le genre *Rhipidosiphon* ne sera réinstauré que plus tard par Littler et Littler (1990b) à partir d'un spécimen découvert au BM et provenant des Caraïbes. La résurrection du genre est motivée par la présence d'un stipe monosiphonné et partiellement calcifié, tandis que les espèces du genre *Udotea* (incluant les spécimens juvéniles) ont un stipe multisiphonné et/ou cortiqué, et complètement calcifié (Littler et Littler, 1990b). Le spécimen présente les caractéristiques du genre proposé par Montagne mais se distingue au niveau spécifique. Les auteurs le décrivent alors comme *R. floridensis*, deuxième espèce du genre. La diagnose du genre est :

« Upright, Monosiphonous, partially calcified, uncorticated stipe, fine hyaline rhizoids and a fan-shaped, calcified, unistratose, terminal blade. The blades are composed of dichotomously branched siphons which do not anastomose, but their calcified sheath are frequently fused so that no demarcation are shown », Littler and Littler (1990b).

Tandis que *R. javensis* est signalé dans l'Indo-Pacifique, *R. floridensis* n'a été observée que dans la région des Caraïbes et est présentée comme son espèce « sœur ». Les deux espèces sont morphologiquement très proches, seule la disposition symétrique des constriction chez *R. floridensis* la différencie de celle asymétrique chez l'espèce type.

Une troisième espèce est décrite en par Coppejans et al. (2011), *R. lewmanomontiae*. Cette dernière, provenant d'Asie, se distingue des deux précédentes par la présence d'un pseudocortex rhizoïdal autour du stipe monosiphonné et par des constriction intercalaires sur les siphons de la lame. Chez *R. lewmanomontiae*, les constriction supra-dichotomiques sont asymétriques comme chez *R. javensis*.

Toutefois, la diagnose du genre n'a néanmoins jamais été modifiée pour introduire la notion de pseudocortex présente chez une des espèces du genre (*R. lewmanomontiae*), et *Rhipidosiphon* est toujours caractérisé par une absence de cortex du stipe (non-cortiqué).

De plus, la répartition du type de constriction observée chez le genre *Udotea* par Gepp and Gepp (1911) et Littler and Littler (1990a), avec des constriction symétriques pour les espèces de l'Atlantique (Antilles) et asymétriques chez les espèces de l'Indo-Pacifique, est également retrouvée chez *Rhipidosiphon* (Coppejans et al., 2011).

La reproduction, a été observée par Meinesz (1980b), Littler et Littler (1990b) et Vroom et Smith (2001b) sur un seul échantillon qui montrait des siphons terminaux spécialisés, allongés et plus larges que le reste des siphons, légèrement ou non-calcifiés avec une paroi très fine, similaires à ceux observés chez *Udotea conglutinata* (Littler and Littler, 1990a) ou encore *U. indica* (Nizamuddin, 1963).

Le genre, qui se compose de trois espèces, présente une distribution pantropicale avec une espèce observée en Océan Atlantique tropical et les deux autres dans l'Indo-Pacifique (Tableau 6).

D'un point de vue phylogénétique, les espèces *R. lewmanomontiae* et *R. javensis* ont été étudiées à partir du marqueur *rbcl* dans l'étude de Coppejans et al (2011) et forment bien un clade monophylétique, frère de *Chlorodesmis fastigiata*. Cependant, aucune étude ne représente génétiquement l'espèce *R. floridensis* et le statut phylogénétique du genre n'est donc pas confirmé.

Tableau 6 : Espèces du genre *Rhipidosiphon* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIMEN TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>R. floridensis</i>	D.S Littler & Littler, 1990	Floride, Loggerhead Key, Dry Tortugas, Monroe Country	GT-1095 (BM000516 054, BM000 716173, BM000716 174)	Caraïbes, Floride, Porto Rico, Brésil	
<i>R. javensis</i> *	Montagne, 1842	Leiden Island (Nyamik-besar), proche de Jakarta, Java, Indonésie	PC, coll: Hombron	Pacifique tropical, océan Indien, Mer Rouge, Afrique, Asie	<u>Synonyme</u> : <i>Udotea javensis</i> (Montagne) A. Gepp & E.S. Gepp, 1904
<i>R. lewmanomonti</i> <i>ae</i>	Coppejans Leliaert, Verbruggen, Prathep & De Clerck, 2011	Thaïlande, Suratthani Province, Mu Ko Tha Lae Tai area, Wang Nai	GENT HEC 16223A (iso HEC 16223B)	Asie (Japon, Mer de Chine du Sud, Thaïlande)	

1.f. Le genre *Penicillus* Lamarck, 1813

Les premiers spécimens de *Penicillus* ont été collectés respectivement par M. Catesby entre 1722 et 1726 et Seba (1734), ce dernier désignant un « Squelette de Champignon terrestre ». Ces deux spécimens furent attribués à *Corallina penicillus* par Linnaeus (1758) et Pallas (1766) reporte la présence de cette espèce en Mer d'Amérique. Lamouroux (1812) crée le genre *Nesaea* pour y placer *C. penicillus* ainsi que les espèces *C. peniculum* (= *Chamaedoris*) et *C. phoenix* (= *Rhipocephalus*) décrites par Ellis & Sollander (1786). Lamarck (1813) crée, quant à lui, le genre *Penicillus* pour y placer ces trois espèces qu'il compare à des « pinceaux ». Comme le nom de genre *Nesaea* avait également été proposé pour un genre de plantes à fleurs de la famille des Lythraceae Jaume St.-Hil, le nom de *Penicillus* prima pour éviter toute confusion entre les deux groupes.

Decaisne (1842) propose la subdivision du genre en deux groupes dont l'un contient les espèces du genre connu aujourd'hui sous *Rhipocephalus*. Dans la même vision, Kützing (1843) crée le nouveau genre *Corallocephalus*, et y intègre les espèces *C. penicillus*, *C. oedipus* et *C. peniculum* mais sépare pour la première fois, l'espèce *Penicillus phoenix* pour la placer sous le nouveau genre *Rhipocephalus*. La distinction entre les deux genres, *Penicillus* et *Rhipocephalus*, est suivie par Agardh (1887) et De Toni (1889) et elle est toujours d'actualité.

Quant à *Espera mediterranea* décrite par Decaisne (1842), ce fut Woronine (1862) qui démontra pour la première fois qu'il s'agissait d'un état de *Penicillus* mais elle ne fut intégrée au genre qu'avec les travaux de Thuret (1892), sous le nom *Penicillus mediterraneus* (Decaisne) Thuret. Cette nouvelle combinaison a été approuvée plus tard par Silva (1953) et confirmée par Friedman et Roth (1977) ou

encore Boudouresque et Perret (1977). Entre temps Huvé et Huvé (1963) avaient transféré cette espèce sous une forme de *P. capitatus* (*P. capitatus* f. *mediterraneus* (Decaisne) Huvé & Huvé).

Les différentes espèces comprises actuellement dans le genre *Penicillus* sont présentées en tableau 7. Le synopsis proposé par Gepp et Gepp (1911) pour ce genre est le suivant :

« Plant calcified, consisting of stipes and capitulum. Stipes compound, encrusted, not reached apex of capitulum, consisting of a dense brush-like tuft of ascending free filaments dichotomously divided but not in one plane, evenly constricted above each dichotomy ».

Des observations sur le cycle de vie et la reproduction du genre *Penicillus* ont été réalisées par différents auteurs. Pour la reproduction sexuée, des gamètes larges et avec de nombreux flagelles sont relâchés par l'extrémité de siphons peu-spécialisés chez *Penicillus capitatus* (Meinesz, 1972b, 1975 et 1980a ; Friedmann et Roth, 1977). Ces gamétocystes sont non calcifiées, et apparaissent comme un duvet ou halo au niveau de la marge du capitule.

Des reproductions asexuées ont été également observées, avec la production d'un nouveau thalle depuis des excroissances provenant de la masse rhizoïdale mère.

Dans certains cas de développement apparaît le type « *Espera* », c'est-à-dire une forme filamenteuse, composée de siphons fins, dressés, libres et entremêlés et ramifiés dichotomiquement. Cette forme ne se développera pas sous forme de *Penicillus* comme longtemps supposé (Woronine, 1862 ; Gepp et Gepp, 1991 ; Huvé et Huvé, 1964). Néanmoins, l'apparition de la forme *Penicillus* depuis une forme « *Espera* » a été observée de manière indirecte depuis des filaments rampants qui forment, si les conditions sont favorables, une ébauche de stipe à partir duquel se développera la forme *Penicillus* (Meinesz, 1972b). En Méditerranée, la forme *Espera* est observée tout au long de l'année, tandis que la forme adulte et mature en capitule de *Penicillus* est observée uniquement en fin d'été (Meinesz, 1980a).

Enfin, l'augmentation de la température de l'eau ainsi que le phénomène de tropicalisation de la flore observée dans la région des Caraïbes pourraient favoriser l'apparition de « champs » de *Penicillus* comme observés à La Palma (Sangil et al. 2010).

Tableau 7 : Espèces du genre *Penicillus* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIMEN TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>P. capitatus</i>*	Lamarck, 1813	NA	HL1293-21 (Lectotype de <i>Corallina penicillus</i> Linnaeus)	Europe, îles Atlantique, Amérique du Nord, Centrale et du Sud, îles Caraïbes, Queensland, Asie du sud-ouest	<u>Synonymes :</u> <i>Corallina penicillus</i> Linnaeus, 1758 <i>Coralliodendron penicillus</i> (Linnaeus) Kützing, 1841 <i>Espera mediterranea</i> Decaisne, 1842 <i>Corallocephalus penicillus</i> (Linnaeus) Kützing, 1843 <i>Penicillus mediterraneus</i> (Decaisne) Thuret, 1892 <i>Penicillus capitatus</i> f. <i>mediterranea</i> (Decaisne) P.Huvé & H.Huvé, 1964
<i>P. capitatus</i> f. <i>mediterraneus</i>	(Decaisne) P. Huvé & Huvé, 1963	Baie de Villefranche, France		Méditerranée (Corse, France, Espagne)	<u>Basionyme:</u> <i>Espera mediterranea</i> (Decaisne), 1842
<i>P. comosus</i>	P. Crouan & H. Crouan, 1865	NA	NA	Atlantique Ouest tropical et subtropical	
<i>P. dumetosus</i>	(J.V. Lamouroux) Blainville, 1830	Antilles	Herb. Lamouroux	îles Caraïbes, Bermudes ; Belize, Panama, Colombie	<u>Basionyme :</u> <i>Nesea dumetosus</i> , Lamouroux, 1816 <u>Synonymes :</u> <i>Penicillus clavatus</i> P.Crouan & H.Crouan, 1865 ; <i>Penicillus longiarticulatus</i> P.Crouan & H.Crouan, 1865
<i>P. elongatus</i>	Decaisne, 1842	NA	NA	NA	
<i>P. lamourouxii</i>	Decaisne, 1842	Bahamas	Syntypes: BM000937324 (coll. M.A. Howe, #5870) BM000937325 (coll. M.A. Howe, #4081,); BM000937326 (coll. M.A. Howe, # 1476); BM000937322 (coll. Pease et Butler)	Floride, Mexique, Belize, Panama, Venezuela, îles Caraïbes	

<i>P. manaarensis</i>	V. Krishnamujrthy & P.C. Thomas, 1977	Krusadi Island, Tamil Nadu, Inde	NA	Inde	
<i>P. nodulosus</i>	(J.V. Lamouroux) Blainville, 1830	Moluccas Indonésie	NA	Indonésie, Australie, Nouvelle-Calédonie	<u>Basionyme</u> : <i>Nesea nodulosa</i> Lamouroux, 1824 <u>Synonyme</u> : <i>Penicillus arbuscula</i> , Montagne, 1842
<i>P. pyriformis</i>	Gepp et Gepp, 1911	Bahamas	Syntypes : BM000937332 (coll. Howe, #5228) ; BM000937328 (coll. Howe, #3414) ; BM000516041, BM000516042 (coll. Howe, #3236) ; BM000937327 (coll. Howe, #4114) ; BM000937333 (coll. Howe, #1477)	Bermudes, Floride, Mexique, Belize, Panama, Cuba îles Caraïbes, Brésil, Colombie, Venezuela	<u>Synonyme</u> : <i>Penicillus pyriformis</i> f. <i>explanatus</i> Børgesen, 1913
<i>P. pyramidalis</i>	(J.V. Lamouroux) Blainville, 1830	Antilles	NA	NA	<u>Basionyme</u> : <i>Nesaea pyramidalis</i> J.V.Lamouroux, 1816
<i>P. sibogae</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Noimini Bay (Teluk Noilmina), Timor, Indonésie	NA	Mexique (Pacifique), océan Indien, Inde, Asie, Queensland (Australie Ouest)	<u>Synonyme</u> : <i>Ancestria sibogae</i> (A.Gepp & E.Gepp) Farghaly, 1980

1.g. Le genre *Rhipocephalus*, Kützing, 1843

La première découverte d'un spécimen de *Rhipocephalus* date de 1786, mais l'espèce, décrite par Ellis et Sollander (1786), est placée sous le nom de *Corallina phoenix* conjointement à *Corallina penicillus*. L'espèce est ensuite placée sous le genre *Nesea*, puis *Penicillus* avant que Kützing (1843) l'assigne à son propre genre *Rhipocephalus*. Certains auteurs, cependant, ne reconnaissent pas le nouveau genre et notamment Harvey qui estime que l'espèce *R. phoenix* devrait rester attribuée au genre *Penicillus*.

La seconde espèce, *R. oblongus*, a été décrite par Decaisne (1842) sous le nom de *Penicillus oblongus* avant d'être transférée au genre *Rhipocephalus* par Kützing (1843) en même temps que *R. phoenix*.

La morphologie de *Rhipocephalus* est résumée comme suit par Gepp et Gepp (1911) :

« Plant calcified, consisting of stipes ad capitulum. Stipes compound, encrusted, percurrent to apex. Capitulum composed of flabellules, which are either a) normally small, imbricate, ascending, sometimes united together laterally into a series of verticillate overlapping collars, filaments of flabellules dichotomously divided in one plane and laterally coherent; or b) much less evidently flabellate, capitulum almost penicilloid in habit but having an apical cup-shaped depression in which is seen a verticil of the four young flabellules, filaments of flabellules dichotomously divided in one plan, not coherent, but contiguous. Supra-dichotomial constrictions even ».

Les deux espèces se distinguent par la taille des siphons (souvent le double du diamètre chez *R. oblongus*) et par la forme du capitule, composé de flabellules chez *R. phoenix* et de siphons libres chez *R. oblongus*.

Gepp & Gepp (1911) reconnaissent les similarités morphologiques entre les genres *Rhipocephalus* et *Penicillus* mais considèrent qu'ils se distinguent par la disposition de leurs structures, l'arrangement des dichotomies ainsi que par leur mode de croissance. En effet, *Rhipocephalus* possède des flabellules disposés en verticilles, au sein desquels les dichotomies sont arrangées dans un seul plan tandis que *Penicillus* correspond davantage à un fascicule de siphons émergeant du stipe. Les siphons sont divisés dichotomiquement dans des plans alternés. De plus, chez *Rhipocephalus*, l'axe central (ou rachis) présente une croissance apicale, tandis que chez *Penicillus*, la croissance est assurée par les siphons eux-mêmes et non pas par un axe central et reste limitée.

Pour ce qui a trait à la reproduction, des gamétocystes branchés dichotomiquement sont retrouvés chez les espèces du genre (Friedman et Roth, 1977). De plus, la reproduction asexuée a été observée chez ce genre sous forme de nouveaux thalles se développant depuis l'apex de siphons de la masse rhizoïdale (Friedman et Roth, 1977).

En termes de taxonomie moléculaire, l'étude de Curtis et al. (2008), basée sur le marqueur *rbcL*, met en évidence que les deux espèces, *R. phoenix* et *R. oblongus*, ne forment pas un ensemble monophylétique.

Les deux espèces de *Rhipocephalus* sont présentées en tableau 8 et possèdent une répartition strictement Atlantique, voire restreinte à la région des Caraïbes.

Tableau 8 : Espèces du genre *Rhipocephalus* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS ANNÉE	LOCALITÉ TYPE	SPÉCIMEN TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>R. phoenix</i> <i>f. phoenix</i> *	(J. Ellis & Solander) Kützing, 1843	Bahamas	BM0005160 57 (« type », coll. Howe, # 3239)	Atlantique (Floride, Mexique, Colombie, Amérique centrale (Panama, Belize), îles Caraïbes	<u>Basionyme</u> : <i>Corallina phoenix</i> J. Ellis et Solander, 1786 <u>Synonymes</u> : <i>Penicillus phoenix</i> (J.Ellis & Solander) J.B.de Lamarck ,1813 <i>Udotea phoenix</i> (Ellis & Solander) P. Crouan & H. Crouan, 1878 <i>Udotea plumula</i> var. <i>curta</i> P.Crouan & H.Crouan, 1865 <i>Rhipocephalus phoenix</i> f. <i>typica</i> A.Gepp & E.S.Gepp, 1905
<i>R. phoenix</i> <i>f. brevifolius</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911			Floride, Belize, Veracruz, îles Caraïbes, Porto Rico, Cuba	
<i>R. phoenix</i> <i>f. longifolius</i>	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Floride, Key West	M.A. Howe (no. 1612): BM0005160 55	Floride, Belize, îles Caraïbes, Porto Rico, Cuba	
<i>R. oblongus</i>	(Decaisne) Kützing, 1843	Bahamas		Floride, Mexique, îles Caraïbes	<u>Basionyme</u> : <i>Penicillus oblongus</i> Decaisne, 1842

1.h. Les genres *Pseudochlorodesmis* Børgeesen, 1925 et *Siphonogramen* Abbott et Huisman, 2004

Le genre *Pseudochlorodesmis* a été créé par Børgeesen (1925), pour décrire un échantillon des Canaries et similaire à *Bryopsis furcellata* de Zanardini (1843) qui est alors transféré à ce genre. Cette espèce avait au préalable été transférée au genre *Derbesia* par Ardissonne (1886).

Le genre *Pseudochlorodesmis* est décrit comme ayant une morphologie très simple, et composé uniquement de siphons de quelques millimètres, pouvant être ramifié ou non (Børgeesen, 1925) et formant un réseau parfois étendu sur des substrats rocheux (souvent calcaires) (Meinesz, 1980a ; Kraft, 2007).

Pseudochlorodesmis furcellata fut pour la première fois observée comme une phase du cycle de vie de *Halimeda tuna* par Meinesz (1972c). D'autres espèces de *Pseudochlorodesmis* sont alors supposées être des états de vie d'autres espèces plus complexes.

Abbott et Huisman (2004) proposent un nouveau genre, *Siphonogramen* pour accommoder toutes les espèces autres que *P. furcellata* dès lors que cette dernière représente une phase du cycle de vie d'une autre espèce, ce qui invalide de fait le genre *Pseudochlorodesmis*.

Depuis, les spécimens de constitution simple sont assignés de manière hasardeuse, aux genres *Pseudochlorodesmis* et *Siphonogramen*.

Verbruggen et al. (2009b), dans leur phylogénie moléculaire des Bryopsidales, montrent que les membres de ce qui est alors appelé le « complexe *Pseudochlorodesmis-Siphonogramen* » ne constituent pas une seule lignée et remettent en question la validité du genre *Siphonogramen*. En effet, les lignées sont retrouvées de manière indépendante les unes des autres au sein des Bryopsidales. Il est, de plus, mis en avant que la crypticité spécifique dépasse les limites familiales.

Dans l'étude de Sauvage et al. (2016), les différentes espèces de *Pseudochlorodesmis* sont réparties au sein des Bryopsidales. Cependant, certaines sont regroupées en lignées distinctes que les auteurs proposent d'élever au rang de deux nouvelles familles : « Siphonogramenaceae » et « Pseudochlorodesmidaceae ». Les autres espèces de *Pseudochlorodesmis* semblent, quant à elles, appartenir à d'autres familles au sein des Halimedineae (par ex. Halimedaceae, Caulerpaceae ou Rhipiliaceae) (Sauvage et al., 2016).

Malgré cela, *Pseudochlorodesmis* et *Siphonogramen* font toujours partie de la famille Udoteaceae et toutes « entités » confondues, regroupent sept espèces avec une répartition Indo-Pacifique (Tableau 9).

D'autres études sont nécessaires pour régler le statut de ces taxons dont la crypticité spécifique très importante complexifie leur identification et la délimitation spécifique. Il est probable qu'il y ait des erreurs dans les assignations des espèces qui se traduisent par des distributions géographiques douteuses (par ex. *P. furcellata* reportée comme cosmopolite).

Tableau 9 : Espèces des genres *Pseudochlorodesmis* et *Siphonogramen* valides taxonomiquement et attributs associés.
 * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIME N TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>P. australis</i>	(Womersley) Womersley, 1984	Robe, Sud de l'Australie	ADU A12250: BM00051 6009 ; isotype : MEL3015	Nouvelle-Galles du Sud, Australie du Sud	<u>Basionyme</u> : <i>Chlorodesmis</i> <i>australis</i> Womersley, 1955
<i>P. furcellata</i> *	(Zanardini) Børgesen, 1925	Mer Adriatique		îles de l'Atlantique, Europe, Afrique, océan Indien, Asie îles du Pacifique, Australie et Nouvelle-Zélande	<u>Basionyme</u> : <i>Bryopsis furcellata</i> Zanardini, 1843 <u>Synonyme</u> : <i>Derbesia</i> <i>furcellata</i> (Zanardini) Ardissonne ,1886
<i>P. furcellata</i> <i>var.</i> <i>canariensis</i>	Børgesen, 1925	La Isleta, Bahia del Confital, Grande Canarie		Europe (France, Grèce, Malte, Italie, Espagne dont îles Canaries)	
<i>P. monopodialis</i>	Kraft, 2007	Heron Island, Capricorn Group,	MELU GBR- 15261a	Queensland	
<i>P. tenuis</i>	Ercegovic, 1957			Mer Adriatique, Italie, Tunisie	
<i>S. parvum</i> *	(W.J. Gilbert) I.A.Abbott & Huisman, 2004	Waikiki, Honolulu, Hawaï	BISH (MICH130 6796, coll. Gilbert, # 9767	île de Lord Howe, Polynésie Centrale, Jarvis & Kingman Reef (Pac)	<u>Basionyme</u> : <i>Pseudochlorodesm</i> <i>is parva</i> , Gilbert, 1962
<i>S. abbreviatum</i>	(W.J. Gilbert) I.A.Abbott & Huisman, 2004	Waikiki, Honolulu, Hawaï	Gilbert, 9511, MICH13067 53	Polynésie Française, Hawaï	<u>Basionyme</u> : <i>Udotea</i> <i>abbreviata</i> , Gilbert, 1962 <u>Synonyme</u> : <i>Pseudochlorodesm</i> <i>is abbreviata</i> (Gilbert) Abbott & Huisman, 2003

1.i. Le genre *Rhipiliella* Kraft, 1986

Le genre *Rhipiliella* a été créé par Kraft (1986) pour décrire *Rhipiliella verticillata*. Le genre est monospécifique et la localité type est Wistari Reef (n° holotype : MELU, K15455).

Le genre *Rhipiliella* est caractérisé par sa lame monostomatique et son stipe monosiphonné ainsi que la présence d'anneaux de cicatrices sur ce dernier. Sa diagnose est la suivante :

« Plante cyathiforme, stipe monosiphonné ecortiqué, lame monotromatique; siphons de la lame 40-52(-60) μm , non constrictés aux dichotomies, cohésion par des excroissances latérales » (Kraft, 1986).

L'espèce unique du genre, *Rhipiliella verticillata* présente la même diagnose que ce dernier.

La répartition du genre semble être confinée au Pacifique tropical et plus précisément aux îles Capricorne au sud de la Grande Barrière de Corail.

Dragastan et al. (1997) place l'espèce dans la famille Rhipiliaceae sur la base de caractères morphologiques, mais à la création de cette famille, seuls les genres *Rhipilia* et *Rhipiliopsis* sont transférés dans la famille et le genre *Rhipiliella*, dont aucune donnée moléculaire n'est disponible à ce jour, est conservé dans la famille Udoteaceae.

1.j. Le genre *Boodleopsis* Gepp & Gepp, 1911

Boodleopsis est créé par Gepp & Gepp (1911) pour accommoder une algue récoltée durant l'expédition Siboga et qui ressemble au genre existant *Boodlea*. Cependant, l'espèce type *Boodleopsis siphonacea*, s'en distingue par des filaments plus minces, l'absence de tenacules et par son caractère monosiphonné. Gepp et Gepp (1911) créent alors la diagnose du genre comme suit :

«Plant minute, monosiphonous, forming green uncalcified caespitose tufts or felted cushions, consisting of a main axis which divides below into very slender ramifying rhizoids, and gradually tapers above and emits branches and occasionally a few rhizoids at intervals; branches repeatedly divided dichotomously or sometimes trifurcately or verticillately, divaricately, at short intervals and in alternate planes, and forming an extensive ramification; branchlets constricted at base, all loosely interwoven with their fellows and forming a lax felt-work after the fashion of *Boodlea coacta*».

Le traitement taxonomique de ce genre reste incertain, et l'espèce *Boodleopsis pusilla* en est une illustration : l'espèce fut initialement placée dans le genre *Dichotomosiphon* sur la base de ramifications dichotomiques des siphons similaires à l'espèce *D. tuberosus*, mais elle apparaît également semblable à des phases juvéniles d'autres genres, tels que *Penicillus* ou *Udotea* (Taylor et al., 1953). Vroom et al. (1998), quant à eux, suggèreraient une position du genre basale au sous-ordre Halimedineae, car possédant des caractères communs avec les Bryopsidaneae, dont une structure uniaxiale.

Après de multiples suppositions, Curtis et al., (2008) révèlent la position phylogénétique de l'espèce *Boodleopsis pusilla* au sein de leur clade « *Penicillus-Udotea-Rhipocephalus* ».

En l'absence d'autres analyses en taxonomie et phylogénie moléculaire, le genre est à ce jour composé de neuf espèces qui sont présentées en tableau 10, et qui ont une répartition tropicale à subtropicale.

Tableau 10: Espèces du genre *Boodleopsis* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIME N TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>Boodleopsis aggregata</i>	C.K. Tseng & M.L. Dong, 1983	Yongxingda o Ins. Xisha, Guangdong Province, Chine	AST 76-1613	Chine	
<i>Boodleopsis carolinensis</i>	Trono, 1972	Malakai Pass, île de Malakai, Palau , îles Caroline	BISH D23773	Mer de Chine du Sud, Singapour, îles Caroline, États fédérés de Micronésie, Vanuatu	
<i>Boodleopsis hawaiensis</i>	Gilbert, 1965	Keekee lava flow, Puna, Hawaï	Doty 19255, MICH130 6179	Hawaï	
<i>Boodleopsis indica</i>	M. Umamaheswara Rao			Inde	
<i>Boodleopsis pusilla</i>	(Collins) W.R. Taylor, A.B. Joly & Bernatowicz, 1953	Antilles	US001665 40 (isotype)	Antilles	<i>Dichotomosiphon pusillus</i> , Collins, 1909
<i>Boodleopsis siphonacea</i> *	A. Gepp & E.S. Gepp, 1911	Dongala Palos-bay; Muaras reef	n°352	Indonésie, Australie de l'Ouest	
<i>Boodleopsis sundarbanensis</i>	A.K.M.N. Islam, 1973	Sundarbans (mangroves) District de Khulna, Bangladesh		Bangladesh	
<i>Boodleopsis vaucheroidea</i>	Caleron-Saenz & Schnetter, 1989	Colombie (Cartagena Bay)	COL 343893	Atlantique tropical et subtropical, Brésil	
<i>Boodleopsis verticillata</i>	E.Y. Dawson, 1960	Panama	#EYD 21422, US001677 84	Floride, Mexique (pacifique), Caraïbes, Atlantique Ouest tropical et subtropical, Costa Rica, Salvador, Panama, Mer de Chine du Sud, Philippines	

1.k. Le genre *Flabellia* Reichenbach, 1841

Le genre *Flabellia*, créé en 1841 par Reichenbach (1841), n'est adopté qu'en 1987 (Nizamuddin, 1987) à l'issue d'une histoire taxonomique complexe. Reichenbach avait proposé ce genre pour le transfert de l'espèce *Conferva flabelliformis* Desfontaines mais cela resta sans suite.

Cette dernière avait déjà été transférée dans le genre *Flabellaria* établi par Lamouroux (1813) pour donner la nouvelle combinaison *Flabellaria desfontainii* Lamouroux. À son tour, Trevisan (1845) transfère l'espèce *Ulva petiolata* Turra dans le genre *Flabellaria*, ce qui fut repris par Gepp et Gepp (1911). Cependant, *Flabellaria* est déjà un nom de genre, désignant un fossile appartenant aux *Palmae* (Lamarck, 1813), il est donc déclaré invalide.

Børgesen (1925), transfère *Flabellaria petiolata* dans le genre *Udotea* sans considérer la calcification qui distingue les deux genres, estimant qu'il s'agit d'un caractère secondaire. Il a été suivi par de nombreux auteurs (Hauck, 1885 ; Hamel, 1931 ; Feldmann, 1936-37 ; Nizamuddin et al., 1979).

Toutefois, Nizamuddin (1987) résurrecte le genre *Flabellia* Reichenbach, et le distingue d'*Udotea* par l'absence de calcification, la présence d'un stolon et l'abondance de microtubules.

Nizamuddin propose également le transfert d'*U. minima*, Ersnt (1904) dans le genre *Flabellia*, mais cette espèce, reconnue comme une forme de croissance de *F. petiolata* (Meinesz, 1980a), est placée en synonymie de cette dernière.

Le genre est à ce jour monospécifique avec l'espèce type du genre *F. petiolata* (Turra) Nizamuddin. Le genre est endémique à la Méditerranée et sa diagnose est :

« Thallus non-calcified, basal parts stoloniferous, attached by hapteroid-like attaching organs; upper parts erect, flat, flabellate, stipitate assimilators (blades). Stipe slender, corticated; stolon tubular, cylindrical, coenocytic, without trabeculae. Blades thin, corticated, composed of siphonous, coenocytic, parallel, dichotomous axial filaments laterally branched, coherent to each other by lobulae (warty or botryoidal, crowded, tuberculate appendages), monostromatic or composed of filaments entirely free or slightly coherent by few lateral branchlets. Heteroplastids - chloroplasts and amyloplasts. Reproduction anisogamous, dioecious, unspecialized reproductive organs. » Nizamuddin (1987).

La reproduction a été étudiée par Meinesz (1969, 1972a) chez l'espèce *F. petiolata* (encore comme *Udotea petiolata*) : la reproduction sexuée est holocarpique, anisogame avec des gamètes biflagellés et dioïques. Les individus reproductifs se distinguent par une marge blanche composée de siphons non spécialisés (et formant une série de « papillae ») d'où sont relâchés les gamètes. Les premiers stages de développement du zygote correspondent à la protosphère observée chez *Halimeda* et le développement maximal est atteint en 5 mois. Des rhizoïdes et des siphons dressés, ramifiés se développent et donnent une apparence au thalle similaire à celle du stade « *Espera* » chez *Penicillus*.

1.i. Le genre *Poropsis* Kützing, 1856

Le genre *Poropsis* a été initialement proposé par Kützing (1856) en étudiant *Bryopsis subunalis* De Notaris. Il a ensuite été placé en synonyme du genre *Penicillus* (au même titre qu'*Espera*) par Huvé et Huvé (1963), pour finalement être résurrecté par Nizamuddin et al. (1994) à partir d'observations sur le spécimen de Kützing et sur un nouvel échantillon de Lybie. Le genre *Poropsis* se distingue morphologiquement du genre *Penicillus* (et donc *Espera*) par l'absence de lobules convolutés, d'articulations et de stipe. La diagnose du genre est :

« Thallus filamentous, smooth, filiform, stoloniferous or caespitose, with erect dichotomous or subdichotomous axes, incrustated with numerous, dense pores; strongly constricted below or above or in between the dichotomies, absence of lobules and articulations; heteroplastidic, chloroplast with single pyrenoid. Reproduction unknown. » Nizamuddin et al. (1994)

Il est représenté uniquement par l'espèce type *P. subunalis* (De Notaris) Kützing, endémique de la Méditerranée, et dont la localité type est Cannes.

Toutefois, les études phylogénétiques de Sauvage et al., (2016) et Wade et al. (2017) révèlent l'existence de deux espèces à Hawaï génétiquement distinctes, mais qui n'ont pas été décrites.

1.m. Le genre *Callipsygma* J. Agardh, 1887

Le genre *Callipsygma* a été créé par J. Agardh (1887) pour accommoder une espèce découverte par J. Wilson à Port Phillip Heads, Victoria, au sud de l'Australie. Ce genre est caractérisé par un thalle ramifié non-calcifié qui peut s'apparenter à *Chlorodesmis*, mais qui s'en distingue toutefois par la structure en axes complexes des filaments. La description morphologique est résumée comme suit par Gepp et Gepp (1911) :

« Plant uncalcified, green, complanate. Stem flat, sparingly branched, plumosely fringed all along its edge with numerous subparallel patent green filaments. Filaments dichotomously divided above into narrow monostromatic flabellules. Supra-dichotomous constrictions even. »

Le genre est monospécifique avec l'espèce type *Callipsygma wilsonis* J. Agardh (1887) décrite à partir du spécimen type collecté à Port Phillip Heads (Australie) et déposé au BM (BM000516091). La diagnose de l'espèce est identique à celle du genre.

Le genre *Callipsygma* est distribué au sud de l'Australie ainsi qu'en Tasmanie, mais reste limité à l'océan Indien.

D'un point de vue phylogénétique, le genre se placerait à l'extérieur de la famille Udoteaceae (Cremen et al., 2019) et représenterait une lignée sœur de *Rhipiliopsis peltata*. Les auteurs proposent alors de regrouper ces deux genres dans une même tribu : *Rhipiliopsidae*.

1.n. Le genre *Botryodesmis* Kraft, 2007

Le genre *Botryodesmis* a été récemment créé par Kraft (2007) pour un spécimen assimilé en premier lieu à *Pseudochlorodesmis furcellata*, mais s'en distinguant par des caractéristiques reproductives et végétatives.

Le genre a été créé pour appuyer ces différences et cibler l'attention sur ces groupes de formes simples négligés. La diagnose du genre est :

« Plants composed of non-septate siphons growing erect from tangled bases. Erect siphons infrequently (sub-) dichotomously branched, the siphons containing both chloroplasts and amyloplasts. Zooidangia stalked, simple or compound, ovoid to obpyriform; stalks lateral on proximal siphons», Kraft (2007).

Le genre ne contient que l'espèce type *Botryodesmis exocarpa* Kraft (2007) dont la localité est Neds Beach sur l'île de Lord Howe, Australie (spécimen type : MELU LHI-9667b). L'espèce et donc le genre n'ont été reportés que sur cette île.

Cette espèce se distingue morphologiquement des genres *Pseudochlorodesmis* et *Siphonogramen* par son port extérieur, le type de branchement et la structure des siphons basaux. L'espèce présente également des gametocystes différents de ceux de *Chlorodesmis* et encore jamais observés chez *Pseudochlorodesmis* et *Siphonogramen*.

II.2. Historique taxonomique des Rhipiliaceae

2.a. La famille Rhipiliaceae

L'existence taxonomique de la famille Rhipiliaceae est récente et issue des travaux de Dragastan et Richter (1999). La famille n'a pas fait l'objet d'études telles que celles réalisées sur les Udoteaceae. Seuls deux genres sont valides à ce jour au sein des Rhipiliaceae, à savoir *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*.

2.b. Le genre *Rhipilia* Kützing, 1858

Le genre *Rhipilia* a été créé par Kützing (1858) pour deux espèces, *R. tomentosa* et *R. longicaulis*. *R. tomentosa*, l'espèce type du genre, provenant des Caraïbes, a été ensuite transférée au genre *Avrainvillea* (Maze & Schramm, 1870), puis au genre *Udotea* (Murray & Boodle, 1889) avant d'être réattribuée par Gepp et Gepp (1911) au genre *Rhipilia*. Quant à *R. longicaulis*, elle a été transférée au genre *Avrainvillea*, d'abord en synonymie d'*Avrainvillea sordida* (Maze & Schramm, 1870) avant d'être reconnue comme espèce (Murray & Boodle, 1889).

Le genre a ensuite été complété chronologiquement avec *R. tenaculosa* (Gepp et Gepp, 1911), qui a été depuis placée en synonyme de *R. tomentosa* par Millar et Kraft (2001) et *R. orientalis* (Gepp & Gepp, 1911); *R. micronesica* (Yamada, 1944); *R. diaphana* (placée en synonyme de *R. orientalis* par Millar et Kraft 2001) et *R. geppiorum* (Taylor, 1950); *R. fungiformis* (Joly et al., 1965); *R. pusilla* (transférée du genre *Chlorodesmis* par Ducker, 1967); *R. sinuosa* (Gilbert, 1978); *R. nigrescens* (Coppejans et Prud'homme van Reine, 1990); *R. penicilloides* (N'Yeurt & Keats, 1997); *R. amamiensis* (Enomoto, 1998); *R. crassa* (Millar & Kraft, 2001) et enfin *R. coppejansii* (Verbruggen et Schils, 2012).

La diagnose du genre *Rhipilia* est :

« Thallus green, without calcareous incrustation, stipite or sessile,, sometimes arising from a horizontal rhizome; frond either cuneato-flabellate, flabellato-rotundate or excentrically sub-infundibuliformi-peltate, thick or very thin, sometimes zonate, ecocorticate, filaments of frond cylindrical, here and there slightly and irregularly thickened, thin-walled, collapsing when dried, very laxly interwoven, repeatedly dichotomously branched, branches often not constricted at their base; many of the branches, remaining more or less short, assume a lateral position and are terminated by a tenaculum or crown of 2-6 short processes, which is either applied to an adjacent filament or remains free. », Gepp et Gepp (1911).

La monographie de Millar et Kraft (2001), présente toutes les espèces de *Rhipilia*, excepté *R. coppejansii* (décrite postérieurement), et est un support essentiel pour l'identification morphologique et la détermination jusqu'au niveau spécifique.

Le genre *Rhipilia* est non calcifié et caractérisé par la présence de ramifications latérales sur les siphons nommées des tenacules, qui sont plus ou moins développées et nombreuses et permettent l'adhésion des siphons entre eux. Les *Rhipilia* possèdent un stipe, peuvent être mono ou

pluristromatique, avec une partie végétative en forme d'entonnoir (infundibuliforme), et sont considérées comme non-cortiquées.

D'un point de vue taxonomique et sur une base morphologique, *Rhipilia* a longtemps été vu comme un proche parent des genres *Avrainvillea* et *Cladocephalus* par leur fronde similaire en lame flabellée (Gepp and Gepp, 1911) et l'absence de siphons secondaires en appendices (Littler & Littler, 1992; Vroom et al. 1998).

Les analyses en phylogénies moléculaires de Lam et Zechman (2006) et Curtis et al. (2008) placent l'espèce *Rhipilia tomentosa* en position basale des familles Udoteaceae et Caulerpaceae en tant que lignée propre, voisine de la famille Dichotomosiphonaceae (créée depuis). Des études intégrant plusieurs espèces du genre ont depuis montré sa polyphylie (Verbruggen et al., 2009a et b).

Le genre *Rhipilia*, comme considéré actuellement, est composé de 12 espèces présentées en tableau 11 et présente une répartition pantropicale. Certaines espèces, à l'image de *R. tomentosa*, sont retrouvées à la fois dans l'Atlantique et l'Indo-Pacifique. Comme pour le genre *Udotea*, une vérification méticuleuse de l'identification spécifique et des distributions associées devra être menée afin de confirmer les aires de répartition mondiale.

Tableau 11 : Espèces du genre *Rhipilia* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIMEN TYPE	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>R. amamiensis</i>	Enomoto, 1998	Ayamarusaki, Amami-Oshima, Kagoshima, Japon	SAP	Sud du Japon	
<i>R. coppejansii</i>	Schils & Verbruggen, 2012	Piti Bomb Holes, Guam	GH0011082 = G.451	Guam	
<i>R. crassa</i>	A.J.K. Millar & Kraft, 2001	Heron Is., Groupe du Capricorne, Grande Barrière de Corail	MELU, A37571	Australie de l'Ouest, Queensland, Philippines, Brésil	
<i>R. fungiformis</i>	A.B. Joly & Ugadim, 1965	Mar Gande, Itaparica Island, Salvador, Bahia State, Brésil	SPF 542	Brésil, Atlantique Ouest tropical et subtropical	
<i>R. geppiorum</i>	W.R. Taylor, 1950	Bikini Atoll, îles Marshall	MICH, WRT46-263	îles Marshall, îles Caroline, Samoa, Micronésie, îles Line, Kiribati, POLYNÉSIE FRANÇAISE	
<i>R. micronesica</i>	Yamada, 1944	Atoll of Ant, Micronésie	SAP 044752	Micronésie, Queensland	
<i>R. nigrescens</i>	Coppejans & Prud'homme van Reine, 1990	Tukang Besi Is., côte ouest Binongko (Indonésie)	L, SN 10285A	Indonésie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Australie de l'Ouest	
<i>R. orientalis</i>	A.Gepp & E.S. Gepp, 1911	Fau Is., Malay Archipelago	L.3997222 (ex. L0055087, 937279308)	Brésil, îles Amirantes, Tanzanie, Indonésie, Philippines, Papouasie Nouvelle-Guinée, îles Marianne, Guam, Palau, îles Marshall, États fédérés de Micronésie, Japon, Queensland, Mer de Corail, Polynésie française, Fidji, Salomon	<u>Synonyme</u> : <i>R. diaphana</i> Taylor, 1950

R. <i>penicilloides</i>	A.D.R. N'Yeurt & D.W. Keats, 1997	Sand Bank, Suva Barrier Reef, Fidji	L996.175.69 1 (Leiden)	Brésil, Fidji, Nouvelle Calédonie	
R. <i>pusilla</i>	(Womersley) Ducker, 1967	Pennington Bay, Kangaroo Is., Australie du Sud	AD, A7020	Nouvelle-Calédonie, îles Kangaroo, Australie du Sud	<u>Basionyme:</u> <i>Chlorodesmis pusilla</i> , Womersley, 1955
R. <i>sinuosa</i>	Gilbert, 1978	Guam	US RT2614	Indonésie, Papouasie Nouvelle-Guinée, Queensland, États fédérés de Micronésie, Guam, îles Mariannes, Palau Nouvelle- Calédonie	
R. <i>tomentosa</i>*	Kützing, 1858	Antigua, Antilles	MAL, 14088	îles Caraïbes, Mexique, Brésil, Porto Rico, îles Vierges, Venezuela, Seychelles, Philippines, îles Canaries, Mer de Corail, POLYNÉSIE FRANÇAISE, États fédérés de Micronésie, Fidji, Nouvelle-Calédonie	<u>Synonyme :</u> <i>R. tenaculosa</i> , Gepp and Gepp, 1911 Deux formes : f. <i>typica</i> et f. <i>zonata</i> « Type » L.4131385

2.c. Le genre *Rhipiliopsis* A. et E. S. Gepp, 1911

Le genre *Rhipiliopsis* a été créé par Gepp et Gepp (1911) pour l'espèce *Udotea peltata* J. Agardh (collectée par Wilson à Port Philips Heads au sud de l'Australie). Ils reprennent la description de ce dernier, en considérant notamment la présence d'un « cortex » qui justifiait le placement de l'échantillon dans le genre *Udotea*. Ils mettent par ailleurs en évidence la présence de protubérances latérales formant des pseudo-conjugaisons entre les siphons, ce qui sera alors un élément caractéristique dans la diagnose du genre établie par Gepp et Gepp (1911) :

“Plant uncalcified, green, excentrically subinfundibuliform to flabellate, stipitate, stipes thin, short. Frond thin, rarely zonate, composed of a lax felt-work of dichotomously branched filaments, cylindric, here and there attached by a pseudo-conjugation of two short prominences, which issue from neighboring filaments “

Le genre a été ensuite enrichi par *R. aegyptiaca* de Mer Rouge (Nasr, 1939), *R. robusta* du sud de l'Australie (Wormersley, 1971) et *R. madagariensis* de Madagascar, *R. moruroaensis* de Polynésie et *R. novaecaledoniae* de Nouvelle-Calédonie (Farghaly et Denizot, 1979).

De son côté, Børgesen (1940) décrit une algue similaire de l'île Maurice sous le nom de *Gepella mortensenii*. Cette dernière fut ensuite reportée aux îles Marshall par Dawson (1959). D'autres spécimens morphologiquement proches de cette espèce ont été successivement décrits de diverses localités : *G. decussata* de Californie (Dawson, 1959), *G. echinocaulos* du Queensland (Cribb, 1960), et *G. japonica* du Japon (Tanaka et Itono, 1977).

D'autres espèces comparables au genre *Rhipiliopsis* furent également observées dans d'autres genres auxquels elles avaient été attribuées. Il s'agit notamment de *Siphonocathrus stri* Earle & Young et *Udotea reticulata* Van den Hoek.

Farghaly et Denizot (1979) proposent le transfert de ces deux dernières espèces, de même que celles du genre *Gepella* (excepté *G. decussata*) sous le genre *Rhipiliopsis*.

Kraft (1986), enrichit le genre avec de nombreuses espèces qu'il décrit dans sa monographie. Quatre types de cohésion latérale entre les siphons sont alors mis en évidence : papilles avec ou sans anneau d'épaississement, contact longitudinal direct entre les siphons ou différenciation de l'apex des siphons. À l'appui de ces critères morphologiques, Norris et Olsen (1991) reconsidèrent le genre *Jonhson-sea-linkia* établit sur la présence de siphons horizontaux traversant la lame et l'absence de papilles (contact direct entre les siphons), caractères également présents chez *Rhipiliopsis gracilis*. Ils le placent alors en synonyme de *Rhipiliopsis* et transfèrent l'espèce dans une nouvelle combinaison *Rhipiliopsis profunda* (Eiseman & Earle) J. Norris & S Blair.

Le genre présente une distribution pantropicale (jusqu'au nord de la Mer Rouge) et regroupe actuellement 19 espèces présentées en tableau 12.

Au plan phylogénétique, peu d'études intègrent des séquences du genre *Rhipiliopsis*. Ce dernier était, jusqu'à récemment, uniquement représenté par l'espèce *R. profunda*, qui se plaçait au sein des Rhipiliaceae (Verbruggen et al., 2009a et b ; Coppejans et al., 2011 ; Verbruggen & Schils, 2012). L'intégration de séquences de l'espèce type *R. peltata* a mis en évidence que cette dernière forme avec *Callipsgyma wilsonis* une lignée sœur des Halimedaceae, bien distincte des Rhipiliaceae (Cremen et al. 2019). Les auteurs proposent de considérer la lignée comportant *R. peltata* comme le véritable genre *Rhipiliopsis*, et de reprendre la combinaison *Johnson-sea-linkia profunda* pour l'espèce *R. profunda* au sein des Rhipiliaceae. Par ces traitements taxonomiques, le genre *Rhipiliopsis* redevient monophylétique, mais n'est plus attribué à la famille Rhipiliaceae.

Tableau 12 : Espèces du genre *Rhipiliopsis* valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.

ESPÈCE	AUTEURS, ANNÉE	LOCALITE TYPE	SPÉCIMEN TYPE (HERBIER D'ACCUEIL)	RÉPARTITION	REMARQUES
<i>R. aegyptiaca</i>	Nasr, 1939	Égypte		Égypte, Arabie Saoudite	
<i>R. carolyniae</i>	Kraft, 1986	Philippines	MELU, K492	Philippines	
<i>R. corticata</i>	Kraft & A.J.K. Millar (dans Kraft, 2000)	South Passage, île Lord Howe	MELU A42613-14	Île Lord Howe	
<i>R. echinocaulos</i>	(Cribb) Farghaly (dans Kraft, 1986)	Caloundra, Qld, Australie	BRIU, BRI- AQ0703828 (isotype)	Queensland, Japon, Mer de Chine du Sud, Vietnam, Queensland, Australie de l'Ouest, Japon	<u>Basionyme</u> : <i>Gepella echinocaulos</i> Cribb, 1960 <u>Synonymes</u> : <i>Gepella japonica</i> Tanaka & Itono, 1977
<i>R. gracilis</i>	Kraft, 1986	Île Heron	MELU, K16136	Queensland, groupe du Capricorne, île Heron, Wistari Reef, Papouasie Nouvelle-Guinée (nord et sud)	
<i>R. howensis</i>	Kraft, 1986	Neds Beach, île de Lord Howe	MELU, K10367f	Île de Lord Howe, Polynésie française, Fidji	
<i>R. madasgariensis</i>	Farghaly & Denizot, 1979	Grand récif de Tulear, Madagascar	Pichon 33 (Denizot 0/757) (PC)	Madagascar	
<i>R. millarii</i>	Kraft, 1986	Wistari Reef	MELU, K15639	Queensland	
<i>R. moruroaensis</i>	Farghaly & Denizot, 1979	Moruroa, Polynésie française, pâté Hubert	Denizot L 735/2 (PC)	Polynésie française	
<i>R. mortensenii</i>	(Børgesen) Farghaly & Denizot, 1979	Île Flat, Maurice		Maurice, Queensland, États fédérés de Micronésie	<u>Basionyme</u> : <i>Gepella mortensenii</i> Børgesen, 1940
<i>R. multiplex</i>	Kraft, 1986	Île Rottnest, ouest de l'Australie	MELU, K7384	Australie de l'Ouest	

<i>R. novae-Caledoniae</i>	Farghaly & Denizot, 1979	Îlot Infernal, île des Pins, Nouvelle-Calédonie	Denizot L 322/8 (PC)	Nouvelle-Calédonie	
<i>R. papuensis</i>	Coppejans, De Clerck & Leliaert, 1999	Port Moresby area, île Loloata, Papouasie Nouvelle-Guinée	GENT, HEC 10440	Australie de l'Ouest	
<i>R. peltata*</i>	(J. Agardh) A. Gepp & E.S. Gepp) 1911	Port Phillip Heads, Victoria, Australie	Agardh, LD 15800 (BM)	Brésil, océan Indien, Nouvelle-Galles-du-Sud, Australie du Sud, Victoria, Australie de l'Ouest	<u>Basionyme</u> : <i>Udotea peltata</i> , Agardh, 1987
<i>R. profunda</i>	(Eisema & S. Earle) J.N. Norris & S. Blair, 1991	Settlement Point, Grand Bahama Is.	UC 1475006	Bahamas, Grandes Antilles, Porto Rico, Golfe du Mexique	<u>Basionyme</u> : <i>Johnson-sea-linkia profunda</i> Eiseman & Earle, 1983 Proposition de résurrection du genre pour cette espèce (Cremen et al., 2019)
<i>R. reticulata</i>	(C. Hoek) Farghaly & Denizot, 1979	Klein Piscadera (Curaçao, Netherlands Antilles)	A.M. Cortel-Breeman (Department of Systematic Botany, Univ. of Groningen)	Îles Caraïbes (Bahamas, Curacao, Panama), Seychelles	<u>Basionyme</u> : <i>Udotea reticulata</i> Hoek, 1978
<i>R. robusta</i>	Womersley, 1984	Tiparra reef, Golf de Spencer, Australie du Sud	ADU A38130	Australie du Sud	
<i>R. stri</i>	(Earle & J.R. Young) Farghaly & Denizot, 1979	Galeta Reef, Panama	SE71 101 ; déposé à l'Université de Harvard, Cambridge, Massachusetts.	Mexique, Panama, îles Caraïbes, Porto Rico, Brésil	<u>Basionyme</u> : <i>Siphonoclatrus stri</i> Earle & Young, 1972
<i>R. yaeyamensis</i>	(Tanaka) Kraft, 1986	Iriomotejima, Funauke, île Ryuku, Japon	T. Tanalga, 2.xi.1959	Japon	<u>Basionyme</u> : <i>Gepella yeyaemense</i> , Tanaka, 1963

PARTIE A.
DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE, SYSTÉMATIQUE
ET RÉVISION TAXONOMIQUE
DES UDOTACEAE ET DES RHIPILIACEAE

PARTIE A. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE, SYSTÉMATIQUE ET RÉVISION TAXONOMIQUE DES UDOTEACEAE ET DES RHIPIACEAE

Cette partie présente l'étude de la diversité, de la systématique et de la taxonomie des Udoteaceae et des Rhipiliaceae en deux chapitres respectifs. Pour chacun d'entre eux, les résultats sont accompagnés de discussions et déclinés selon 1) l'analyse de la diversité spécifique ; 2) l'analyse de la diversité morphologique ; et enfin 3) la phylogénie, systématique et révision taxonomique à l'échelle des familles et des genres.

A.I. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES UDOTEACEAE

A.I.1. Rappel du contexte

Comme introduit aux chapitres précédents, la famille Udoteaceae est un cas d'étude d'intérêt, mais qui reste difficile, car la famille est complexe et mal documentée. La résolution des conflits taxonomiques et des statuts phylogénétiques des genres non monophylétiques (Kooistra, 2002 ; Lam et Zechman ; 2006 ; Curtis et al., 2008 ; Verbruggen et al., 2009a) est confrontée aux lacunes en génétique toujours persistantes. Tous genres confondus, seules 26 espèces ont des séquences disponibles sur Genbank, mais ces données sont parcimonieuses (un seul marqueur séquencé ; spécimen mal identifié au niveau spécifique) (cf. annexe 3). De plus, la subdivision de certains genres en plusieurs groupes, ou encore le réarrangement des espèces au sein de ces groupes, n'ont été suggérés qu'à partir de caractères morphologiques, tout comme la majorité des espèces composant la famille. Par ailleurs, les études récentes sur les familles voisines des Udoteaceae (par ex. Caulerpaceae, Halimedaceae) révèlent une diversité spécifique insoupçonnée (Verbruggen, et al., 2005a ; Verbruggen et al., 2007 ; Sauvage et al., 2013) ou encore mettent en exergue l'existence de nouvelles lignées de statut familial (Sauvage et al., 2016 ; Verbruggen et al., 2017 ; Cremen et al., 2019). Il n'est donc pas exclu d'observer de tels constats pour les Udoteaceae à la suite d'une approche similaire en taxonomie moléculaire.

C'est à partir de nombreux échantillons collectés à large échelle géographique et couvrant les trois océans (Indien, Pacifique et Atlantique (zone Caraïbes)), enrichis de données provenant de la Mer Rouge et de la Méditerranée (collaborateurs ou Genbank), que nous proposons de cartographier la diversité spécifique et générique des Udoteaceae et d'analyser la phylogénie de cette famille afin de mieux en appréhender la complexité et tenter de résoudre les questions de taxonomie et de systématique qui se posent à cette famille.

Cette étude se décline en trois objectifs : (1) explorer la diversité génétique à travers l'application de méthodes de délimitation d'espèces ; (2) analyser la diversité morpho-anatomique aux niveaux spécifique et générique ; et (3) reconstruire la phylogénie de la famille et amorcer la nouvelle révision taxonomique des genres appartenant aux Udoteaceae.

A.1.2. Supplément matériel et méthodes

Au total, 670 échantillons de Udoteaceae (tous genres confondus) ont été extraits, dont 573 ont pu être amplifiés avec succès pour les marqueurs *tufA*, *rbcl* et 18S rDNA. Une liste totale des échantillons traités et les différentes séquences obtenues par marqueur, ainsi que les séquences supplémentaires de Genbank utilisées dans les analyses, sont présentées en annexe 1 et 3. Les jeux de données *tufA* et *rbcl* ont été analysés séparément pour la délimitation d'espèce. Les jeux de données *tufA*, *rbcl* et 18s rDNA ont été concaténés pour la reconstruction phylogénétique de la famille.

2.a. Construction des arbres phylogénétiques

Pour la délimitation d'espèces, des arbres phylogénétiques en maximum de vraisemblance ou ultramétriques (inférence bayésienne), ont été reconstruits à partir des jeux de données par marqueur, pour lesquels seuls les haplotypes uniques ont été conservés.

Les arbres ML ont été réalisés sous RAXML (Stamatakis, 2014) sur le serveur CIPRES (Miller et al., 2010). Pour le marqueur *tufA*, le jeu de données a été partitionné en codons. Le jeu de données *rbcl* a été divisé en deux (fragments 5' et 3'), — compte tenu des informations génétiques divergentes obtenues pour ces deux fragments du gène — et en codons, soient six partitions au total. Pour les deux marqueurs, l'analyse ML a été effectuée selon la méthode de « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree* », sous le modèle GTR+I+G avec 1 000 répliqués de *bootstrap* (Stamatakis et al., 2008).

Les arbres ultramétriques ont été estimés avec le programme BEAST (Drummond et al., 2012) et réalisés sur CIPRES. Le jeu de données *tufA* a été partitionné en trois et chacune des partitions s'est vue attribuer le modèle évolutif le plus concordant (soient GTR+I+G, SYM+I+G et GTR+I+G), estimé sous Partition Finder v1.1.0 (Lanfear, Calcott, Ho, et Guindon, 2012). L'analyse pour le marqueur *tufA* a été réalisée sur 30 M de générations avec un échantillonnage toutes les 1 000 générations. Le jeu de données *rbcl* a été partitionné en fragments et codons et les modèles d'évolution estimés par Partition finder étaient les suivants : K80+I+G, GTR+I+G, SYM+G pour *rbcl*5' et GTR+I+G, HKY+G, K80+G pour *rbcl*3'. L'analyse pour le marqueur *rbcl* a été réalisée sur 40 M de générations, échantillonnées toutes les 1 000 générations.

Pour les deux marqueurs, le test d'hypothèse d'horloge moléculaire globale a rejeté l'hypothèse nulle et un modèle d'horloge relaxée, non corrélée suivant une loi log-normale a été appliqué. Les analyses ont été réalisées avec le modèle « Coalescent Constant Size » comme recommandé par Monaghan et al. (2009).

Pour la reconstruction phylogénétique basée sur la matrice multimarqueurs, les trois jeux de données (*tufA*, *rbcl* et 18S rDNA) ont été concaténés. Seuls les échantillons pour lesquels une séquence pour deux des trois marqueurs a été obtenue ont été conservés. Partition Finder a été une nouvelle fois utilisé pour estimer le schéma de partitions et les modèles évolutifs les plus adéquats à y associer. La phylogénie de la famille a été reconstruite à la fois par inférence bayésienne et par maximum de vraisemblance.

La reconstruction en maximum de vraisemblance a été menée sous RAXML sur CIPRES, sur le jeu de données partitionné en gènes et, pour les marqueurs chloroplastiques, en codons, soient dix partitions. La reconstruction ML a été produite sous l'algorithme « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree* », selon le modèle GTR + G (estimé comme le plus adapté si l'on considère la matrice dans son intégralité par PartitionFinder) et avec 1 000 réplicats de *bootstrap*.

L'inférence bayésienne a été menée avec MrBayes v.3.2 (Ronquist et Huelsenbeck, 2003). Le jeu de données a été préparé afin d'associer les modèles évolutifs estimés par Partition Finder aux 10 partitions (*tufA* : GTR+I+G, GTR+I+G, GTR+I+G ; *rbcl5'* : F81+G, K80+G, GTR+G ; *rbcl3'* : HKY+I, GTR+G, JC+G et enfin 18S rDNA : GTR+I+G). L'analyse en inférence bayésienne a été réalisée avec 50 M de générations, avec un échantillonnage de 1 000, et un *burn-in* de 10 %. Les *runs* ont été visualisés sous Tracer v.1.5. (Rambaut et Drummond, 2007) pour vérifier leur convergence ainsi que la valeur ESS des différents paramètres, avant d'être combinés et l'arbre consensus reconstruit (sous MrBayes).

2.b. Délimitation d'espèces

Les méthodes ABGD (bGMYC) et (m) (h) PTP ont été appliquées comme suit : La méthode ABGD a été appliquée directement sur les alignements par marqueur. Pour le marqueur *tufA*, l'analyse a été réalisée avec la méthode Kimura avec X fixé à 1 et les valeurs des autres paramètres conservées par défaut. Pour le marqueur *rbcl*, deux analyses indépendantes ont été menées, une pour le fragment *rbcl5'* et l'autre avec le fragment *rbcl3'*. Les jeux de données ont été analysés sous Jukes Cantor (X=0.5) et simple distance (X=1) respectivement pour *rbcl5* et *rbcl3'*.

La méthode GMYC a été exécutée sur les MCCT obtenus par l'analyse BEAST avec le package « split » sous R. La méthode bGMYC a été appliquée sur un sous-échantillonnage de 100 arbres issus de l'analyse BEAST. Des tests exploratoires ont été réalisés pour fixer les paramètres sous-jacents. Pour *tufA*, l'analyse a été réalisée avec 30 000 générations de MCMC, échantillonnées toutes les 100 générations et un *burn-in* des 20 000 premières générations. Pour *rbcl*, 45 000 générations ont été réalisées en excluant les 30 000 premières en tant que *burn-in* et en échantillonnant toutes les 100 générations.

La méthode hPTP a été menée sur les arbres en maximum de vraisemblance. Pour les deux marqueurs l'analyse a été réalisée sur 500 000 générations, avec un échantillonnage toutes les 100 générations et sans les *outgroups*. L'analyse mPTP, a été conduite sur le serveur en ligne, sur les arbres en ML et ultramétriques avec les paramètres par défaut.

2.c. Morphologie

Les observations morphologiques se sont essentiellement basées sur la monographie de Gepp & Gepp (1911) portant sur l'ensemble des Udoteaceae, les études de Littler & Littler (1990a) pour le genre *Udotea*, celles de Ducker (1967) pour *Chlorodesmis*, celles de Littler et Littler (1990b) et Coppejans et al. (2011) pour le genre *Rhipidosiphon*. Les caractères observés sont résumés dans les tableaux 16 à 22 du paragraphe A.1.4.

A.I.3. Diversité génétique

Le jeu de données analysé pour le marqueur *tufA* se compose de 518 séquences (852 bp) dont 179 haplotypes uniques, et présente 482 sites variables (soit 57,24 %) (Annexe 6). Pour le marqueur *rbcl*, 397 séquences ont été initialement obtenues (1365 bp) dont 139 retenues avec 498 sites variables (soit 35,7 %). Lorsque le marqueur *rbcl* est analysé en deux fragments, le fragment *rbcl5'* (763 bp) présente 287 sites variables (soit 37,61%) et *rbcl3'* (602 bp) contient 209 sites variables (soit 34,72 %).

Pour aider à la compréhension, le terme « clade » est employé dans l'exposé des résultats exploratoires pour désigner les SSHs, qui eux seront définis au terme des analyses.

3. a. Résultats exploratoires de la délimitation d'espèces

Délimitation d'espèce *tufA* : Pour le marqueur *tufA*, l'analyse de délimitation d'espèces a conduit à la délimitation de 39 (34-55, LRT 9.20e-5***) PSHs par la méthode GMYC, 43 par bGMYC, 53 par hPTP, 50 par mPTP et 51 par ABGD. Les analyses révèlent 23 PSHs communs aux cinq méthodes. Les résultats des cinq méthodes de délimitation appliquées au jeu de données *tufA* sont présentés en figure 14 et résumés en tableau 13. Les valeurs de support et probabilités *a posteriori* (PP) associées aux partitions définies respectivement par les méthodes hPTP et bGMYC sont données en annexes 7 et 8.

En termes d'incongruences entre les méthodes, GMYC et bGMYC regroupent les clades 18 et 19 ainsi que 21 et 22 en des PSHs uniques contrairement aux autres méthodes qui distinguent deux PSHs dans les deux cas. De plus, GMYC regroupe les clades 5 + 4 et 34 + 35 en un seul PSH. hPTP et mPTP séparent les clades 42, 38 et 20 en deux PSHs et le clade 11 est également divisé en deux PSHs pour mPTP et en trois PSHs pour hPTP. La méthode hPTP partage également le clade 44 en deux PSHs. ABGD regroupe les clades 12 + 13 en un seul PSH. En outre, hPTP et mPTP distinguent dans le clade 33 un PSH en singleton, « *Rhipidosiphon_sp_HADL_08566_KY205945_Hawaii* ». De même, ABGD sépare la séquence de « *Udoteaceae_sp_TS1503_KU361943_Hawaii* » du clade 24.

D'autres schémas de partition sont très partagés. C'est notamment le cas du clade 39, unique selon GMYC et bGMYC alors qu'il est subdivisé en deux par hPTP et mPTP et en trois par ABGD. De même, la partition des clades 26 à 29 est ambiguë, avec un seul PSH défini par GMYC et mPTP, deux PSHs par bGMYC et hPTP (26+27 et 28+29), et enfin cinq PSHs sont donnés par ABGD. Ces partitions n'ayant pas trouvé de majorité, c'est essentiellement la comparaison avec la délimitation sur le marqueur *rbcl* ainsi que la morphologie qui permettra la prise de décision.

Tableau 13 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données *tufA* pour la famille Udoteaceae

MÉTHODES	GMYC	bGMYC	hPTP	mPTP	ABGD
Nombre d'entités délimitées	39	43	53	50	51
Nombre de singletons	5	8	17	14	10

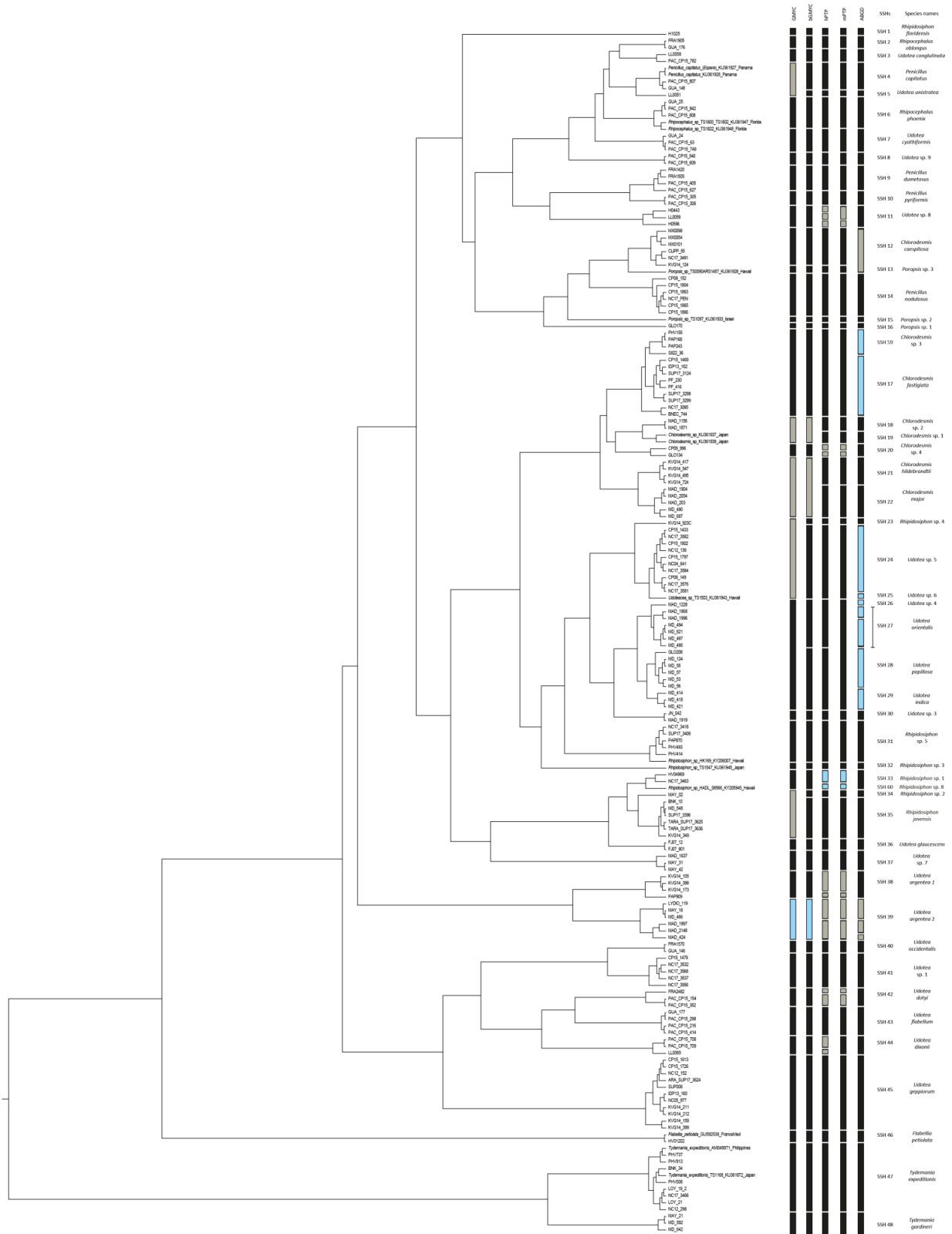


Figure 14 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour la famille Udoteaceae sur le jeu de données *tufA*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droite sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. (Vue d'ensemble)

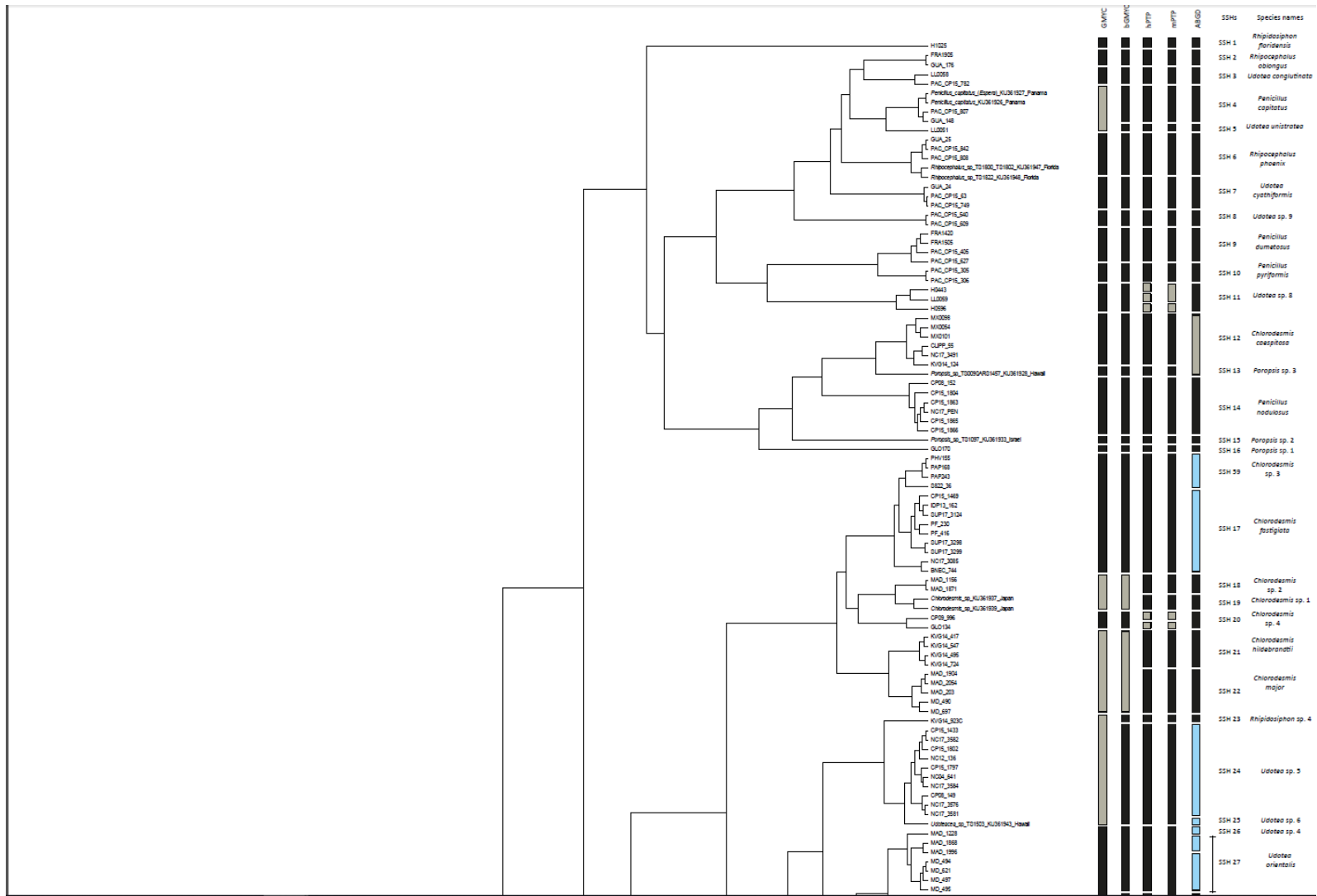


Figure 14bis : Zoom 1.

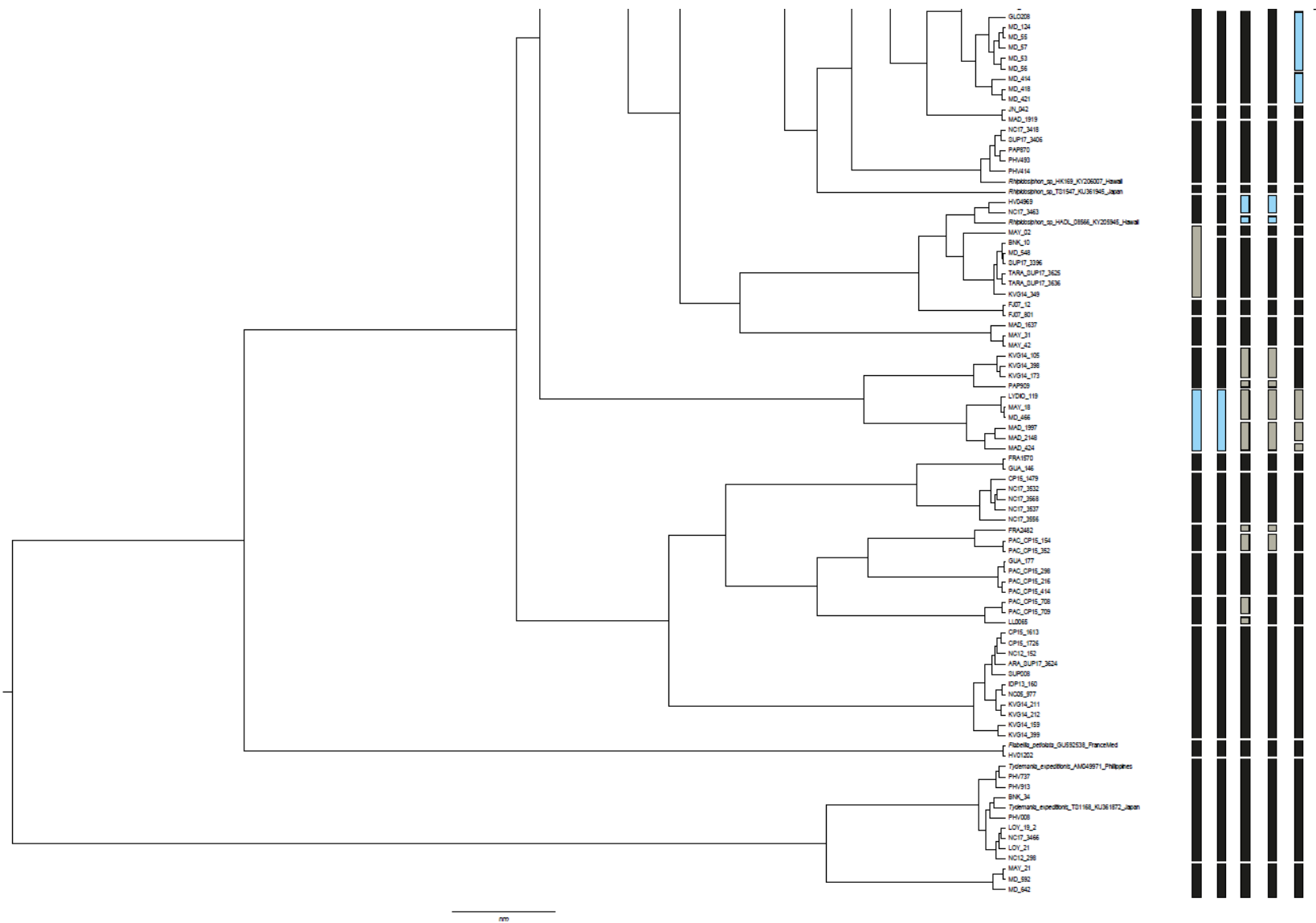


Figure 14tris : Zoom 2

Délimitation d'espèce *rbcl* : Les analyses sur le marqueur *rbcl* sont présentées en figure 15 et résumées en tableau 14. Elles ont conduit à la délimitation de 49 PSHs (34-55, LRT= 0,0127*) par la méthode GMYC, 48 par la méthode bGMYC, 53 par mPTP, 56 par hPTP, et 55 par ABGD. Les cinq méthodes montrent 35 PSHs communs. Le détail des valeurs de support et de PP associées aux méthodes hPTP et bGMYC respectivement, est donné en annexes 9 et 10.

Les incongruences apparaissent majoritairement avec la méthode hPTP qui présente un nombre de partitions plus important : ainsi elle partage en deux singletons les clades 55, 37, 51, 41 et 6 (de même que mPTP pour ce dernier cas). À l'inverse, hPTP et mPTP regroupent les clades 17 et 59 en une seule partition, tandis que deux voire trois PSHs sont définies par les autres méthodes. Quant à la méthode GMYC, elle subdivise le clade 47 en deux PSHs.

Quelques cas particuliers apparaissent, avec ABGD qui reconnaît les clades 21 et 22, alors que les autres méthodes donnent une partition unique. De même, ABGD distingue un singleton parmi le clade 4.

De plus, la partition des clades 26 à 30 avec le marqueur *rbcl* est équivoque : ABGD subdivise l'ensemble en cinq clades (30, 26, 27, 28 et 29) tandis que GMYC ne reconnaît qu'un seul et même PSH et bGMYC le découpe en deux PSHs, à savoir 26+30 et 27+28+ 29. Les méthodes hPTP et mPTP offrent une même configuration avec le groupement des clades 27+28+29, la subdivision du clade 26 en deux PSHs et la définition du clade 30 comme ABGD.

Enfin, tandis que les clades 52 et 36 sont considérés comme deux entités par les méthodes ABGD, hPTP et mPTP, un seul PSH est défini par les méthodes de coalescence (GMYC et bGMYC).

Tableau 14 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données *rbcl* pour la famille Udoteaceae

MÉTHODES	GMYC	bGMYC	hPTP	mPTP	ABGD
Nombre d'entités délimitées	49	48	56	53	55
Nombre de singletons	13	13	27	20	17

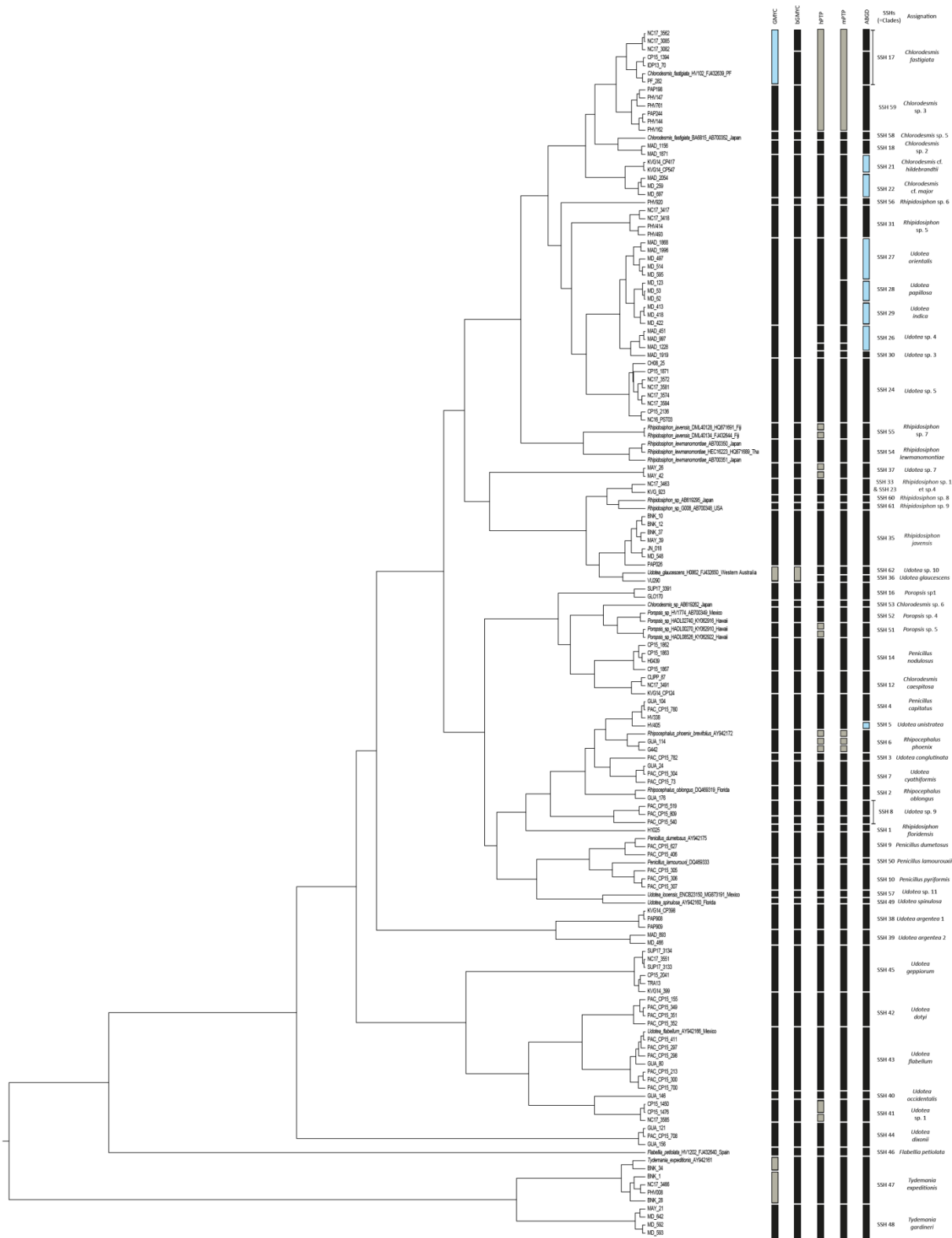


Figure 15 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour la famille Udoteaceae sur le jeu de données *rbcL*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droite sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. (Vue d'ensemble)

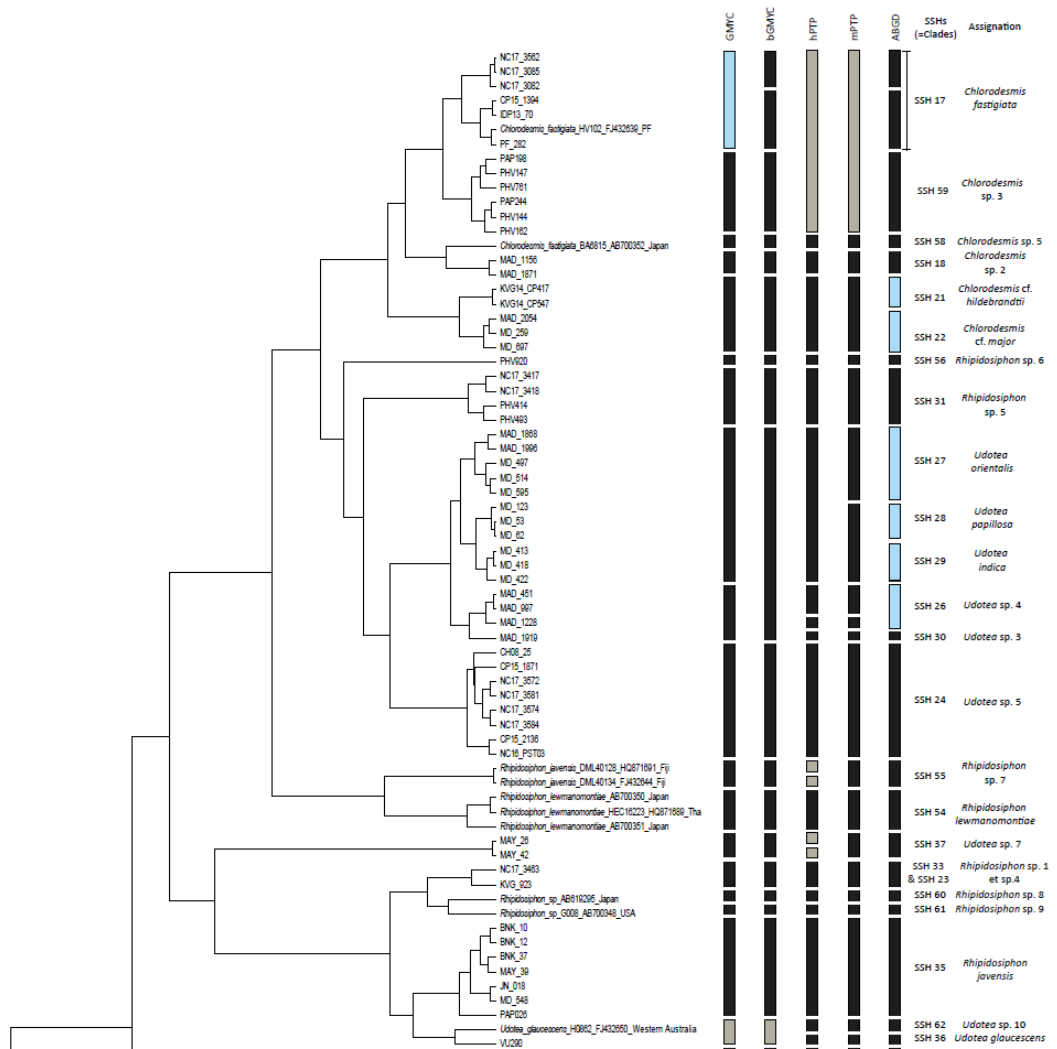


Figure 15bis: Zoom première partie (haut de l'arbre)

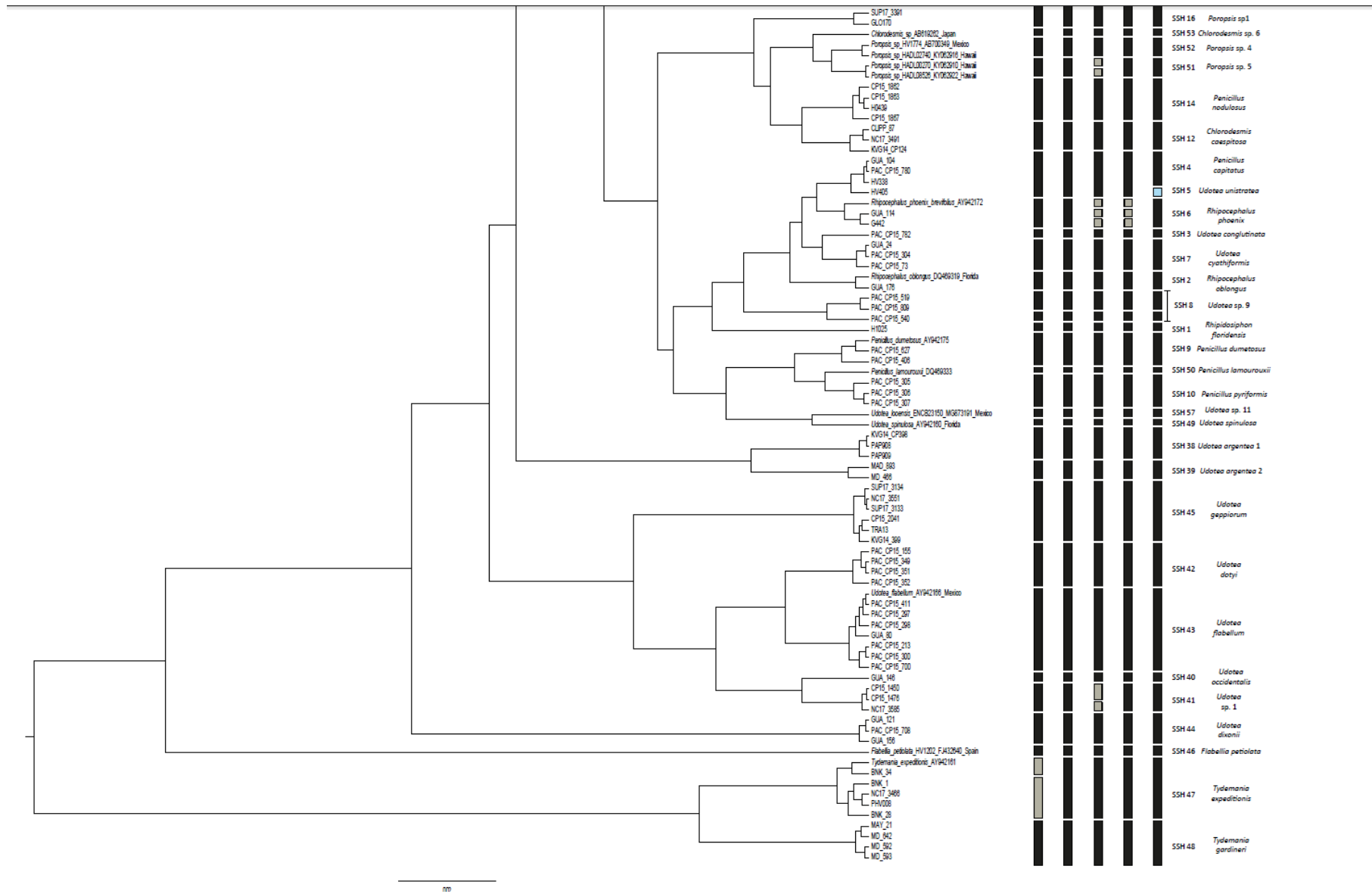


Figure 15tris: Zoom seconde partie (bas de l'arbre)

3.b. Définition, validation et assignation des SSHs aux espèces

La validation des SSHs a été réalisée en deux étapes : la première consistait à confronter les hypothèses obtenues entre les deux marqueurs puis dans un second temps, avec des observations morpho-anatomiques afin de les confirmer ou les réfuter. Par ailleurs, les observations morpho-anatomiques ont également permis d'assigner les SSHs à l'espèce, lorsque cela était possible.

Un nombre non négligeable de PSHs sont communs entre les méthodes au sein des deux jeux de données, *tufA* et *rbcl* (Tableau 15). Au final, 50 SSHs ont été définis à partir du marqueur *tufA* et 54 à partir du marqueur *rbcl*. Parmi les 42 SSHs retrouvés en commun pour les deux marqueurs, la plupart étaient congruents, ce qui permet, après vérification morpho-anatomique, leur validation.

Tableau 15 : Résumé du nombre de PSHs communs entre les différentes méthodes pour chaque marqueur. Les PSHs obtenus pour le jeu de données *tufA* sont indiqués en bleu, ceux pour *rbcl* en vert. Le nombre total de PSHs obtenus pour chaque marqueur est rappelé entre parenthèses pour chacune des méthodes.

<i>tufA</i> ; <i>rbcl</i>	bGMYC (43 ; 48)	hPTP (53 ; 56)	mPTP (50 ; 53)	ABGD (51 ; 55)
GMYC (39 ; 49)	35 ; 44	26 ; 38	28 ; 41	29 ; 41
bGMYC (43 ; 48)		34 ; 38	33 ; 42	34 ; 44
hPTP (53 ; 56)			47 ; 47	32 ; 39
mPTP (50 ; 53)				34 ; 44

Cependant, d'autres cas se sont révélés incongruents entre marqueurs et bien que certains ont pu être résolus par les observations morpho-anatomiques, d'autres nécessitent des analyses plus approfondies

Pour le marqueur *tufA*, les SSHs 17 et 59 sont regroupés en un seul PSH par la majorité des méthodes, excepté ABGD. Ces deux SSHs sont retrouvés bien distincts pour le marqueur *rbcl* avec l'ensemble des méthodes. De plus, le SSH 17 est subdivisé en deux PSHs par ABGD et bGMYC sur le marqueur *rbcl*. Les analyses morphologiques indiquent que les SSHs 17 et 59 sont bien distincts, et que l'ensemble des spécimens du SSH 17 correspondent à une même espèce. La définition de deux PSHs au sein du SSH 17 par certaines méthodes sur le marqueur *rbcl* peut être expliquée par des variabilités géographiques puisque certains échantillons proviennent de la même station et forment un clade légèrement marginal, ce qui a pu biaiser l'analyse de délimitation pour les méthodes en question.

Les SSHs 33 et 23 sont distincts dans l'arbre *tufA* mais sont regroupés sous une même partition dans l'analyse *rbcl*. Il s'agit de singletons, et l'interprétation en est délicate sans un échantillonnage plus riche. Cependant, les analyses morphologiques confirment les résultats de l'analyse *tufA* et indiquent qu'il s'agit de deux espèces différentes, alors assignées à *Rhipidosiphon* sp. 1 et *Rhipidosiphon* sp. 4.

Par ailleurs, dans l'analyse *tufA*, au sein du SSH 33 se trouve également un spécimen d'Hawaï, qui apparaît dans un SSH distinct (SSH 60) dans l'analyse *rbcl* (N.B : non visible sur la figure 15, car la séquence a été collapsée sous AB619295 du Japon). Ainsi, les spécimens d'Hawaï et du Japon (SSH 60) sont considérés comme les représentants d'une espèce distincte (*Rhipidosiphon* sp. 8).

L'échantillon PAC_CP15_540, faisant partie du SSH8 dans l'analyse *tufA*, est séparé en un singleton dans l'analyse *rbcl*. La vérification morphologique nous permet de confirmer que cet échantillon est similaire à ceux du SSH8 et il s'agit d'une seule et même espèce assignée à *Udotea* sp. 9. La séparation au sein de *rbcl* peut être expliquée par une séquence de moins bonne qualité et plus courte que celle des autres échantillons.

Le SSH 39 est divisé en deux par les méthodes PTP(s) et en trois par ABGD dans l'analyse sur le marqueur *tufA*. Pour le marqueur *rbcl*, un seul et unique clade est défini. Les analyses morpho-anatomiques indiquent qu'il s'agit d'échantillons similaires morphologiquement et seul un SSH sera considéré.

Les SSHs 26 à 29, tels que définis par la méthode ABGD sur les deux marqueurs, sont regroupés dans l'analyse pour le marqueur *tufA* en un seul PSH par les méthodes GMYC et mPTP et en deux PSHs (26 + 27 et 8 +29) par les méthodes bGMYC et hPTP. Pour le marqueur *rbcl*, la méthode GMYC désigne deux PSHs (27+28+29 et 26 associés avec 30), la méthode bGMYC désigne un seul PSH pour l'ensemble, la méthode hPTP définit trois PSHs (27+28+29 et 26 divisé en deux) et la méthode mPTP désigne quatre PSHs (27, 28+29, et 26 également découpé en deux). Cet ensemble de partitions représente des incongruences multiples, entre les méthodes au sein d'un même marqueur et entre les marqueurs. Seule la méthode ABGD renvoie des partitions congruentes entre les deux marqueurs (sauf pour le PSH 27 divisé en deux avec le marqueur *tufA*). Une attention particulière a donc été portée lors des analyses morpho-anatomiques afin de résoudre ces conflits. Finalement, les SSHs définis suivent les partitions proposées par ABGD et les observations morpho-anatomiques pour identifier quatre espèces bien distinctes (N.B. : le SSH 27 divisé en deux avec le marqueur *tufA* représente un seul SSH, comme identifié avec *rbcl*). Ces dernières présentant une diversification récente, cela met en évidence la potentielle lacune de variabilité des séquences pour les marqueurs *tufA* et *rbcl*. Néanmoins, ABGD aboutit à des partitions correctes ; donc il serait davantage question ici des failles des méthodes GMYC(s) et PTP(s) pour les cas de radiations récentes, soulevées dans des études précédentes (Pons et al., 2006 ; Zhang et al., 2012 ; Luo et al., 2018).

Dans l'analyse sur le marqueur *rbcl*, deux SSHs sont définis pour des espèces toutes deux assignées à *U. glaucescens*, une provenant de nos collections, et l'autre correspondant à une séquence de Genbank. Les analyses morphologiques sur nos échantillons, ainsi que leurs localités (Fidji, Salomon, Vanuatu) proches de la localité type de l'espèce (Tonga) nous indiquent qu'il s'agit d'*Udotea glaucescens*. À l'inverse, la séquence de Genbank (H0862) provient de l'ouest de l'Australie (Rowley Shoals) et l'identification morphologique n'est pas détaillée. Nous concluons donc que nos échantillons, formant un SSH congruent entre les méthodes et les marqueurs, peuvent être assignés à l'espèce *U. glaucescens* et une vérification de l'échantillon dont la séquence est disponible sur Genbank est à réaliser.

Un échantillon identifié comme *U. unistratea* forme un SSH à part entière dans l'analyse *tufA* (SSH 5), tandis que dans l'analyse sur le marqueur *rbcl*, une séquence identifiée sous la même espèce est regroupée au sein du SSH 4 (*Penicillus capitatus*), excepté sous la méthode ABGD. Une seule séquence est disponible pour chaque marqueur, et les singletons sont reconnus comme pouvant biaiser les analyses de délimitations d'espèces. Par ailleurs, ces espèces sont retrouvées proches phylogénétiquement dans les études précédentes (coppejans et al., 2011 ; Lagourgue et al., 2018) et cela peut remettre en question l'existence de deux espèces bien distinctes. Dans le cadre de cette

étude, *U. unistratea* sera tout de même considérée comme une espèce indépendante de *P. capitatus* mais ceci est un point à approfondir par le séquençage d'autres échantillons pour cette espèce.

Enfin, dans l'analyse à partir du marqueur *tufA*, la séquence d'un échantillon d'Hawaï est regroupée par les méthodes GMYC(s) et PTP(s) au SSH 24 (*Udotea* sp. 5) mais séparée en singleton par ABGD. Des analyses complémentaires ont pu être réalisées à partir de données non publiées sur un échantillon du Japon (séquences *tufA*, *rbcL* et 18S rDNA) fournies par un collaborateur (T. Sauvage, novembre 2018) et montrent que ces spécimens (Hawaï et Japon) correspondent sans aucun doute à une même espèce distincte. Dans le cadre de cette étude, la séquence d'Hawaï sera donc définie comme un SSH à part entière (SSH 25).

Ainsi, 62 SSHs ont été définis pour les deux marqueurs confondus. Parmi eux, 27 SSHs ont pu être identifiés à l'échelle spécifique, auxquels s'ajoutent cinq assignations qui demandent confirmation. Enfin, 13 SSHs étudiés morphologiquement ne correspondent pas à des espèces décrites actuellement, et pourraient correspondre à de nouvelles espèces. L'assignation des différents SSHs aux niveaux générique et spécifique est détaillée en partie A.1.4. Par contre, 16 SSHs correspondent à des séquences Genbank ou de collaborateurs. L'accès au matériel biologique n'a pu être possible, et ces SSHs n'ont pu être vérifiés morphologiquement et validés.

A.1.4 .Diversité morphologique

D'un point de vue pratique, les différents résultats des observations morpho-anatomiques sont présentés pour chacun des genres tels que définis à ce jour sur une base morphologique pour la majorité. Les informations concernant les espèces de référence sont reportées quand elles sont disponibles. Les SSHs sont précisés dans chaque tableau, associés aux caractères morpho-anatomiques et à leur assignation à l'espèce lorsque c'était possible. Il convient de préciser que certains SSHs ont été considérés au sein d'un même ensemble sur la base de leur identification morphologique initiale, mais cela ne veut pas dire qu'ils sont proches phylogénétiquement dans les analyses suivantes. Les genres (redéfinis) et les caractéristiques associées (monophylie, composition spécifique et description morphologique) seront détaillés en partie A.1.5.

4 a. Les espèces d'*Udotea*

Les espèces morphologiquement assimilées au genre *Udotea* sont présentées ci-dessous, en deux groupes : celles dont les siphons de la lame possèdent des appendices et considérées comme intégralement cortiquées ; et celles sans appendices considérées comme partiellement ou non cortiquées. Une première partie s'intéresse au préalable au terme « appendices » et propose, à partir de nos observations, une redéfinition du caractère.

(i) Révision de la définition des termes « appendices » et « protubérances »

La révision du terme « appendice » est proposée afin de clarifier la typologie des structures secondaires présentes sur les siphons de la lame chez le genre *Udotea*. Différents termes ont été employés en fonction des études et des auteurs ce qui rend leur qualification et leur interprétation difficiles : « courtes proéminences », « vraies excroissances latérales », « appendices pédonculés » et « branches pseudo-latérales » par Gepp et Gepp (1911) ; « filaments secondaires » par Farghaly, 1980) ; « appendices » par Littler et Littler (1990a) et Kooistra (2002) ; « branches latérales » par Tseng et Dong, 1975.

Dans cette étude, le terme « appendices » désigne des structures secondaires bien développées, divisées dichotomiquement ou lobées, possédant de nombreux apex différenciés. Ces structures sont contiguës et plus ou moins intriquées entre elles et forment un cortex. Ces structures sont donc associées à la cortication de la lame et les espèces possédant des appendices sur les siphons de la lame sont considérées comme complètement cortiquées (les appendices étant toujours présents au niveau du stipe) (Figure 16).

Le terme « protubérances », quant à lui, désigne des excroissances présentes sur le siphon. Ces structures sont simples ou subdivisées (par exemple bilobées), mais beaucoup moins développées que les appendices. Elles ne permettent pas la formation d'un vrai cortex, et les espèces en question présentent une cortication incomplète de la lame. De plus, chez certaines espèces, les protubérances sont restreintes à la partie basale de la fronde (zone de jonction avec le stipe) et absente dans le reste de la lame. Dans ce cas, la cortication de la lame est considérée comme absente (espèces non cortiquées). (Figure 16).

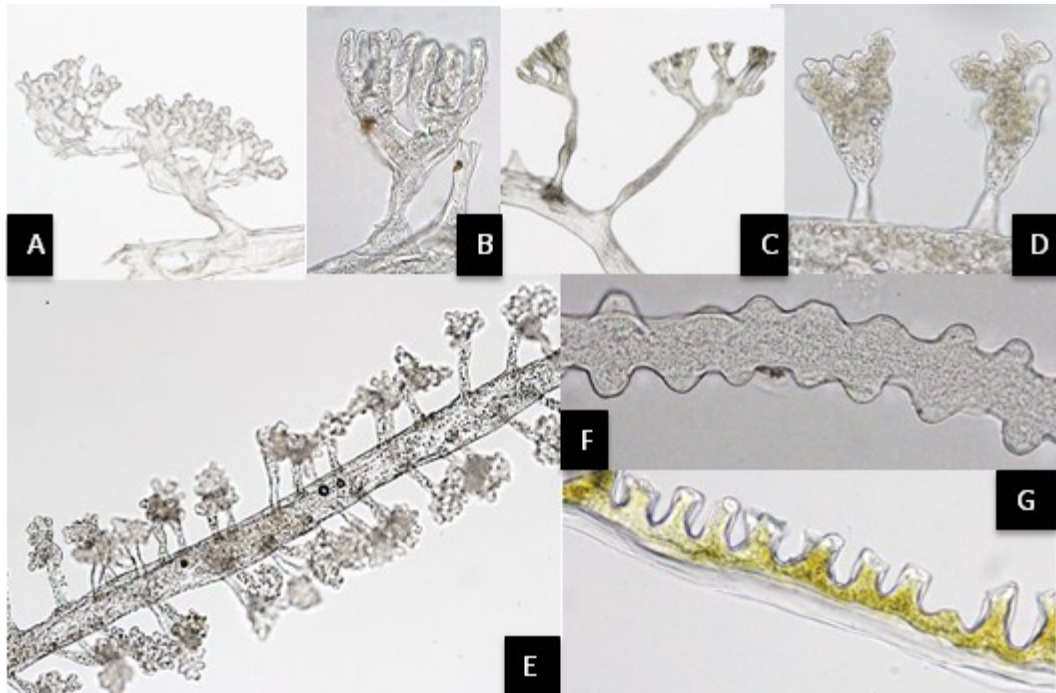


Figure 106: Illustrations des différentes structures de cortication. A-E : Appendices. A : multiples ramifications dichotomiques ; B et C : aspect « finger-like » ; D : lobé ; E : vue d'ensemble, formation d'un cortex ; F-G : Protubérances. F : tout autour du siphon ; G : uniquement à la surface exposée des siphons externes.

(ii) Espèces d'*Udotea* entièrement cortiquées

Les espèces de ce groupe sont toutes entièrement cortiquées (fronde et stipe) et ont en commun des appendices sur les siphons de la lame.

Elles ont un port extérieur semblable, avec une fronde en forme d'éventail (flabellée), et plus ou moins lobée ou découpée en fonction des espèces. La lame est épaisse, donnant à ces espèces un aspect grossier, et leur système rhizoïdal est développé et forme un bulbe.

Elles se distinguent entre elles par la forme de leurs appendices et le diamètre de leurs siphons, ces derniers étant relativement fins (< 80 μm dans la lame). (Tableau 16)

Parmi les huit SSH traités dans ce groupe, cinq ont pu être assignés au niveau spécifique et un semble correspondre à une nouvelle espèce.

Certaines difficultés ont été rencontrées pour la désignation de l'espèce *Udotea argentea* puisque deux SSHs correspondent à la diagnose initiale (SSH 38 et 39) et ne se distinguent que par quelques caractères. Une de ces deux espèces correspond aux descriptions proposées par Gepp et Gepp (1911) ou encore Coppejans et al. (2001) pour des échantillons de Papouasie Nouvelle-Guinée, tout comme nos échantillons. Néanmoins, les informations morphologiques disponibles dans la diagnose de l'espèce ne nous permettent pas de déterminer si les spécimens décrits par ces auteurs (et correspondants également au SSH 38), représentent l'espèce ou si cette dernière est plutôt représentée par le SSH 39.

Tableau 16 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces d'*Udotea* entièrement cortiquées divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND : non documenté ; NO : non observé.

ESPÈCE	FRONDE	ASPECT DES SIPHONS	DIAMÈTRE DES SIPHONS DE LA FRONDE (µm)	DICHOTOMIES ET CONSTRICTIONS	STRUCTURES SECONDAIRES DES SIPHONS DE LA FRONDE	DIAMÈTRE DES SIPHONS DU STIPE (µm)	STRUCTURES SECONDAIRES DES SIPHONS DU STIPE	RHIZOÏDES	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT	
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>U. flabellum</i>	Flabellée ; très variable : simple à fortement divisée ou lobée ; vert clair à foncé ; modérément calcifié	Subparallèles à entremêlés ; non poreux	22-50	Dichotomies peu fréquentes ; constrictions absentes ou légèrement asymétriques	Appendices espacés de manière irrégulière ; long pédoncule (∅ : 8-28 µm) ; ramifications dichotomiques ; en bouquet ; nombreux apex courts et ronds (boursofflés ou tronqués)	20-80	Appendices similaires à ceux de la lame : divisés dichotomiquement en bouquet ; apex boursofflés et ronds ou aplatis ; pédoncule plus large que le diamètre du siphon	Masse rhizoïdale bulbeuse à allongée	Antilles	SSH 43
	<i>U. occidentalis</i>	Flabellée ; lobée ou découpée ; très calcifiée ; vert-gris clair à la base et vert foncé à la marge	Parallèles à subparallèles non poreux	20-50	Dichotomies peu fréquentes ; constrictions asymétriques	Nombreux appendices ; en lobes ou boursofflés en inflorescence ; 6 à 20 apex ronds et concaves en formes de bouton	40-70	Appendices divisés successivement ; aspect « finger-like » ; pédoncule en sablier (∅ = 16-24 µm) ; apex ronds, trapus et boursofflés	Masse rhizoïdale bulbeuse	St-Thomas, îles Vierges	SSH 40
	<i>U. geppiorum</i>	Flabellée ; lobée et découpée ; souvent plus haute que large ; zonée ; marge lobée ou incisée ; vert clair	Parallèles à subparallèles apex ronds ; appendices en pousses à la marge ;	25-40	Dichotomies rares	Appendices branchus et divisés dichotomiquement ; 200-500 µm long ; ∅ pédoncule = 10-15 µm	35-60	Appendices divisés dichotomiquement ; dichotomies terminales (une par branche) ; aspect de siphons latéraux déformés pour certains ; 300-500 µm long ; ∅ pédoncule = 10-30 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse ; rhizoïdes sans constrictions ; de deux tailles : ∅ I ^R = 48 µm ; ∅ II ^R = 10-20 µm ; raides (certains toruleux)	Palao, îles Caroline	SSH 45
	<i>U. dotyi</i>	Flabellée ; lobée ; plus large que haute ; très calcifiée ; vert jaune à vert gris foncé	Subparallèles à entremêlés ; non poreux	28-80	Constrictions asymétriques	Courts appendices en 2 rangées opposées ; en capitule (sommet plat) ; apex plats ou boursofflés et ronds ; ∅ pédoncule = 12-24 µm	24-100	Appendices en capitule ; long pédoncule (∅ = 16-56 µm) ; apex ronds ou tronqués	Masse rhizoïdale bulbeuse ou fibreuse	Grenadines (Petites Antilles)	SSH 42
	<i>U. norrisii</i>	Lame découpée en longs et fins segments ; aspect grossier et broussailleux ; fortement calcifié ; gris vert		40-80	Constrictions asymétriques	Appendices espacés, irréguliers ; avec long pédoncule ; apex aplatis à ronds	80-120	Appendices ramifiés successivement ; apex aplatis ou émoussés	Masse rhizoïdale bulbeuse et emmêlée	Bahamas	

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT										
<i>U. dixonii</i>	Flabellée ; succession de lobes ; plus haute que large ; légèrement calcifiée ; vert jaune à vert foncé	Subparallèles à entremêlés ; cylindriques ou légèrement moniliformes non poreux	20-48	Constrictions asymétriques	Appendices en deux et irrégulièrement ramifiés ; larges et tortueux, en bouquet ou en capitule ; aspect « finger-like » ; apex ronds boursoufflés ou tronqués et aplatis en forme de bouton ; Ø pédoncule = 12-20 µm	24-60	Appendices divisés de manière dichotomique, apex trapus en forme de doigts ; Ø pédoncule = 12-24 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse ou fibreuse	Belize	SSH 44
<i>U. argentea</i>	Flabellée ; variable : simple, sub-réniforme à lobée ; parfois zonée ; vert cendré ; marge entière, érodée, ou lobée	Parallèles à subparallèles non contigus	40-60	Constrictions asymétriques	Nombreux appendices courts et distiques (100-180 µm long) ; constriction à la base ; pyriformes ; simples ou plus ou moins lobés ; <i>f. typica</i> : 2-6 lobes parfois bosselés ; 2 à 9 proéminences arrondies, parfois aplatis ou lobés <i>var. spumosa</i> : allongés et pyriformes, généralement simples ; apex arrondis (dans la partie basale) ou aplatis (partie supérieure)		Appendices 1 à 4 fois ramifiés dichotomiquement ; 0,5-1mm long ; apex très obtus	Masse rhizoïdale bulbeuse	Mer Rouge, Égypte	
<i>Udotea fragifolia</i>	Flabellée ; ronde ; fine et délicate ; légèrement zonée ; vert-gris ; légèrement calcifiée	Dégressifs vers l'apex	25-40	ND	Appendices ¹⁴ simples ; recourbés ; sans constrictions ; apex concave	ND	ND	ND	Xisha Is., Guandong Province, Chine	
<i>Udotea reniformis</i>	Flabellée en forme de rein ; marge entière ; base cordiforme et asymétrique ; siphons à la surface visibles ; gris-vert ; très calcifiée	Dégressifs vers l'apex	25-50	ND	Appendices ¹ ramifiés dichotomiquement 1-4 fois ; jusqu'à 250 µm de long ; sans constrictions ; apex concaves	ND	ND	ND	Xisha Is., Guandong Province, Chine	
<i>Udotea tenax</i>	Campanulée ; très zonée ; gris-vert ; fortement calcifiée	Dégressifs vers l'apex	35-60	ND	Appendices ¹ ramifiés dichotomiquement 1-4 fois ; jusqu'à 265 µm de long ; constrictions ; apex concaves	ND	ND	ND	Xisha Is., Guandong Province, Chine	

⁴ Pour les espèces *Udotea* décrites par Tseng et Dong (1975), les auteurs indiquent la présence de « branches latérales » mais ces structures ne sont pas illustrées. Nous supposons ici, compte-tenu de la description associée, qu'il s'agit d'appendices.

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>Udotea renuifolia</i>	Flabellée et cunéiforme; fine; zonée; siphons à la surface visibles; légèrement calcifiée; gris-vert	Dégressifs vers l'apex	20-40	ND	Appendices ¹ simples; sans constrictions; apex concaves	ND	ND	ND	Xisha Is., Guandong Province, Chine	
	<i>Udotea velutina</i>	Flabellée et réniforme; cordiforme et symétrique à la base; large; texture en velours; zonée; marge entière; jaune-vert; légèrement calcifiée	Dégressifs vers l'apex	30-70	ND	Longs appendices ¹ ramifiés dichotomiquement 1-3 fois; constriction à leur base; apex concaves	ND	ND	ND	Xisha Is., Guandong Province, Chine	
	<i>Udotea xishaensis</i>	Flabellée; large; plus ou moins plissée à la marge; siphons en surface visibles; vert-gris; modérément calcifiée	Légèrement dégressifs à l'apex	25-40	ND	Appendices ¹ ramifiés dichotomiquement; jusqu'à 160 µm de long; constrictions; branches latérales simples à la marge; apex concaves	ND	ND	ND	Xisha Is., Guandong Province, Chine	
	<i>Udotea yamadae</i>	Flabellée; ronde ou réniforme; parfois lobée; fine; souvent lacérée; parfois zonée; vert; modérément calcifiée	Ondulés	33-39	Constrictions marquées; asymétriques	Appendices simples ou fourchus; apex plus ou moins obtus;	NA	ND	ND	Hateruma Is, Okinawa, Japon	

ESPÈCES À VALIDER ET ESPÈCES NOUVELLES	<i>U. sp1</i> (sp. nov.)	Flabellée ; zonée	Parallèles à subparallèles toruleux (nombreuses constrictions ou pincements)	25-40 (50 aux renflements subdichotomiques ; 10-20 aux constrictions)	Allongées + léger épaississement Renflement subdichotomique	Nombreux appendices en rang de deux (opposés ou décalés) ; lobés avec dichotomies terminales ; longueur : 60-130 µm ; pédoncule évasé (∅ base = 20-30) µm puis 10 µm	50-70	Appendices ramifiés dichotomiquement ; en capitole (sommets plats) ; apex ronds ou aplatis ; 360-500 µm long ; ∅ pédoncule =10-20 µm ; <u>Dans zone de transition :</u> Petites pousses (50 µm long) ou appendices (120-180 µm lg) ; ∅ = 20-50 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse ; deux types rhizoïdes : ∅ I ^R = 30-70 µm ; ∅ II ^R = 10 µm	Nouvelle-Calédonie	SSH 41
	<i>U. argentea 1</i>	Flabellée ; lobée ou très découpée ; zonée ; multistromatique tout le long	Parallèles à subparallèles taille dégressive	30-50 (100)	Constrictions asymétriques	Nombreux appendices longs et lobés ; alternés ou en face ; longueur =100-200 µm ; ∅ pédoncule = 10-20 µm	30-100	Appendices ramifiés dichotomiquement et digités (« finger-like ») ; longs et toruleux ; constrictions sur appendices ; longueur= 370-800 µm ; largeur = 600-650 µm ; ∅ branches =30-40 µm ; ∅ pédoncule =60 puis 40 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse ; deux types rhizoïdes : I ^R : difformes (∅ = 30-70 µm) II ^R : raides (∅ = 10-20 µm) ; pas de constrictions	Papouasie Nouvelle-Guinée	SSH 38
	<i>U. argentea 2</i>	Flabellée ; lobée ; zonée ; multistromatique tout le long (quelques spécimens avec marge monostromatique)	Parallèles à subparallèles taille dégressive	50-80	Constrictions asymétriques	Nombreux appendices lobés avec digitations terminales, en rang de 2 ; ∅ pédoncule = 10-15 µm ; hauteur = 100-150 µm	25-100(160)	Appendices ramifiés avec digitations terminales enflées ; longueur= 300-340 µm ; ∅ pédoncule= 10-25 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse ; deux types rhizoïdes : ∅ I ^R =40 µm ; ∅ II ^R = 10-20 µm (raides, certains très toruleux) ; apex très difformes et variés	Madagascar	SSH 39

(iii) Espèces d'*Udotea* partiellement ou non-cortiquées

Ce groupe rassemble les espèces *Udotea* qui possèdent des siphons dénudés ou lisses (sans protubérances), ou encore des protubérances réparties, soit le long des siphons de la lame, soit uniquement sur les siphons de la base. Parmi les 11 SSHs présentés, six ont pu être assignés au niveau spécifique (Tableau 17).

Les espèces d'*Udotea* étudiées et appartenant à ce groupe se ressemblent par leur forme délicate et gracile avec une lame mince, leur taille souvent plus petite que les espèces cortiquées et leur système rhizoïdal plus réduit.

Différents caractères permettent cependant de les distinguer.

La forme des siphons de la lame peut être cylindrique, toruleuse, moniliforme ou encore varier le long de la lame. Le diamètre des siphons est également très variable entre les espèces, certaines ayant des siphons fins (< 45 µm), comme *U. orientalis*, *U. papillosa* ou *U. indica* par exemple, tandis que d'autres ont des siphons de diamètre beaucoup plus large (> 90 µm) à l'image de *U. glaucescens*, *U. abbotiorum* ou *U. fibrosa*.

Le type de constriction (symétriques ou asymétriques) aux dichotomies est un autre caractère clé. D'ailleurs, il a été observé que chez les espèces de l'ouest de l'océan Indien, les constriction étaient asymétriques tandis qu'elles sont symétriques chez les espèces des Antilles ou de l'Atlantique (excepté *U. explanata* de l'océan Indien présentant des constriction symétriques) (Gepp et Gepp, 1911, Littler et Littler, 1990a).

Elles se différencient également par la forme des appendices du stipe, pouvant être plus ou moins divisés dichotomiquement, en forme de doigts (« finger-like ») ou bien plus trapus et grossiers. Les apex des appendices sont également distincts avec des formes boursouflées, tronquées ou aplaties, rondes ou pointues.

Enfin, la présence ou l'absence de protubérances sur les siphons de la lame ainsi que la forme et disposition de ces dernières et un autre caractère clé. En effet, parmi les espèces avec des protubérances, celles-ci peuvent être disposées tout autour des siphons de la lame (*U. papillosa*, *U. goreau*), uniquement sur les parties exposées des siphons externes (*U. spinulosa*, *U. indica* et *U. palmetta*) ou en partie basale de la lame (*U. loensis*, *U. luna*) ou encore observées en verticilles sur la partie apicale de la lame (*U. verticillosa*). La forme des protubérances est également un caractère différenciant les espèces entre elles. Par exemple, *U. palmetta* se distingue de *U. indica* par des protubérances coniques et pointues, tandis qu'elles sont peltées, tronquées et obtuses chez *U. indica*. Le niveau de simplicité des protubérances (simple vs pluri-épineuses ou plurilobées par exemple) est également pris en compte. Lorsque ces précédents critères sont similaires, la forme de leur base peut être considérée. Par exemple, *U. palmetta* et *U. spinulosa* possèdent des protubérances de même forme (pointues) et dans la même disposition, mais chez la première elles sont sessiles, tandis qu'elles sont pédonculées chez la seconde.

Finalement, les espèces qui possèdent des protubérances se distinguent plus facilement que celles aux siphons dénudés et alors que les premières ont toutes été identifiées, ce n'est pas le cas des secondes.

De plus, dans la région Indo-Pacifique, seules *U. orientalis* et *U. explanata*, sont décrites avec des siphons lisses. *U. explanata* n'a pas été retrouvée dans nos collections, les espèces étudiées provenant de l'Indo-Pacifique présentant toutes des siphons plus fins que cette dernière et des constriction asymétriques au-dessus des dichotomies. *U. orientalis* a été attribué au SSH 27, en se basant sur la taille du thalle, la forme de la lame ou encore la forme des appendices du stipe. Les quatre autres SSHs caractérisés par des siphons dénudés n'ont pas pu être identifiées (reportées comme *U. sp.* 3, 4, 5 et 7) à partir des diagnoses disponibles.

Tableau 17 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces d'*Udotea* partiellement ou non cortiquées divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND : non documenté ; NO : non observé.

ESPÈCES	FRONDE ; STIPE	ASPECT SIPHONS	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	DICHOTOMIES ET CONSTRICTIONS	STRUCTURES SECONDAIRES	DIAMÈTRE SIPHONS STIPE (µm)	STRUCTURES SECONDAIRES	ZONE TRANSITION	RHIZOÏDES	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT	
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>U. orientalis</i>	Flabellée ou cordiforme, parfois cunéiforme ; zonée ; surface striée longitudinalement ; pluristromatique ; multisiphoné	Souples ; conglutinés de manière dense par calcification ; tortueux vers la marge (constrictions) apex ronds	25-35 apex : 15 Dégressif	Constrictions asymétriques ; allongées ; sans épaissement (ou léger)	Aucune	40-50 (80) Dégressif	Nombreux appendices divisés dichotomiquement ; trapus et grossiers ou très ramifiés ; bouquet de courtes dichotomies terminales ; apex petits et obtus, ou émoussés, parfois ovoïdes, enflés et ronds	Continue ; quelques branches latérales courtes et simples ou protubérances ; Ø siphons = 30-70(90) µm ; trois types de structures : 1) protubérances simples ; 2) appendices ; 3) longs siphons latéraux fins, et raides (ébauche d'appendice en croissance)	Masse rhizoïdale bulbeuse à allongée	Philippines	SSH 27
	<i>U. indica</i>	Flabellée ronde, obovale ou irrégulière ; zonée ; souvent proliférations larges à la marge ; pluristromatique ou tristromatique ; multisiphoné	Subparallèles ; souples ;	20-40	Constrictions asymétriques	Nombreuses protubérances unilatérales ; courtes ; peltées ou tronquées ; simples ou bilobées ; uniquement sur la surface exposée des siphons (externes) ; longueur = 20-50 µm ; concentration de chloroplastes au niveau des protubérances	60-70	Appendices avec dichotomies terminales en bouquet (aspect « finger like ») ; longueur = 280 µm ; Ø branches = 40-30 µm ; dichotomies anisomorphes (Ø une branche = 60 µm ; autre = 40 µm ; pas constrictions	Ø siphons = 20-40 µm ; dichotomies anisomorphes (une seule branche constrictée) ; protubérances bilobées ou plus développées (plus ramifiées) ; uniquement sur une face du siphon ; apex ronds	Masse rhizoïdale bulbeuse ; Ø rhizoïdes = 30-40 µm ; Ø latéraux = 10 µm	Pakistan	SSH 29
	<i>U. papillosa</i>	Flabellée et cunéiforme ; striée ; non zonée monostromatique ; multisiphoné	Droits et cylindriques ; apex ronds	30-45 apex : 10-20	Constrictions asymétriques	Nombreuses protubérances simples ; rondes, obtuses ou coniques et apiculées ; en rang unique ou double ; tout le long du siphon ; longueur = 10 µm	30-50	Protubérances en verticilles ; parfois fourchues ou allongées ; appendices fins ; ramifications hautes ; dichotomies terminales ; long pédoncule avec constriction basale ; apex ronds et enflés	Ø siphons = 15-40 µm ; épaissement aux dichotomies ; protubérances éparses et longues ; certaines papilles (coalescence des siphons)	Masse rhizoïdale bulbeuse ; deux types rhizoïdes : I ^R : raides et lisses (Ø = 40 µm) ; II ^R : tortueux (Ø = 5-20 µm) ; dichotomies avec ou sans constriction ou anisomorphes	Indonésie	SSH 28

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>U. palmetta</i>	Flabellée et ronde ; zonée ; marge entière ou lacérée ou avec proliférations ; bi- à pluristromatique (3-5 couches) ; multisiphoné	Subparallèles	30	Rares ; constrictions asymétriques	Nombreuses protubérances unilatérales, courtes et simples ou bifides (rarement trifide) ; pointues ; sessile ; uniquement sur siphons externes	ND	Appendices ramifiés 2-4 fois dichotomiquement ; terminaison digitée ; apex pointus	ND	Petite masse rhizoïdale, bulbeuse ou allongée	Cargodos Carajos (Maurice)	
	<i>U. explanata</i>	Lame flabellée plate ; fissile, marge lacérée ou lobée (croissance inégale) ; surface fibreuse ; pluristromatique ; multisiphoné	Droits ; parallèles ; surface poreuse	50-65	Constrictions symétriques	Aucune	ND	Appendices ramifiés dichotomiquement ; apex court obtus ou tronqués	Continue ; cortex spongieux-velouteux	NA	Celèbes ; Golf d'Arabie	
	<i>U. polychotomis</i>	Flabellée ; simple ou lobée ; base cunéiforme ; légèrement zonée ;	Cylindriques ; légèrement ondulés à la marge ; apex pointus ; constrictions isolées ; subparallèles	26-52 (78)	Polychomies (dichotomies et trichotomies) ; Constrictions	Protubérances unilatérales ; simples ; apex émoussés ou pointus	ND	Appendices bilatéraux ; digités ou tronqués	Protubérances et courts appendices pédicellés ; apex émoussés ou pointus	Masse fusiforme de rhizoïdes entremêlés	Iles Caroline	
	<i>U. glaucescens</i>	Flabellée ; base ronde ou cunéiforme ; monostromatique ; parfois deux ou plusieurs lames sur un même stipe qui se superposent plus ou moins ; multisiphoné	Cylindriques ; parallèles ; adhérent latéralement ; non poreux ; apex ronds	30-105	Constrictions asymétriques ; présence de trichotomies ; léger épaissement	Aucune	40-90	Branches latérales descendantes, fibules ou appendices en capitules courts, simples ou lobés ; certains très longs (500-300 µm) ; apex pointus, ronds ou tronqués	Appendices ou siphons latéraux difformes	Radicellifère ; deux types rhizoïdes : Ø I ^R = 60-90 µm ; et II ^R plus fins (Ø = 10 µm ou moins) ; structures secondaires difformes	Tonga	SSH 36
	<i>U. fibrosa</i>	Flabellée ; fortement calcifié ; vert sombre ; souvent lobé ou convoluté ; plus long que large ; multisiphoné	Légèrement moniliformes	100-150	Constrictions symétriques	Aucune sauf courts appendices au niveau des siphons basaux	120-180	Appendices divisés dichotomiquement ; apex ronds, courts et bulbeux	ND	Masse rhizoïdale profonde, large et fibreuse	Belize	

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>U. cyathiformis</i>	Cyathiforme (ou plate pour f. <i>explanata</i>); délicate; fibreuse; verte; pluristromatique avec marge monostromatique; multisiphoné	Subparallèles à entremêlés; droits ou tortueux; surface poreuse	30-80	Constrictions symétriques	Aucune	20-120	Appendices divisés dichotomiquement; dichotomies terminales; apex enflés, émousés ou aplatis; pédoncule en sablier	ND	Masse rhizoïdale fibreuse	Guadeloupe (Petites Antilles)	SSH 7
	<i>U. conglutinata</i>	Flabellée; aussi longue que large; vert; siphons à la surface visibles; pluristromatique; multisiphoné	Cylindriques; toruleux à moniliformes à la marge; surface poreuse; subparallèles à entremêlés	28-60	Constrictions symétriques	Aucune	20-70	Appendices peu ramifiés; digités (« finger-like »); longues branches; apex ronds ou pointus	ND	Masse rhizoïdale fibreuse	Bahamas	SSH 3
	<i>U. caribaea</i>	Flabellée, large; vert-jaune, voire blanchâtre; pluristromatique; multisiphoné	Compacts	30-50	Constrictions symétriques	Aucune	60-80	Appendices ramifiés dichotomiquement successivement; aspect « finger-like »; apex trapus et émousés	ND	Masse rhizoïdale bulbeuse et entremêlée	Belize	
	<i>U. abbotorium</i>	Flabellée; vert-jaune; marge souvent verte foncée (croissance); pluristromatique; multisiphoné	ND	90-110	Constrictions symétriques	Aucune	70-100	Appendices ramifiés dichotomiquement successivement; apex aplatis en partie inférieure et boursoufflés en partie supérieure du stipe	ND	Masse rhizoïdale bulbeuse et entremêlée	Floride	
	<i>U. looensis</i>	Flabellée; base plate ou lobée; plus large que longue; vert foncé (jeunes) puis vert clair; marge lacérée; pluristromatique avec marge monostromatique; multisiphoné	ND	50-80	Constrictions symétriques et marquées	Protubérances pointues simples ou fourchues; présentes uniquement à la base de la lame	45-90	Appendices ramifiés dichotomiquement successivement; apex pointus	ND	Petite masse rhizoïdale entremêlée	Floride	
	<i>U. luna</i>	Flabellée ou en demi-lune; plus large que longue; vert foncé (jeunes) puis vert clair; marge lacérée ou cannelée; pluristromatique; multisiphoné	ND	50-80	Constrictions symétriques	Protubérances pointues simples ou fourchues; présentes uniquement à la base de la lame	60-90	Appendices ramifiés dichotomiquement successivement; apex pointus	ND	Petite masse rhizoïdale entremêlée	Floride	

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>U. spinulosa</i>	Flabellée ; obovale, épaisse ; striée ou sillonnée longitudinalement ; non zonée ; marge fracturée, plus ou moins lacérée ; pluristromatique ; multisiphoné	Subparallèles à entremêlés ; souples ; cylindriques à la marge ; surface non poreuse	46-84	Constrictions symétriques et marquées ; peu de dichotomies	Protubérances coniques ; 2-8 épines ; simples ou ramifiés (2-3 fois) ; uniquement sur face externe ; longueur = 55-160 µm ; Ø= 16-40 µm	70-110	Appendices ramifiés dichotomiquement 4-6 fois de manière dégressive jusqu'à l'apex ; longueur = 28-200 µm ; Ø= 8-24 µm	ND	Masse rhizoïdale fusiforme ou fasciculée	Bahamas	
	<i>U. verticillosa</i>	Flabellée ; fine ; plus large que longue, gris vert clair ; pluristromatique avec marge monostromatique ; multisiphoné	Parallèles vers la marge	60-90	Constrictions symétriques à la base ; aucune constriction vers la marge	Protubérances en verticilles à la marge ; disposition opposée ou aléatoire ailleurs ; 1 à 4 apex pointus	80-120	Appendices ramifiés dichotomiquement de manière dégressive ; apex pointus	ND	Rhizoïdes fins, fibreux et entremêlés	St-Thomas, Iles Vierges	
	<i>U. wilsonii</i>	Multiplés lames radiant autour d'un axe central ; plus larges que longues ; vert clair ; multisiphoné	ND	40-80	Constrictions rares ; symétriques lorsque présentes	Protubérances en rang de 2 à 4 ; boursoufflées ou émoussées ; non ramifiées	50-100	Courts appendices ramifiés dichotomiquement ; apex enflés	ND	Rhizoïdes fins et entremêlés	Bahamas	
ESPÈCES À VALIDER ET ESPÈCES NOUVELLES	<i>U. sp5 (sp. nov.)</i>	Flabellée ronde, parfois cordiforme à la base ; grande (stipe fin et long) ; texture en velours ; non zonée ; marge lacérée ; siphons en surface visibles ; pluristromatique (monostromatique à la marge) ; multisiphoné ; vert pâle éclatant et souvent jaune à la marge	Aspect toruleux (surtout à la marge ; nombreuses constrictions isolées) ; apex cunéiformes	20-40 apex : 20-30	Dichotomies étroites (cohésion branches filles) ; constrictions asymétriques, allongées ; léger épaissement	Aucune	20-40 irrégulier (constrictions)	Appendices digités en bouquet (« finger like ») ; apex ronds ; longueur=400 µm ; pédoncule évasé (Ø = 50 µm puis 20 µm)	Ø siphons = 40-50 µm ; protubérances simples et grossières	Masse rhizoïdale bulbeuse ; rhizoïdes difformes, toruleux ; Ø I ^R = 40 µm ; Ø II ^R = 20 µm	Nouvelle-Calédonie ; Chesterfield	SSH 24

ESPÈCES À VALIDER ET ESPÈCES NOUVELLES	U. sp. 4 (sp. nov.)	Flabellée ; ronde, cunéiforme, voire légèrement cordiforme à la base ; petite et proportions variables (plus haute que large ou inversement) ; texture en velours ; siphons en surface visibles ; zonée ; légèrement lacérée à la marge, pluristromatique (monostromatique à la marge) ; vert pale à plus foncé, marge plus claire,	Constrictions isolées	20-40	Dichotomies anisomorphes ; constrictions asymétriques	Aucune	30-50	Appendices ramifiés mais peu développés ; peu de dichotomies terminales ; apex enflés ou aplatis (pastilles)	∅ siphons = 50-70 µm ; pas de constrictions ou très allongées ; appendices avec larges dichotomies ; bouquet de dichotomies terminales ; apex enflés, ronds ou émoussés ; longueur = 210-350 µm ; ∅ pédoncule = 15-20 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse,	Madagascar	SSH 26
	U. sp. 3 (sp. nov.)	Flabellée ; obovale à ronde ; petite ; non zonée ; texture en velours ; marges lacérées ; siphons en surface visibles ; pluristromatique	Raides ; toruleux par endroits (constrictions isolées)	20-35 (zone de renflement = 50)	Constrictions asymétriques ; sans épaissement ; renflement des branches supra-dichotomiales	Aucune	20-45 irrégulier le long du siphon	Appendices peu ramifiés ; quelques dichotomies terminales ; apex enflés ; quelques protubérances simples	∅ siphons = 20-30 µm (ou moins) ; appendices peu ramifiés ; parfois très longs et larges ; longueur = 200 µm (ou plus) ; ∅ pédoncule = 20 µm	Masse rhizoïdale bulbeuse	Juan de Nova, Madagascar	SSH 30
	U. sp9 (sp. nov.)	Flabellée ; ronde à cunéiforme ; petite et fine ; aspect friable ; siphons visibles (nap/velues) ; pluristromatique avec marge monostromatique ;	Toruleux ; surface non poreuse ; parallèles à subparallèles	24-52	Constrictions symétriques	Aucune	16-40	Appendices ramifiés en bouquet dense ; apex ronds émoussés ou aplatis (pastilles)	NO	Masse rhizoïdale bulbeuse	Caraïbes	SSH 8
	U. sp7 (sp. nov.)	Flabellée ou cunéiforme ; longiligne (plus haute que large ; monostromatique ; proliférations à la marge ; multisiphoné	Droits ; apex boursofflés ; siphons plus gros à la marge, nombreuses constrictions isolées ; surface poreuse	50-60 70 (marge) 100 (base)	Constrictions asymétriques ; présence de trichotomies	Aucune	100	Appendices simples ; siphons latéraux descendants	NO	Rhizoïdes fins, fibreux et entremêlés	Mayotte, Madagascar	SSH 37

4.b. Les espèces de *Chlorodesmis*

Morphologiquement, les espèces de *Chlorodesmis* restent globalement similaires d'un point de vue morphologie externe, mais présentent toutefois des variations anatomiques repérables (Tableau 18).

Les caractères les différenciant sont la forme des siphons, et leur diamètre ainsi que le type de constriction au niveau des dichotomies ou encore la présence de cristaux.

S'agissant de formes très simples, le nombre de caractères distinctifs et leur variabilité sont limités, et la combinaison de plusieurs caractères est souvent nécessaire pour distinguer les espèces entre elles. L'assignation d'un spécimen à une espèce est un exercice difficile lorsqu'une variabilité est observée pour un trait donné et délicate à interpréter. Par ailleurs, peu d'espèces des localités types ont été séquencées et il est donc parfois hasardeux d'attribuer par défaut un nom d'espèce, ou au contraire de déclarer une espèce nouvelle sans révision complète des informations disponibles.

Par exemple, dans nos collections, plusieurs espèces ont des siphons de diamètre relativement similaire. Plusieurs, également, présentent des constriction asymétriques, mais la forme ou le diamètre des siphons ne correspondent à aucune des espèces décrites.

Les espèces *Chlorodesmis* sp1a de Papouasie Nouvelle-Guinée et *Chlorodesmis* sp1b de Madagascar sont très similaires morphologiquement, mais la première est identifiée comme *C. hildebrandtii* et la seconde comme *C. major* en référence à la forme de leurs siphons. La localité type de *C. hildebrandtii* est les Comores (OI) et celle de *C. major* est l'île de Lord Howe (Australie, Pacifique). Bien que ces deux espèces soient signalées dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique (Guiry et Guiry, 2019), en l'absence de séquence de spécimens des localités types, ces identifications doivent être considérées avec prudence.

C. sp2 et *C. sp5* pourraient correspondre à *C. haterumana* par les constriction asymétriques aux dichotomies avec épaissement de la membrane, ainsi que leurs siphons moniliformes. Cependant, chez cette espèce, le diamètre des siphons n'excède pas 60 μm (Itono, 1971) alors que les spécimens étudiés ont des siphons plus larges. De plus, certaines observations sur nos spécimens ne sont pas reportées dans la diagnose de *C. haterumana*, alors qu'il s'agit de traits très caractéristiques voire diagnostiques. Par exemple, chez *C. sp5*, la forme des dichotomies est carrée et présente une dépression centrale ou encore des apex en forme de « tête de serpent » ; chez *C. sp2*, des dichotomies anisomorphes ont été observées, avec une branche sur deux qui continue de croître (croissance de type sympodiale), tandis que l'autre forme un boursoufflement ou une courte pousse. Enfin, la localité type ne permet pas non plus de statuer puisque nos spécimens proviennent de l'océan Indien tandis que *C. haterumana* n'est signalée qu'au Japon où elle a été décrite. On peut supposer qu'il s'agit de deux nouvelles espèces.

Ainsi, quelle que soit l'espèce, l'assignation des différents spécimens de *Chlorodesmis* au niveau spécifique est une tâche difficile due aux limites des traits diagnostiques et du peu de séquences d'espèces types disponibles. Par ailleurs, la description même du genre permet d'y rattacher de nombreuses formes, dès lors qu'elles forment des touffes de filaments libres.

Tableau 18 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Chlorodesmis* divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. La localité type (ou distribution pour le second groupe) et les SSH assignés sont également indiqués.

ESPÈCE	FORME FILAMENTS	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	TYPE DE DICHOTOMIES ET CONSTRICTIONS	APEX	CRISTAUX	RHIZOÏDES	REMARQUES	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT
<i>C. fastigiata</i>	Cylindriques ou sinueux ; certains moniliformes à la base ; constrictions isolées avec épaissement	40-90 (fronde) 70-110 (base)	Dichotomies isomorphes ; équidistantes dans la partie basale de la fronde ; constrictions asymétriques ; anneau d'épaississement	Émoussés et ronds ; surface sinueuse, ondulée	Clairsemés	Deux types : I ^R : moniliformes (∅ = 70-110 µm) ; II ^R : longs et difformes ; raides, tortueux ou moniliformes (∅ = 30-90 µm) ; constrictions symétriques ou asymétriques ; anneaux d'épaississement	Couleur vert jade	Iles Mariannes	SSH 17
<i>C. major</i>	Cylindriques à la base puis toruleux vers la marge	140-200	Dichotomies isomorphes ; constrictions symétriques	Émoussés et ronds	Absents	ND	Couleur vert émeraude foncé	Lord Howe	
<i>C. caespitosa</i>	Cylindriques à moniliformes ; zone avec succession de dichotomies avec courts segments arrondis (effet bouquet)	100-220 (base : 300-350)	Dichotomies isomorphes ou anisomorphes (croissance sympodiale) ; constrictions symétriques (absentes à fréquentes) ; anneau d'épaississement	Ronds à cunéiformes, tronqués ou enflés	Nombreux (∅ = 4 -12 µm ; 50-120 µm long) Aiguilles	ND	Zone de dichotomies très courtes et successives : effet bouquet	Colombo, Sri Lanka	SSH 12
<i>C. hildebrandtii</i>	Cylindriques	80-130	Dichotomies isomorphes ; trichotomies fréquentes ; constrictions symétriques	ND	Absents	Toruleux		Comores	
<i>C. papenfussii</i>	Cylindriques	150-287	Dichotomies isomorphes ; quelques dichotomies anisomorphes (une branche sur deux constrictée) ; constrictions asymétriques	ND	Absents	ND	Chloroplastes ronds (∅ = 4 µm) ; leucoplastes (10 µm long)	Mer Rouge	
<i>C. dotyi</i>	Cylindriques	60-80	Symétriques	ND	ND	Moniliformes et cylindriques proche des apex ; paroi épaisse ; ramifications inégales		Mokil island, Iles Caroline	
<i>C. haterumana</i>	Moniliformes	Jusqu'à 60	Constrictions asymétriques ; épaissement	ND	Présents	ND	Thalle globuleux	Hateruma, Japon	
<i>C. mexicana</i>	ND	148-185	Constrictions symétriques ; épaissement ; présence de trichotomies	obtus	ND	ND		Mexico	
<i>C. sinensis</i>	Cylindriques	130-200	Constrictions symétriques ; dichotomies éloignées	ND	ND	Rhizoïdes ramifiés, incolores ; rampants et dressés	Couleur vert foncé	Xisha Is., Guandong Province, Chine	

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT

ESPÈCES À VALIDER ET ESPÈCES NOUVELLES	C. sp3 (sp. nov.)	Moniliformes ; cylindriques ou tortueux vers l'apex ; constrictions isolées avec épaississement	50-70	Dichotomies isomorphes ; constrictions symétriques et asymétriques ; anneaux d'épaississement ; renflement subdichotomique	NO	NO	Diffformes, tortueux à moniliformes ; fins ($\varnothing = 20-25 \mu\text{m}$) ; constriction basale		Papouasie Nouvelle-Guinée ; Mayotte	SSH 59
	C. sp1a. cf. <i>hildebrandtii</i>	Cylindriques ; constrictions isolées ; paroi visible	90-110 120 (base) 70-80 (apex) Dégressif	Dichotomies isomorphes ; larges et carrées ; très rapprochées (aspect segmenté) ; alignées à la base ; constrictions symétriques ; épaississement	Rondes	NO	Diffformes, certains moniliformes ; boursoflures en bouquet (protubérances) ; $\varnothing = 30-70 \mu\text{m}$; constrictions à la base		Papouasie Nouvelle-Guinée	SSH 21
	C. sp1b. cf. <i>major</i>	Moniliformes, cylindriques ou toruleux ; certains plus toruleux vers l'apex, d'autres cylindriques ; surface granuleuse	90-100 140-200 (base)	Dichotomies isomorphes, certaines anisomorphes (croissance sympodiale) ; larges et carrées ; renflement subdichotomique ; constrictions symétriques ; anneau d'épaississement	Cunéiformes, parfois larges et enflés	NO	Deux types : I ^R : toruleux ou moniliformes ; II ^R : droits et longs, diffformes par endroits, toruleux à la base ($\varnothing = 40-60 \mu\text{m}$)	Gamétocystes à l'apex ($\varnothing = 150-170 \mu\text{m}$)	Madagascar, Mayotte, Juan de Nova	SSH 22
	C. sp4 (sp. nov)	Moniliformes (certains droits) ; constrictions isolées	70-100 150 (au niveau des renflements) Dégressif	Dichotomies isomorphes ; en forme de triangle ; dépression centrale ; renflement subdichotomique ; constrictions asymétriques ; anneau d'épaississement	Ronds, enflés ou en forme de tête de serpent	Aiguilles	Deux types : I ^R : moniliformes ; II ^R : raides et diffformes ($\varnothing = 20-30 \mu\text{m}$)	Gamétocystes à l'apex	Glorieuses ; Maldives	SSH 20
	C. sp2 (sp. nov.)	Toruleux, voire moniliformes par endroits ; constrictions isolées	90-100 50-60 (apex) Dégressif	Dichotomies anisomorphes (croissance sympodiale) ; constrictions asymétriques ; anneau d'épaississement	Ronds à cunéiformes	Aiguilles ; pyrénoides	Un siphon basal principal, toruleux ; appendices avec pédicelle et constrictions basales (longueur= $430 \mu\text{m}$; $\varnothing = 50-60 \mu\text{m}$)		Madagascar	SSH 18

4.c. Les espèces de *Rhipidosiphon*

Les observations morpho-anatomiques nous ont seulement permis d'assigner le clade SSH 3 à l'espèce *R. javensis* ; les autres espèces n'ont pu être identifiées à des espèces existantes (Tableau 19).

Les espèces de *Rhipidosiphon* sont reconnaissables par leur lame monostromatique et leur stipe monosiphonné.

Elles se distinguent entre elles par le diamètre de leur siphon et leur taille dégressive ou constante le long de la lame, la présence de pseudo-cortex ou non autour du stipe, la calcification absente ou partielle du stipe ou encore la forme des constrictions au-dessus des dichotomies (symétriques, asymétriques). La présence de cristaux est également mise en avant pour la distinction de *R. lewmanomontiae*.

Néanmoins, différentes espèces étudiées dans cette étude présentaient une morphologie très similaire à l'espèce type, *R. javensis*. Il est fort probable que cette crypticité spécifique ait porté en erreur l'identification des espèces (alors assignées à *R. javensis*) pour de nombreuses données publiées, sur Genbank ou encore algaebase, si des observations morpho-anatomiques approfondies n'ont pas été réalisées.

4.d. Les espèces de *Rhipocephalus*

Les deux espèces de *Rhipocephalus* sont caractérisées par leur croissance apicale (depuis le rachis). Elles se différencient entre elles par plusieurs caractères diagnostiques (Tableau 20) : La forme du thalle, composé de multiples flabellules pour *R. phoenix* ou de siphons libres pour *R. oblongus* (qui affiche une morphologie externe proche de *Penicillus*) ; le diamètre des siphons, beaucoup plus large chez *R. oblongus* ; la forme digitée des appendices (« finger-like ») est commune aux deux espèces, mais les digitations sont plus trapues et avec des dichotomies terminales plus rapprochées chez *R. oblongus*, tandis qu'elles sont divisées dichotomiquement sur toute leur longueur et plus allongées chez *R. phoenix*.

Les dichotomies et les constrictions associées sont similaires chez les deux espèces (symétriques, et dichotomies équidistantes depuis la base, constrictions symétriques quand présentes) et ne sont donc pas des caractères discriminants.

Tableau 19 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Rhipidosiphon* divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. NO : non observé.

	ESPÈCES	LAME	FORME ET DISPOSITION DES SIPHONS	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	DICHOTOMIES/TRICHOTOMIES	CONSTRICTIONS	APEX	STIPE	DIAMÈTRE DU STIPE (µm)	REMARQUES	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>R. javensis</i>	Monostromatique ; parfois plusieurs lames sur même stipe ; marge clivée	Cylindriques, droits ; constrictions isolées ; parallèle ; surface poreuse	80-110 (base) 40-60 (marge) Dégressif	Dichotomies isomorphes	Asymétriques ; aucun épaississement ou léger	Cunéiformes	Monosiphoné ; non calcifié (sauf zone transition avec la lame)	120-200	Cristaux en aiguilles	Java, Indonésie	SSH 35
	<i>R. floridensis</i>	Monostromatique	Parallèle	95-116 (base) 45-60 (marge) Dégressif	Dichotomies isomorphes	Symétriques		Monosiphoné ; partiellement calcifié	130-220		Floride	
	<i>R. lewmanomontiae</i>	Monostromatique (sauf la base couverte de rhizoïdes)	Droits ; parallèles ; constrictions isolées	60-67 (base) 58 (marge)	Dichotomies isomorphes	Asymétriques	Ronds	Monosiphoné ; partiellement calcifié ; pseudo-cortex de rhizoïdes	60-70 (10-46)		Thaïlande	
ESPÈCES À VALIDER ET ESPÈCES NOUVELLES	<i>R. sp6 sp. nov.</i>	Monostromatique	Cylindriques et droits ; surface poreuse	130-90 (base) 50-40 (marge) Dégressif	Dichotomies isomorphes	Asymétriques ; peu prononcées	Cunéiformes	Monosiphoné ; non calcifié (paroi épaisse)	150 (courte)	Jonction stipe-lame : par deux dichotomies alignées	Papouasie Nouvelle-Guinée	SSH 56
	<i>R. sp4 sp. nov.</i>	Monostromatique ; marge clivée avec zone de prolifération ou repousse	Cylindriques et droits ; surface poreuse ; constrictions avec épaississement au niveau de la zone de repousse	90-100 (base) 40-50 (marge) 60-100 (zone repousse) Dégressif	Renflement subdichotomique ; cohésion des branches enflées ; présence de trichotomies	asymétriques (certaines symétriques) ; marquées ; anneau d'épaississement	Ronds ;	Monosiphoné ; long et fin ; base évasée ; non calcifié ; paroi épaisse	80-110 200 (base)		Papouasie Nouvelle-Guinée	SSH 23
	<i>R. sp1 sp. nov.</i>	Monostromatique	Cylindriques et droits ; surface poreuse	70-50 (base) 30-40 (marge) Dégressif	Renflement subdichotomique	Asymétriques	Ronds	NO	NO		Nouvelle-Calédonie	SSH 33
	<i>R. sp5 sp. nov.</i>	Monostromatique ; marge non calcifiée (siphons libres)	Cylindriques et droits ; constrictions isolées	70-140 (base) 30-40 (marge) Dégressif	Iso et anisomorphes (croissance sympodiale ou une branche plus grosse et sans constriction)	Asymétriques	Boursofflés et ronds	Monosiphoné ; siphons latéraux descendantes <u>Base</u> : siphons difformes ; protubérances ; dichotomies anisomorphes (croissance sympodiale)	120-190 20-50 (latéraux)		Nouvelle-Calédonie ; Iles Surprises ; Papouasie Nouvelle-Guinée	SSH 31

Tableau 20 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Rhipocephalus*. Les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.

ESPÈCES	ASPECT DU THALLE	ASPECT ET DISPOSITION DES SIPHONS	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	CONSTRUCTION AUX DICHOTOMIES	ASPECT DES APPENDICES DU STIPE	AUTRES CARACTÉRISTIQUES	SSH CORRESPONDANT	
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>R. phoenix</i>	Ovale ; composé de plusieurs lames en flabellules autour d'un rachis central ; en pseudo-verticilles ; vert foncé	Cylindriques ; parallèles contigus	56-112 (apex) 200-300 (base)	Symétriques ; absence de constriction aux dichotomies basales	Appendices ramifiés dichotomiquement ; aspect en forme de doigts ; apex émoussés, ronds, boursoufflés ou aplatis ; long pédicelle	Dichotomies équidistantes depuis la base	SSH 6
	<i>R. oblongus</i>	En forme de pinceau conique à allongé, aplati au sommet ; siphons en pseudo-verticilles autour rachis central ; vert foncé	Cylindriques ; libres	120-200 200-350 (base)	Symétriques ; absence de constriction aux dichotomies basales	Appendices divisés 5-7 fois ; trapus ; aspect en forme de doigts ; apex émoussés ou boursoufflés ; long pédicelle	Dichotomies équidistantes depuis la base	SSH 2

4.e. Les espèces de *Penicillus*

Les analyses morpho-anatomiques ont permis d'assigner les quatre SSHs à des espèces du genre *Penicillus* (Tableau 21). Seul le clade SSH 50 (un échantillon avec une seule séquence *rbcl*) n'a pas pu être analysé en morphologie puisqu'il s'agit d'une séquence de Genbank. Cependant, cette dernière était déjà assignée à *P. lamourouxii*.

Plusieurs descriptions d'espèces n'ont pas été retrouvées (par ex. *Penicillus manaarensis* V.Krishnamurthy et P.C.Thomas), mais ceci n'a pas gêné l'identification de nos spécimens au niveau spécifique. En revanche cela a limité les comparaisons entre les différentes espèces du genre et l'identification de caractères morpho-anatomiques discriminants.

Néanmoins pour les espèces étudiées, la forme du thalle, l'aspect des appendices et de leurs apex ainsi que la taille des siphons, voire leur forme, semblent être des caractères diagnostiques lorsqu'ils sont combinés. À l'inverse, la forme des dichotomies ou encore les constriction associées sont similaires entre les différentes espèces et ces caractères n'apparaissent pas discriminants.

Ainsi, les espèces *P. dumetosus* et *P. lamourouxii* se distinguent par le large diamètre de leurs siphons ; *P. pyriformis* et *P. nodulosus* présentent des diamètres de tailles intermédiaires tandis que chez *P. capitatus*, ces derniers sont plus fins (N.B. : la mention de diamètre allant jusqu'à 300 μm est retrouvée dans la description de cette espèce, mais au sein de notre large échantillonnage, la taille maximale était de 220 μm).

Les espèces *P. pyriformis* et *P. dumetosus* présentent des siphons longilignes avec des dichotomies distantes tandis que chez *P. lamourouxii* et *P. capitatus*, les siphons possèdent davantage de dichotomies et de constriction (et peuvent, par endroit, apparaître moniliformes). Enfin, les siphons de *P. nodulosus* sont reconnaissables par leur aspect moniliforme, dû aux nombreuses dichotomies successives possédant des constriction marquées, mais également la présence de constriction entre les dichotomies.

Les appendices du stipe sont trapus et larges chez toutes les espèces, excepté pour *P. capitatus* où ils sont davantage divisés dichotomiquement, plus fins et plus longs.

De plus, chez les espèces *P. pyriformis*, *P. lamourouxii* et *P. dumetosus* les apex des appendices sont pointus ou digités (« finger-like ») tandis qu'ils sont boursouflés et ronds pour les espèces *P. capitatus* et *P. nodulosus*.

Enfin, les pores à la surface des siphons calcifiés sont chez *P. dumetosus* et *P. pyriformis* caespito-papillose au niveau du stipe et pseudoporose au niveau du capitule. Les espèces *P. lamourouxii* et *P. nodulosus* présentent des pores larges tandis qu'ils sont beaucoup plus petits chez *P. capitatus* (Gepp et Gepp, 1911).

Par ailleurs, au sein du SSH 14 assigné à *P. nodulosus*, un spécimen de forme filamenteuse a été retrouvé, et serait comparable à la phase « *Espera* » décrite pour l'espèce *P. capitatus*. Cette forme pourrait correspondre à celle décrite par Harvey (1858) pour un état de *P. nodulosus* où les filaments de la fronde sont moniliformes, ramifiés et provenant directement de « fibres racinaires » emmêlées (absence de stipe).

Tableau 21 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Penicillus*. Les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND= non documenté

ESPÈCES	ASPECT DU THALLE	ASPECT SIPHONS	CONSTRICTIONS AUX DICHOTOMIES	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	STRUCTURES SUR LES SIPHONS DU STIPE	SSH CORRESPONDANT	
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>P. capitatus</i>	En forme de pinceau arrondi, sphérique ou oblongue ; bleu-vert à grisé	Fins ; forme constante jusqu'à l'apex ; aspect segmenté (nombreuses dichotomies rapprochées), voire moniliforme ; petits pores à la surface des siphons ; apex légèrement boursoufflés	Symétriques ; marquées	(76)100-220 (f. <i>typica</i>) 200-300 (f. <i>elongata</i>)	Appendices rapprochés ; en capitule (sommet aplati) ; ramifiés dichotomiquement 4-5 fois ; dichotomies terminales ; apex émoussés, aplatis, ronds ou enflés	SSH 4
	<i>P. pyriformis</i>	Forme en pinceau ; aplati au sommet conique ; stipe évasé depuis la base jusqu'au capitule ; gris vert	Fins, longilignes et raides ; entremêlés ; surface pseudoporose (capitule) et caespito-papillose (stipe)	Symétriques	150-280	Appendices trapus et grossiers ; ramifiés ; 2-4 fois avec taille dégressive ; dichotomies terminales ; apex émoussés et pointus	SSH 10
	<i>P. dumetosus</i>	Forme en pinceau ; aspect grossier ; plus long que large ; stipe évasé depuis la base jusqu'au capitule ; vert clair	Grossiers, flasques, larges et longilignes ; surface pseudoporose (capitule) et caespito-papillose (stipe)	Symétriques	400-800	Appendices peu nombreux, ramifiés dichotomiquement avec taille dégressive ; dichotomies terminales ; apex émoussés et pointus	SSH 9
	<i>P. lamourouxii</i>	Forme en pinceau ; hirsute, sphérique à ovale ; vert pâle	Peu éparpillés, voire entremêlés ; moniliformes par endroit ; larges pores sur la surface des siphons	Symétriques	300-500	Appendices larges et boursoufflés ; ramifications dichotomiques courtes ; apex digité (« finger-like »)	
	<i>P. nodulosus</i>	En forme de pinceau subglobuleux, rond ou ovale	Rigides, moniliformes (nombreuses constriction) ; apex boursoufflés et ronds, avec une surface non lisse ; larges pores sur la surface des siphons	Symétriques ; épaissement ; dichotomies alignées ; renflement subdichotomique	190-400 (base : 410) Dégressif	Appendices trapus ramifiés dichotomiquement 3-5 fois ; dichotomies terminales ; apex courts, capités ou ronds et boursoufflés	SSH 14
	<i>P. nodulosus</i> (forme filamenteuse)	Filamenteux ; non calcifié ; pas de stipe différencié	Toruleux à moniliformes	Constrictions asymétriques ; anneau d'épaississement ; certaines dichotomies anisomorphes	90-110 Dégressif	<u>À la base</u> ; siphons latéraux (protubérances) et rhizoïdes difformes	SSH 14 (CP09_911)
	<i>P. sibogae</i>	Filamenteux ; non calcifié à la base ; calcifié ensuite ;	Toruleux au-dessus des dichotomies ; constriction isolées ; pores	Constrictions symétriques ; renflement subdichotomique ; présence de trichotomies ;	140-195	ND	

4.f. Les espèces de *Poropsis*

Une seule espèce de *Poropsis* a été observée en morphologie, et correspond au SSH 16. Cette espèce est calcifiée et se caractérise par des siphons moniliformes avec une succession de constriction seules et marquées. Les siphons mesurent entre 100 et 130 µm et présentent des dichotomies isomorphes avec des constriction symétriques très marquées et un renflement subdichotomique particulier donnant à la dichotomie un aspect très rond ou perlé. Ces dichotomies sont alignées entre siphons voisins et cela donne un aspect de symétrie. L'apex des siphons est rond ou aplati au sommet. La surface des siphons est poreuse sauf aux extrémités. Des cristaux en aiguille ont été observés.

Aucune observation n'a pu être faite sur les siphons de la base.

Ces caractères permettent d'assigner ce SSH au genre *Poropsis*, mais certaines observations manquent pour correctement identifier ce SSH au niveau spécifique. En attendant, ce SSH sera considéré comme *Poropsis* sp.

Les autres SSHs pouvant correspondre au genre *Poropsis* sont représentés par des séquences Genbank et n'ont pu être vérifiés morphologiquement.

4.g. Les espèces de *Tydemania*

Deux espèces se distinguent au sein des échantillons *Tydemania*. Les analyses morpho-anatomiques ont permis d'identifier *T. expeditionis* d'une part et *T. gardineri* d'autre part et de définir des caractères bien distincts entre ces deux espèces. Il s'agit notamment de la morphologie externe, le mode de croissance, l'aspect des stipites ainsi que le diamètre des siphons. Ces caractères sont détaillés en tableau 22.

L'espèce *T. gardineri* décrite par Gepp et Gepp (1991) avait été placée en synonymie de *T. expeditionis* par Meinesz (1981) sur la base morphologique, mais il apparaît ici que les critères morphologiques de la description originale font sens et s'accordent avec les données moléculaires.

Tableau 22 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Tydemania*. Les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.

ESPÈCES	ASPECT EXTÉRIEUR DU THALLE ET STRUCTURES	DIAMÈTRE AXE CENTRAL (μm)	DIAMÈTRE SIPHONS (μm)	FORME FLABELLULES ET NOMBRE	STIPITES	CROISSANCE	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT <i>T. expeditionis</i>	Axe rampant et dressé, portant une série de glomérules (aspect « chaîne de pompons ») et/ou des flabellules latéraux à leur base ou seuls.	360 -760	Flabellule : 200-450 (base) ; 60-110 (apex) Glomérule: 240-460 (base) ; 80-180 (apex)	Monostromatique ; seuls ou par paires sur un même stipite ; groupes de 1 à 4 ; grands et peu nombreux	Court, épais et peu divisé 1-2 dichotomies ; en verticilles de deux ou quatre Pour glomérule : quatre branches verticillées dans des plans alternés	Croissance horizontale et verticale (axe principal rampant et ascendant)	Indonésie (Syntypes)	SSH 48
ESPÈCES À VALIDER <i>T. gardineri</i>	Axe rampant portant de nombreux flabellules regroupés en amas dense ; aspect de touffe, patch ; absence de glomérules	285 to 570	200-340 (base) ; 30-60 (apex)	Monostromatique ; généralement petits et très nombreux	Longs, très divisés dichotomiquement ; moniliformes avec de fortes constriction (filaments perlés) ; aspect encombré à la base des flabellules dû à la superposition des stipites	Croissance horizontale (axe principal uniquement rampant)	Ouest de l'océan Indien	SSH 47

A.I.5. Phylogénie, systématique et révision taxonomique des Udoteaceae

5.a. La phylogénie des Udoteaceae

La phylogénie des Udoteaceae a été reconstruite à partir de la matrice concaténée (*tufA*, *rbcL* et 18s rDNA) (3443 bp). La famille apparaît monophylétique pour les genres représentés dans cette étude, avec de forts supports aux nœuds (bs : 93 ; PP : 1)(Fig. 17). Cette topologie se différencie de celle présentée dans certaines études précédentes, et pour lesquelles *Tydemania* était plus proche phylogénétiquement de la famille *Pseudocodiaceae* (Verbruggen et al 2009a, Sauvage et al., 2016).

Tels qu'actuellement considérés, la majorité des genres d'Udoteaceae ne sont pas monophylétiques. La polyphylie des genres *Udotea*, *Rhipidosiphon*, *Chlorodesmis*, *Penicillus* et *Rhipocephalus* avait déjà été soulignée (Kooistra, 2002, Curtis et al., 2008, Lam et Zechman, 2006, Verbruggen et al., 2009a). Dans cette étude, le genre *Udotea* se divise en de nombreux groupes, à savoir : *Udotea* s. s., contenant l'espèce type du genre *U. flabellum* ; *Udotea* groupe 2 composé notamment de l'espèce *U. argentea* ; *Udotea* groupe 3, regroupant de nombreuses espèces de l'Indo-Pacifique, ne possédant pas de cortication au niveau de la lame ; *Udotea* groupe 4, composé d'une seule espèce se branchant indépendamment ; *Udotea glaucescens*, se branchant au sein du clade *Rhipidosiphon* ; et enfin, d'autres espèces d'*Udotea* sont retrouvées dans le « Complexe Caraïbes », où chacune forme une lignée indépendante.

Le genre *Rhipidosiphon* se répartit en trois groupes : le premier groupe (nommé « *Rhipidosiphon* spp » en figure 17) réunit plusieurs espèces du genre, dont l'espèce type, *R. javensis* ; le second groupe est représenté par *Rhipidosiphon floridensis*, se branchant seul au sein du « complexe Caraïbes » ; enfin la troisième lignée, assimilée à *Rhipidosiphon* par ses caractéristiques morphologiques, se place dans le clade *Udotea* groupe 3.

Le genre *Penicillus* se distribue en trois groupes, le premier représenté par *Penicillus capitatus*, l'espèce type ; le second, composé de *P. dumetosus* et *P. pyriformis* ; et enfin, le troisième, représenté par *P. nodulosus*, se rangeant au sein du « complexe *Poropsis-Penicillus-Rhipidodesmis* (PPR) ».

Le genre *Rhipocephalus* est subdivisé en deux lignées, chacune représentée par une des deux espèces du genre (c.-à-d. *R. phoenix* et *R. oblongus*).

Le genre *Chlorodesmis* forme un groupe principal avec plusieurs espèces nommé *Chlorodesmis* spp., à l'exclusion de *C. caespitosa* qui se classe dans le « complexe PPR » et de *C. baculifera* qui ne se branche pas au sein des Udoteaceae (cf. chapitre A.II).

Le genre *Tydemania*, apparaît ici monophylétique, de même que *Flabellia* (genre monospécifique) ou encore *Poropsis*, mais ce dernier n'est représenté que par une seule espèce dans cette analyse.

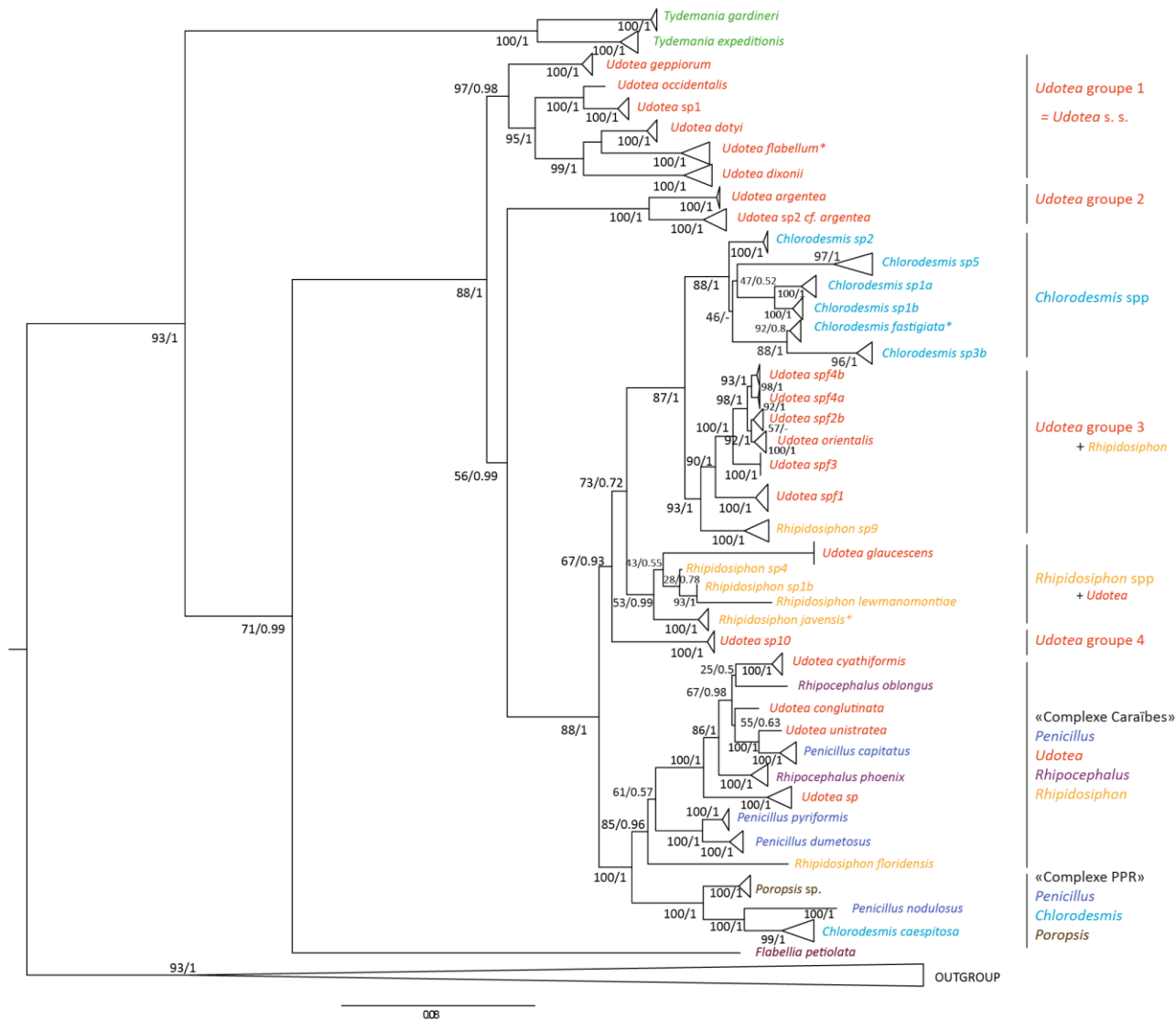


Figure 17 : Phylogénie des Udoteaceae obtenue à partir de la matrice multimarqueurs (*tufA*, *rbcl* et 18S rDNA). L'arbre représenté est la reconstruction en ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les espèces d'un même genre (tel que défini traditionnellement) sont indiquées par une même couleur.* : Espèce type

Une division en dix clades est proposée ici, avec la redéfinition des genres *sensu stricto* de la famille (figure 18), lorsque possible.

Selon ce découpage (et en anticipant les transferts taxonomiques nécessaires au niveau spécifique), les genres d'Udoteaceae présentent pour la première fois, de forts supports aux nœuds et les relations phylogénétiques intergénériques sont globalement mieux résolues que celles des études précédentes (Kooistra, 2002 ; Lam et Zechman, 2002 ; Curtis et al., 2008 ; Verbruggen et al., 2009a et b). De manière générale, les supports aux nœuds fournis par la reconstruction en IB sont plus soutenus que par la méthode ML.

Le clade A correspond au genre *Tydemania*, bien soutenu (bs: 100 ; PP : 1) qui semble avoir divergé le premier, suivi du genre monospécifique *Flabellia*. Le branchement de ce dernier est relativement soutenu en ML (bs: 71), mais bien supporté en IB (PP : 1). S'ensuit le clade B, correspondant au genre *Udotea* s. s., et qui est fortement soutenu (bs: 100 ; PP : 1), puis le Clade C (*Udotea* groupe 2), également fortement soutenue (bs: 100 ; PP : 1).

Ensuite, la diversification des Udoteaceae s'intensifie avec de nombreux genres proches phylogénétiquement et regroupés en deux super-clades séparés par une dichotomie soutenue (bs = 88; PP=1).

Le premier un super-clade relativement soutenu (bs: 67 ; PP : 0,93) englobe quatre clades : Le clade D bien soutenu (bs: 88 ; PP : 1) représente le genre *Chlorodesmis* s. s. ; le clade E également bien soutenu (bs: 93 ; PP : 1) correspond à *Udotea* groupe 3 ; le clade F, composé du genre *Rhipidosiphon* s. s. dans lequel se trouve également *Udotea glaucescens*, est faiblement soutenu en ML (bs: 53 ; PP : 0,99) et sa position phylogénétique peut être amenée à changer ; et enfin le clade G qui correspond à *Udotea* groupe 4, est très bien soutenu (bs: 100 ; PP : 1) et se place en position basale du super-clade.

Le second super-clade, fortement soutenu (bs: 100 ; PP : 1), est composé de deux clades : Le clade H nommé « Complexe Caraïbes » (bs: 85 ; PP : 0,96) qui se compose de plusieurs genres (*Penicillus*, *Rhipocephalus*, *Udotea*, *Rhipidosiphon*), tous retrouvés exclusivement dans la région de l'Atlantique Ouest tropical et notamment les Caraïbes ; Le clade I, nommé « complexe PPR », est fortement soutenu (bs: 100 ; PP : 1) et se compose du genre *Poropsis*, et d'espèces des genres *Penicillus* et *Chlorodesmis*. L'interprétation de ce super clade est difficile, car chacun des deux clades est constitué de plusieurs genres, représentés par une seule espèce dans l'un (clade I), et dans l'autre (clade H), différentes espèces d'un même genre constitue des lignées indépendantes.

Pour l'ensemble des clades, les genres proposés, de même que les espèces qu'ils contiennent et les caractéristiques morfo-anatomiques les définissant, sont détaillés dans les parties suivantes.

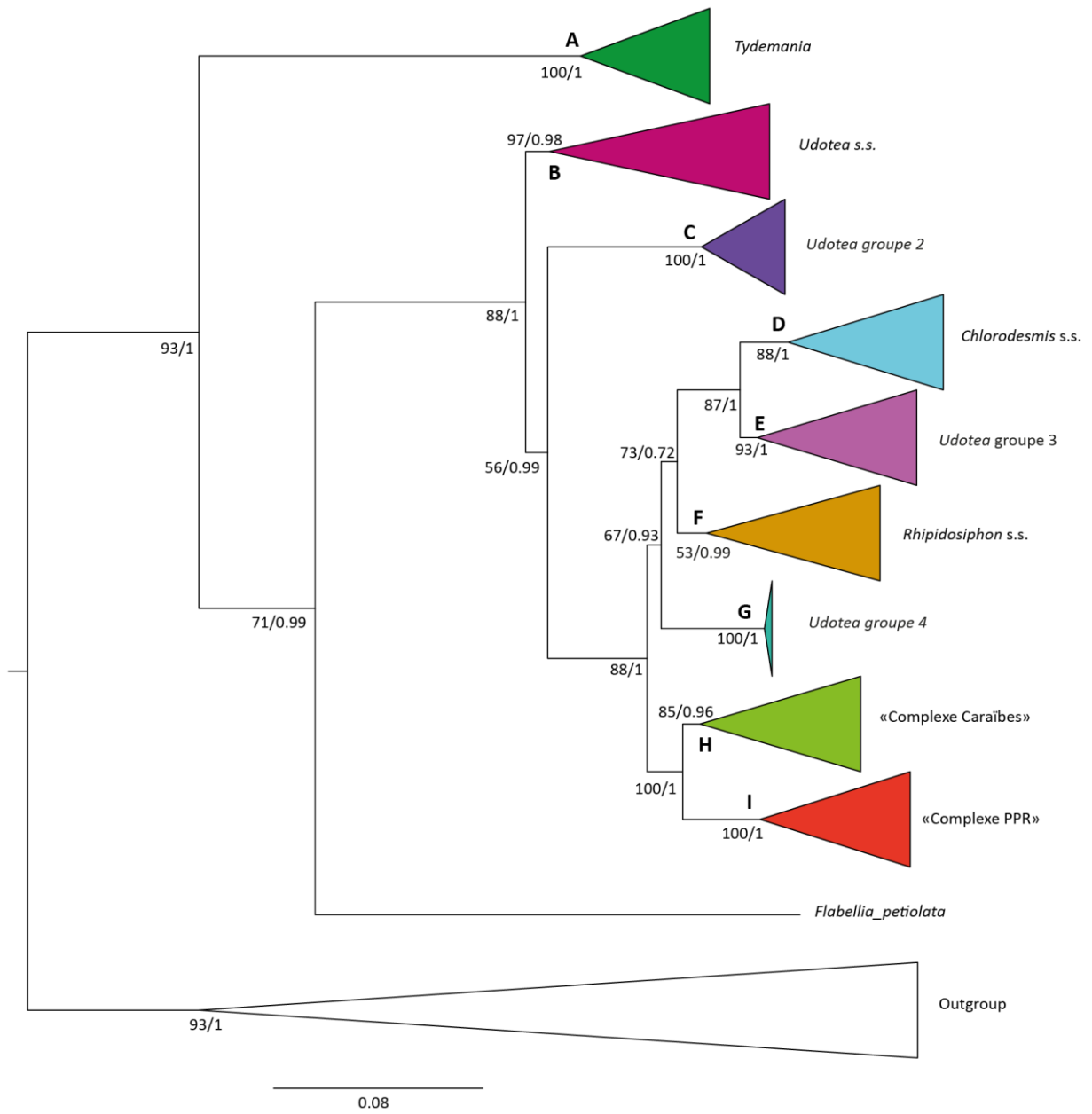


Figure 18 : Arbre ML dont les taxons ont été regroupés en neuf clades (A-I) proposés pour la révision taxonomique des genres au sein de la famille Udoteaceae. Les clades A, B, et F correspondent à des genres existants dont les limites taxonomiques ont été redéfinies. C, E, et G correspondent à de nouveaux genres, tandis que le statut des clades H et I est encore à définir. Les valeurs aux nœuds correspondent respectivement au bs et PP.

5.b. Les « *Udotea* »

Au total, 20 espèces d'*Udotea* sont traitées dans cette étude. Parmi les 34 espèces d'*Udotea* actuellement reconnues (cf. partie III.1.c), treize d'entre elles sont présentes dans cette étude auxquelles viennent s'ajouter sept espèces (établies sur la base moléculaire et morphologique), qui n'ont pu être identifiées à celles décrites, et pourraient représenter de nouvelles espèces.

Le genre *Udotea* tel que défini actuellement n'est pas monophylétique. Ce genre a été fondé sur des critères morphologiques, notamment sur la forme de la fronde en lame et en éventail. Aussi, bien souvent, une espèce présentant cette morphologie extérieure était classée dans ce genre. Les analyses moléculaires révèlent les limites de cette classification sur critères morphologiques externes, et mettent en évidence que ces formes en éventail sont retrouvées dans plusieurs clades génétiquement distincts. Les espèces présentant cette morphologie peuvent d'ailleurs être voisines d'espèces à morphologie très différente telle que celles observées chez *Penicillus* ou *Rhipocephalus* (voir les liens phylogénétiques étroits entre *Udotea conglutina*, *U unistratea*, *P. capitatus* et *Rhipocephalus* spp. (Fig. 17)).

Ainsi, la présente étude s'appuie sur les propositions antérieures de subdiviser le genre *Udotea* en plusieurs groupes (Agardh, 1887 ; Gepp et Gepp, 1911 ; Nizamuddin, 1963 ; farghaly, 1980 ; Littler et Littler, 1990a ; Dragastan et al., 1997) (cf. partie III.1.c), en tenant compte toutefois des incongruences entre groupes morphologiques et groupes génétiques.

Nous proposons donc une nouvelle classification, combinant les informations moléculaires et morphologiques dans le but de réviser la taxonomie du genre. Les *Udotea* ont été subdivisées en différentes lignées, dont quatre sont décrites dans cette partie. Les autres lignées sont présentées dans les clades correspondant à leur position phylogénétique.

(i) Le genre *Udotea s. s.* (Clade B)

Le genre *Udotea s. s.* (bs: 97 ; PP : 0,98) est composé de six espèces : l'espèce-type *Udotea flabellum* (J. Ellis & Sollander) M. Howe, les espèces de la zone Atlantique Ouest (Caraïbes) *U. dotyi*, *U. dixonii* et *U. occidentalis* ainsi que les espèces de l'Indo-Pacifique, *U. geppiorum* et *U. sp nov* (figure 19). Chaque espèce montre un fort support aux nœuds, quelle que soit la méthode de reconstruction phylogénétique (bs: 100 ; PP : 1).

Le genre est donc pantropical, mais les espèces le composant présentent des aires géographiques plus restreintes. En effet, contrairement aux signalements de l'espèce (Guiry et Guiry, 2019), *U. flabellum* n'est pas cosmopolite, mais réduite à la région tropicale de l'Atlantique Ouest.

En termes de morphologie, les espèces du genre *Udotea s. s.* présentent des caractéristiques similaires, à savoir un thalle trapu (en comparaison aux autres espèces d'« *Udotea* » plus délicates) composé d'une lame en éventail épaisse (pluristromatique) et fortement calcifiée. Le système

rhizoïdal est très développé et regroupé en bulbe. Les siphons de la lame et du stipe sont fins ($\leq 80 \mu\text{m}$). Les siphons de la lame présentent des appendices divisés dichotomiquement ou lobés avec des dichotomies terminales et/ou de nombreux apex bien définis. Chez les *Udotea s. s.*, la cortication est complète, c'est-à-dire présente au niveau du stipe et de la lame, par le biais des appendices.

Les espèces ont déjà été regroupées par d'autres auteurs sur la base de ce critère et le genre redéfini ici est équivalent aux groupes « Corticatae », « lame complètement cortiquée », « Udotea », « Flabellum », « complètement cortiqué » proposés respectivement par Agardh (1887), Nizamuddin (1963), Farghaly (1980), Littler et Littler (1990a) et Dragastan et al. (1997). Seule, la composition spécifique l'en distingue, notamment avec l'exclusion de *U. argentea* du genre redéfini.

Les différentes espèces se distinguent entre elles principalement par la forme des appendices et de leur terminaison apicale, dans la lame et le stipe, et secondairement, par le diamètre des siphons ou encore par les variantes dans leur morphologie externe (par exemple, lame plus ou moins lobée, plus large que longue, ou stipe simple ou ramifié).

Mais de manière générale, la morphologie des espèces de ce genre peut être considérée faiblement variable, en comparaison à d'autres espèces d'« *Udotea* », comme souligné par Kooistra (2002), qui considère cette lignée comme ancestrale. Effectivement, le genre *Udotea s. s.* fait partie des premiers genres ayant divergé au sein des Udoteaceae (cf. figure 18).

Cette faible diversité morphologique conduit à des difficultés d'identification et il est facile de les confondre entre elles. Cela peut expliquer en partie les erreurs dans la distribution géographique attribuée aux espèces, avec des limites de répartition peu probables, souvent surestimées. Par exemple, *U. flabellum* déclarée dans l'Indo-Pacifique, correspondrait plutôt à *U. geppiorum* ou *U. argentea* dans cette région.

Enfin, Un cas d'espèce sœur est observé ici avec l'espèce atlantique *U. occidentalis* et *U. sp. nov* du Pacifique Sud-Ouest (fig. 19 ; bs: 100; PP : 1) partageant une morphologie similaire avec notamment la même forme d'appendices (lobés) et le même diamètre de siphons. Les cas d'espèces sœurs avaient déjà été évoqués par Gepp et Gepp (1911) et Littler et Littler (1990a) entre les espèces de l'océan Indien et de l'Atlantique mais uniquement sur une base morphologique.

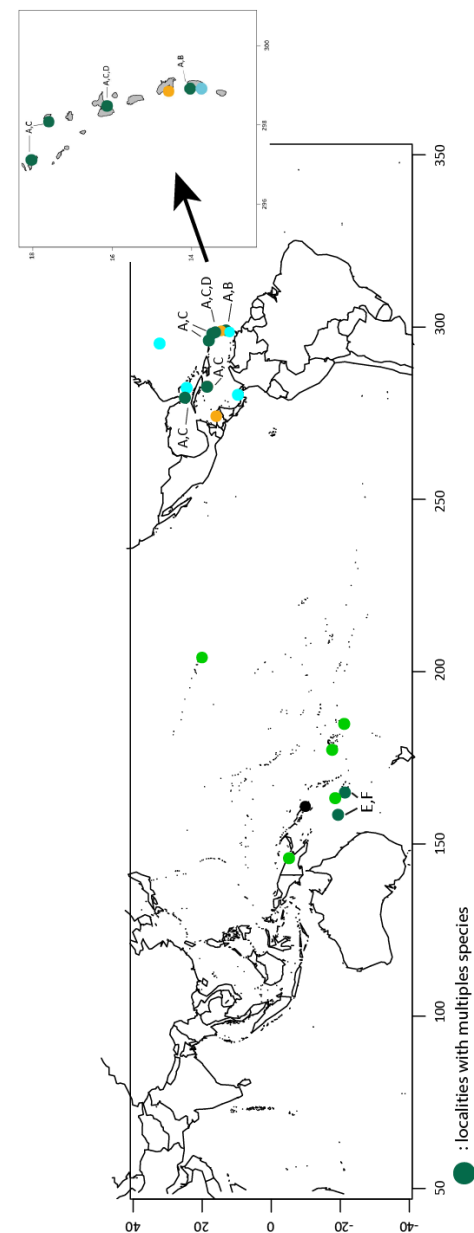
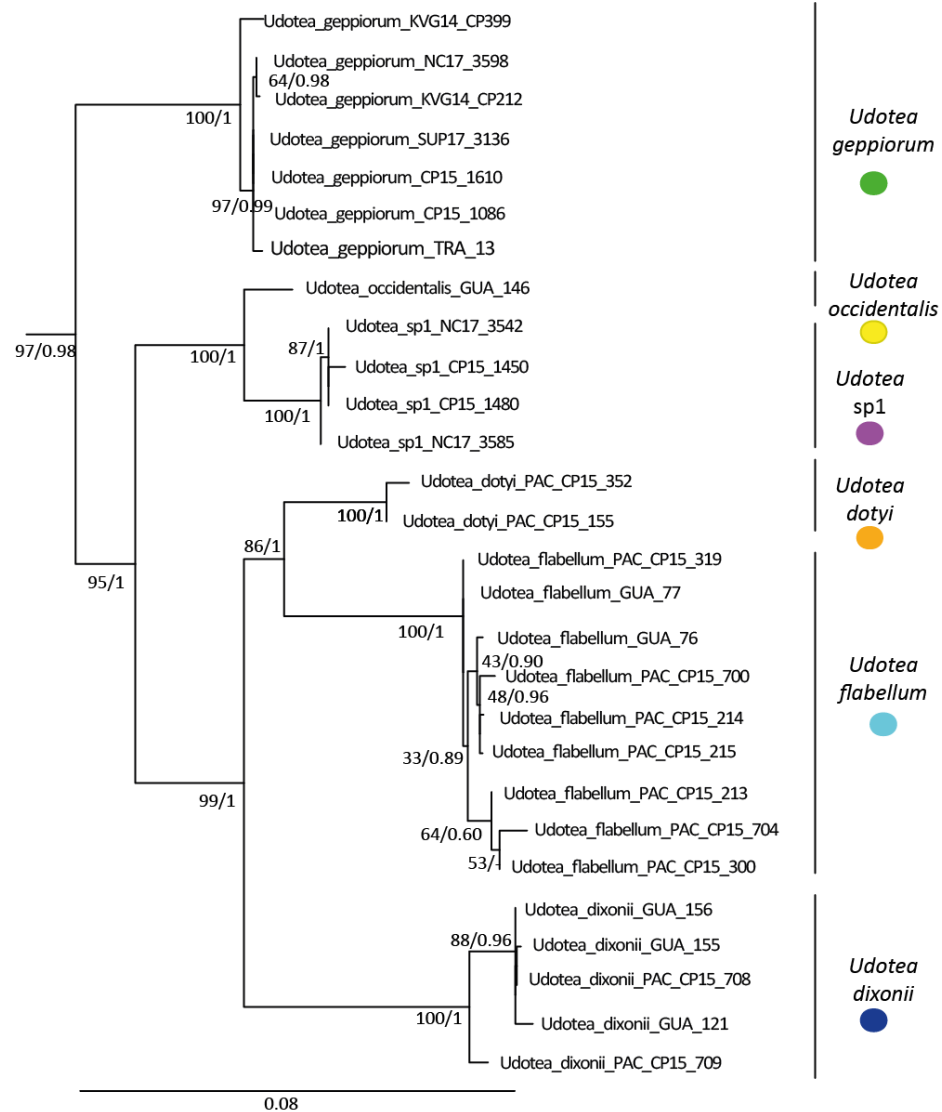


Figure 19 : Phylogénie et distribution des espèces d'*Udotea*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte, avec un zoom sur les Caraïbes. A= *U. flabellum* ; B= *U. dotyi* ; C= *U. dixonii* ; D= *U. occidentalis* ; E= *U. geppiorum* ; F= *U. sp1*.

(ii) Le complexe *Glaukea argentea* (Clade C, *Udotea* groupe 2)

Le genre *Glaukea* (du grec « *glaukos* » signifiant une couleur verte tirant sur le bleu) est désigné pour les deux espèces identifiées « *Udotea* » *argentea* 1 et 2 qui forment une lignée distincte (Figure 17 et 18). Les espèces de *Glaukea* sont caractérisées par une fronde flabellée, zonée et plus ou moins découpée, des siphons de la lame de diamètre < 80 µm et des appendices lobés avec des apex ronds, boursoufflés et convexes.

Ces deux espèces sont susceptibles de correspondre à la diagnose de l'espèce type, « *Udotea* » *argentea*. Les données actuellement disponibles (diagnose succincte, absence d'échantillons de la localité type, spécimen type non localisé), ne permettent pas d'assigner l'une ou l'autre espèce étudiée ici à l'espèce type.

Les deux espèces de *Glaukea* se distinguent entre elles par la forme extérieure, avec *G. argentea* 1 dont la lame est généralement de plus grande taille, très lobée ou découpée, tandis que chez *G. argentea* 2, la lame est d'un ton gris remarquable, souvent d'un seul tenant et lisse, avec des cercles concentriques de croissance bien marqués.

Elles présentent également des distributions géographiques distinctes, *G. argentea* étant répartie dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique, tandis que *G. argentea* 2 n'est observée qu'à Madagascar à ce jour.

Bien que très proches morphologiquement des espèces de *Udotea* s. s., notamment par leur aspect extérieur (lame flabellée pluristromatique) et la présence d'appendices sur les siphons du stipe et de la lame, les espèces de *Glaukea* s'en distinguent par leurs appendices lobés, tandis qu'ils sont divisés dichotomiquement chez la majorité des espèces de *Udotea* s. s. Chez les deux espèces de *Udotea* s. s. montrant des appendices lobés (*U. occidentalis* et *U. sp1*), les apex de ces derniers sont aplatis, en forme de boutons ou concaves, alors qu'ils sont ronds, boursoufflés et convexes chez les espèces de *Glaukea*.

Toutefois, d'autres éléments morpho-anatomiques discriminants sont nécessaires pour établir une diagnose du genre *Glaukea*, robuste et bien distincte de celle de *Udotea* s. s.

(iii) Le genre *Ventalia* (Clade E, *Udotea* groupe 3)

Le genre *Ventalia* (signifiant « éventail » en grec) est proposé pour accommoder trois espèces déjà décrites, *U. orientalis*, *U. indica* et *U. papillosa*, auxquelles s'ajoutent six autres taxons qui pourraient être de nouvelles espèces.

Toutes ces espèces ont en commun une fronde en lame mono- ou pluristromatique, non cortiquée ou pseudo-cortiquée. Les siphons sont alors respectivement dénudés ou pourvus de protubérances rondes ou pointues, disposées tout autour des siphons ou uniquement sur la face supérieure des siphons externes. Le stipe, cortiqué ou pseudo-cortiqué, partiellement ou totalement calcifié, peut être mono- ou plurisiphonné. Les siphons des stipes plurisiphonnés présentent des appendices de forme variable, allant de simples boursoufflements à des structures plus développées et divisées dichotomiquement, ou encore trapus et présentant seulement des dichotomies en position terminale. Le diamètre des siphons est fin et n'excède pas 45 µm, les dichotomies possèdent des constriction asymétriques et la surface des siphons est poreuse. Le système rhizoidal est réduit.

Sur cette base morphologique et parmi les espèces d'*Udotea* anciennement décrites et qui n'ont pas été observées dans nos collections, il conviendrait d'ajouter à ce genre *U. palmetta*.

Le regroupement des espèces d'*Udotea* partiellement ou non-cortiquées a déjà été proposé par différents auteurs, mais avec quelques subtilités. Agardh subdivisait ces espèces en deux groupes « *Palmatteae* » et « *Incrustatae* » selon la cortication du stipe ; Nizammudin (1963) et Farghaly (1980) proposaient le regroupement de *U. indica*, *U. palmetta* et *U. papillosa* (Farghaly nommait ce groupe « *Decaisnella* »), mais plaçaient *U. orientalis* dans un autre groupe (« *Rhipidosiphon* ») ; enfin, Gepp et Gepp (1911) regroupaient déjà *U. indica*, *U. palmetta*, *U. papillosa* et *U. orientalis* dans un même groupe qu'ils n'avaient pas nommé.

Ces espèces restent néanmoins morphologiquement très proches et difficiles à distinguer sans une analyse anatomique approfondie. Notamment, les espèces sans protubérances (siphons dénudés) sont très ressemblantes et peu de caractères morphologiques les différencient rendant la tâche d'identification délicate. Les espèces *V. orientalis*, *V. sp3* et *V. sp2* illustrent le cas d'espèces cryptiques qui, sans analyses anatomiques approfondies ou moléculaires, ne peuvent être différenciées.

D'un point de vue phylogénétique, l'espèce *V. sp6* (de morphologie type « *Rhipidosiphon* ») se place en position basale (bs: 93 ; PP : 1) d'une dichotomie (bs: 90 ; PP : 1) entre les espèces de l'ouest de l'océan Indien d'une part (*V. sp2*, *V. orientalis*, *V. indica* et *V. papillosa*) et une espèce du Pacifique d'autre part (*V. sp1*) (Figure 20). Les supports aux nœuds pour chacune de ces espèces sont fortement soutenus (92 < bs < 100 ; PP = 1), excepté pour *V. sp2* qui a un nœud faiblement soutenu en ML et non retrouvé en IB.

Par ailleurs, la topologie de la phylogénie semble indiquer une radiation spécifique rapide et récente et de plus, relativement localisée dans l'océan Indien (*V. sp2*, *V. orientalis*, *V. indica* et *V. papillosa*). Des analyses plus approfondies, et notamment des reconstructions phylogénétiques calibrées dans le temps sont nécessaires pour confirmer ou non ces observations.

Enfin, les espèces assignées à *Ventalia* ne sont observées que dans l'Indo-Pacifique et présentent des aires de répartition restreintes, soit à l'océan Indien : *V. sp2* (Ouest de l'IO uniquement voire strictement Madagascar), *V. indica* (jusqu'au Pakistan), *V. papillosa* (jusqu'à l'Indonésie), soit au Pacifique (*V. sp1* et *V. sp4*). Seule *V. orientalis* a été reportée dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique (Guiry et Guiry, 2019), mais dans notre étude, seuls des spécimens de l'ouest de l'océan Indien ont été analysés génétiquement. Une vérification des spécimens associés à *V. orientalis* et des données géographiques associées s'impose, compte tenu des risques de confusion dans l'identification au niveau spécifique.

(iv) Le genre *Rhipidotea* (Clade G, Lignée *Udotea* 5)

Cette dernière lignée de morphologie « *Udotea* » est fortement soutenue (bs : 100 : PP : 1) et se distingue en position basale aux genres *Chlorodesmis*, *Ventalia* et *Rhipidosiphon* (Figures 17 et 18). Néanmoins, son branchement est peu soutenu (bs: 67, PP : 0,93) et un échantillonnage plus important est nécessaire pour conforter sa position phylogénétique. À ce jour, ce genre apparaît monospécifique et restreint au sud-ouest de l'océan Indien (Mayotte et Madagascar).

Morphologiquement, il est défini comme une lame monostromatique, calcifiée et avec un marge irrégulière, avec des zones de croissance (ou repousse) où les siphons sont libres. Les siphons sont cylindriques, dénudés et gonflés aux apex. Des constriction isolées (entre les dichotomies) sont observées en grand nombre au niveau des zones de croissance. Les siphons d'un diamètre de 100 µm à la base se rétrécissent vers la marge où ils mesurent 50-60 µm voire 70 µm aux zones de croissance. Les dichotomies présentent des constriction asymétriques, et des trichotomies ont également été observées. Le stipe est multisiphonné, entièrement calcifié et cortiqué (présence d'appendices). Les siphons du stipe mesurent 100 µm de diamètre et le stipe 500-700 µm de largeur. La surface calcifiée des siphons est poreuse à lézardée.

Ce genre présente donc à la fois des caractères morphologiques de *Rhipidosiphon* (lame monostromatique) et d'*Udotea* (stipe multisiphonné et cortiqué), d'où le nom *Rhipidotea*.

À ce jour, ce genre apparaît monospécifique et restreint au sud-ouest de l'océan Indien (Mayotte et Madagascar).

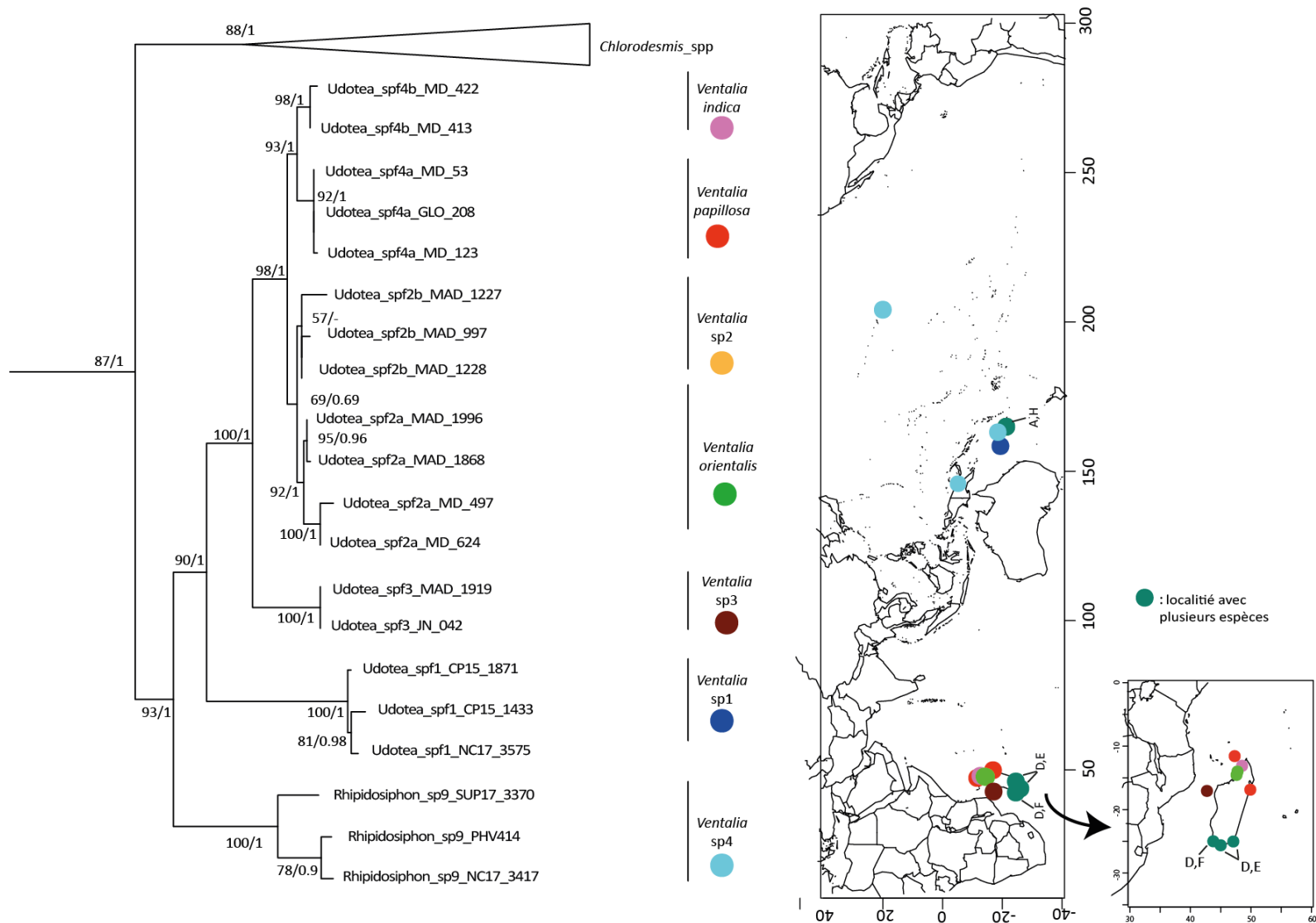


Figure 20 : Phylogénie et distribution des espèces de *Ventalia*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte, avec un zoom sur Madagascar. A= *V. sp1* ; D= *V. orientalis* ; E= *V. sp2* ; H= *V. sp4*.

5.c. Le genre *Chlorodesmis* s. s. (Clade D)

Le genre *Chlorodesmis* s. s. forme un clade (Clade D, fig. 21) bien soutenu en IB (bs: 87 ; PP : 1) contenant six espèces dont l'espèce type, *C. fastigiata*, mis en évidence à partir des données génétiques et morphologiques. L'assignation de deux espèces à *C. hildebrandtii* et *C. major* doit être vérifiée et est indiquée « cf. ». Trois autres espèces ne correspondent pas aux descriptions morphologiques disponibles et pourraient être de nouvelles espèces.

Par ailleurs, des spécimens se référant à l'espèce *C. caespitosa* ont été observés, mais ne se placent pas au sein de ce clade et cette espèce devra être transférée sous un autre genre (voir partie A.I.6.g). De même *C. baculifera* a pu être identifié au cours de cette étude et se situe en dehors de la famille Udoteaceae (cf. chapitre A.II). Elle devra également faire l'objet d'une révision taxonomique.

Ainsi, ces découvertes augmentent la diversité spécifique du genre, avec *a minima* trois nouvelles espèces. Toutefois, les espèces précédemment décrites (présentées en partie III.I.b) et qui n'ont pas été analysées dans cette étude, devront être validées génétiquement et leur placement dans le genre *Chlorodesmis* vérifié. Il n'est pas exclu que d'autres espèces, proches morphologiquement de *Chlorodesmis*, n'appartiennent pas à ce dernier à l'instar de *C. baculifera* et *C. caespitosa*.

En effet, la morphologie simple du genre pose plusieurs problèmes. D'une part, la distinction des espèces entre elles est limitée, car les caractères diagnostiques sont peu nombreux et doivent souvent être utilisés de manière combinée. D'autre part, la diagnose même du genre est vague et confuse, puisqu'elle englobe potentiellement toutes les formes de siphons libres en touffes, morphologie que l'on retrouve chez d'autres genres et espèces génétiquement distincts.

Enfin, le genre *Chlorodesmis* a une répartition Indo-Pacifique (basée sur les espèces représentées ici), mais qui s'étend normalement à l'Atlantique (avec des espèces signalées notamment dans la région des Caraïbes, Guiry et Guiry, 2019). L'aire de distribution des différentes espèces est très variable, avec certaines restreintes à une région (*C. sp2* et *C. sp. 5* retrouvées uniquement dans l'IO) et d'autres réparties dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique.

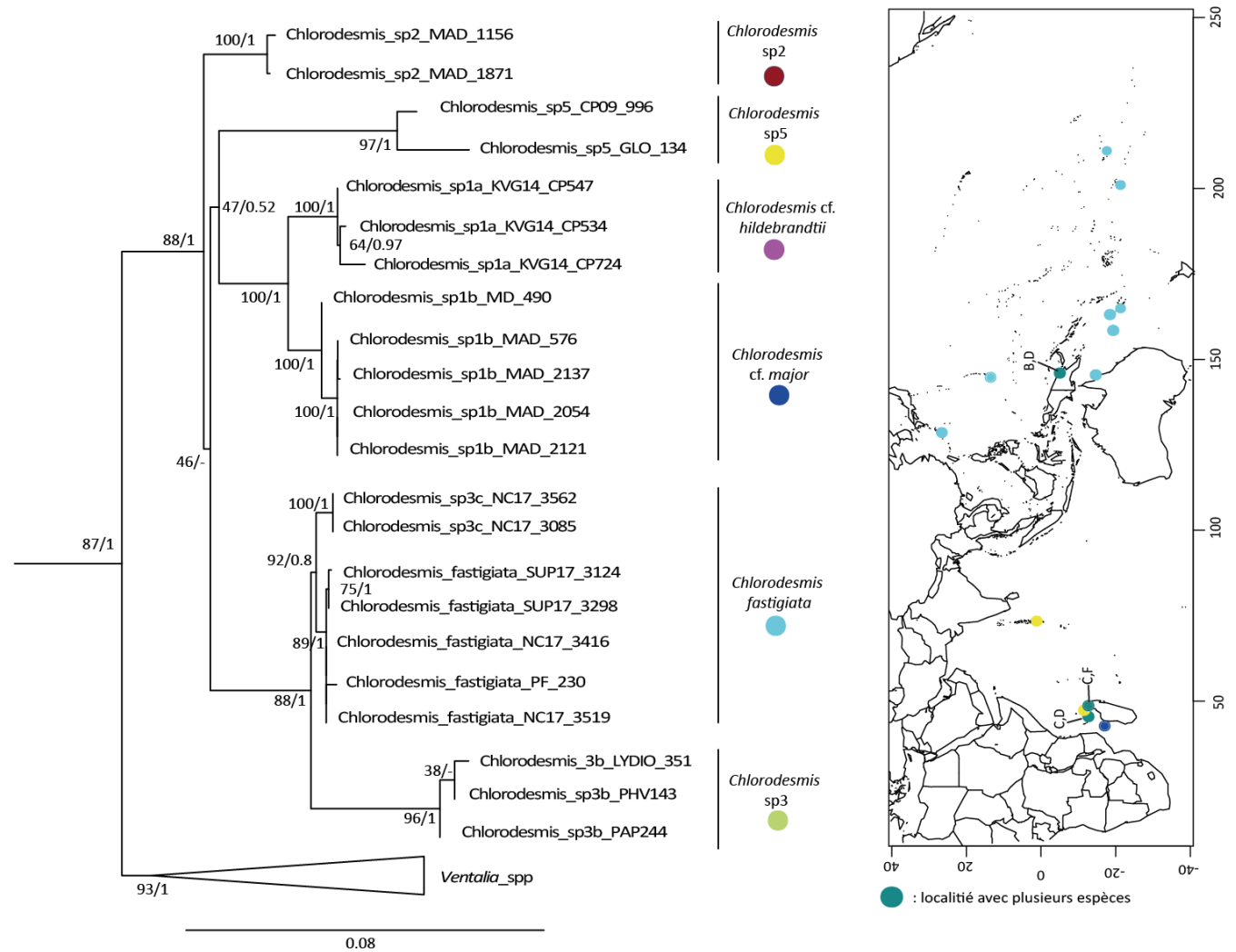


Figure 21:Phylogénie et distribution des espèces de *Chlorodesmis*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte .B= .C. cf. *hildebrandtii* ; C= C. cf. *major* ; D= C. sp3 ; F= C. sp2

5.d. Le genre *Rhipidosiphon* s. s. (Clade F)

Le clade F correspondant au genre *Rhipidosiphon* est soutenu de manière contrastée entre les méthodes (bs: 53 ; PP : 0,99). Il regroupe des spécimens qui se répartissent en cinq espèces (au minimum) dont *R. javensis*, espèce type du genre (Figure 22).

Les spécimens identifiés comme *R. javensis* ont tous les caractères morphologiques de l'espèce et parmi eux se trouve un spécimen provenant de Bunaken (Indonésie) et proche de la localité type de l'espèce (Île de Leiden (Nyamuk-besar), Java, Indonésie). Il convient de noter que les séquences *rbcl* de Genbank assignée à cette espèce (échantillons de Great Astrolabe Reef, Fidji) ne se rangent pas dans ce clade. Il est fort probable qu'il s'agisse là d'une erreur d'identification au niveau spécifique pour cette séquence.

Le genre compte actuellement trois espèces valides au plan taxonomique, auxquelles viennent s'ajouter les deux espèces *R. sp1* et *R. sp4*. D'autres espèces sont suspectées dans notre jeu d'échantillons (cf. analyses en A.1.3) mais les séquences n'ont pu être intégrées à l'analyse phylogénétique (uniquement disponible pour un seul marqueur).

Par ailleurs, *Udotea glaucescens* se place dans le genre et se range en position basale. Il conviendrait de transférer cette espèce au genre *Rhipidosiphon* par une nouvelle combinaison taxonomique, comme proposé par Farghaly (1980) mais jamais validé (Guiry et Guiry, 2019). D'autres auteurs avaient également remis en question la classification de *U. glaucescens* et Nizamuddin (1963) la positionnait avec d'autres *Udotea* dans le groupe « Rhipidosiphon » tandis que Littler et Littler (1990a) la plaçaient dans leur groupe « Unistratea ». En effet, le caractère monostromatique d'*U. glaucescens*, tout comme *U. unistratea* (qui sera traitée ci-dessous), la différenciait des autres *Udotea*.

La diagnose actuelle du genre est vague et prête à confusion, puisque des espèces morphologiquement définies comme « Rhipidosiphon » se rangent au sein d'autres groupes phylogénétiques.

Basé sur nos observations, le genre *Rhipidosiphon* se définit toujours par sa lame monostromatique et non cortiquée avec un stipe mono ou plurisiphonné mais qui reste monostromatique à sa base. Le stipe est pseudo ou non cortiqué et partiellement ou non calcifié.

Des observations plus approfondies et intégrant d'autres critères (surface des siphons, reproduction, etc.) seraient nécessaires afin de créer une diagnose bien fondée pour ce genre.

Ainsi considéré, le genre présente une distribution strictement Indo-Pacifique, mais les répartitions des espèces respectives sont variables, une couvrant l'ensemble de la zone (*R. javensis*) tandis que les autres semblent plus restreintes à des régions géographiques bien définies (par exemple au sud du Pacifique pour *R. glaucescens* ou au nord-ouest pour *R. lewmanomontiae*).

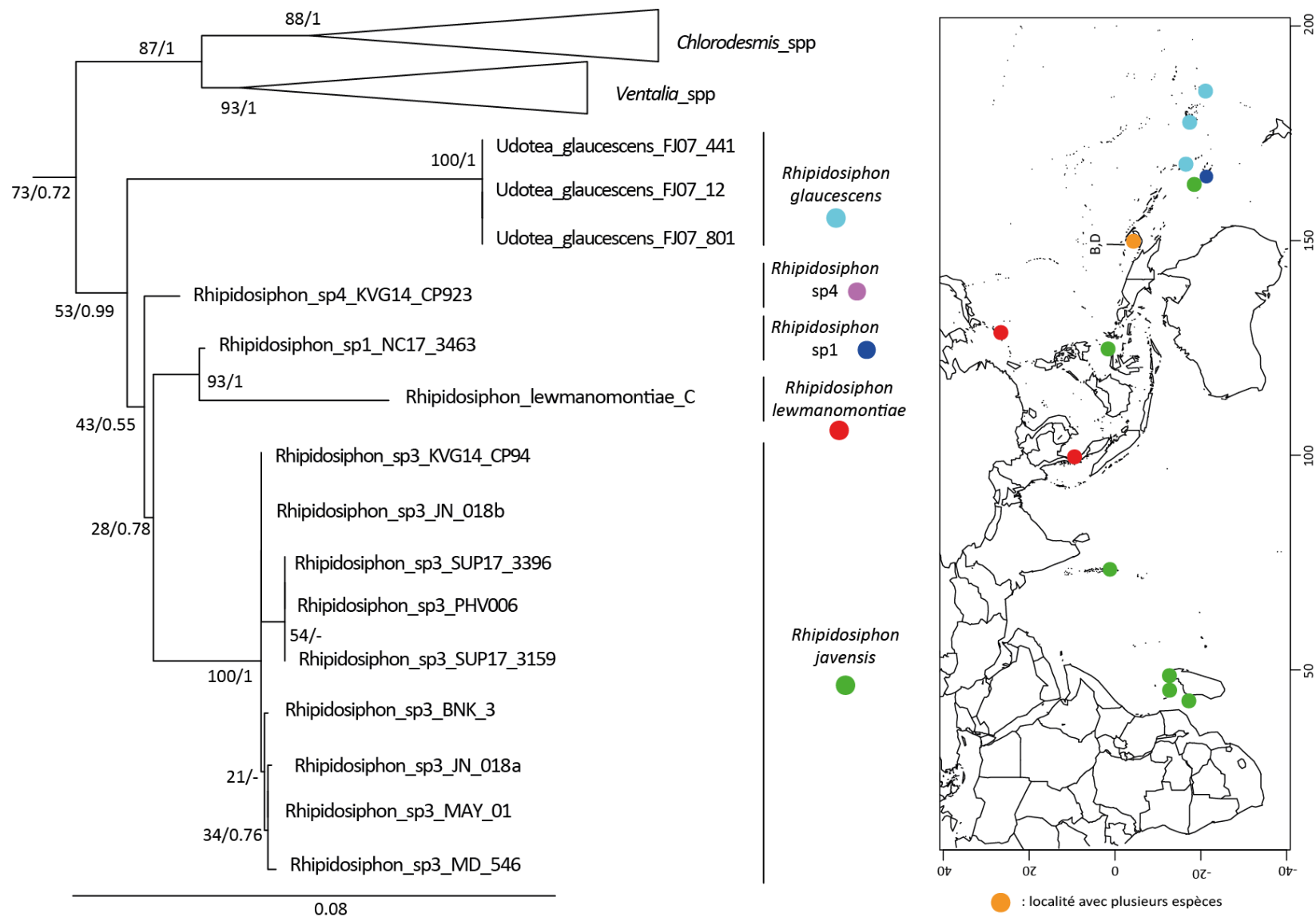


Figure 22 : Phylogénie et distribution des espèces de *Rhipidosiphon*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte. B= *R. sp4* ; D= *R. javensis*.

5.e. Le genre *Tydemanina* (Clade A)

Le genre *Tydemanina* représente un genre basal dans la phylogénie des Udoteaceae (Figures 17 et 18) et sa morphologie complexe avec plusieurs structures (flabelles, glomérules, etc.) a souvent conduit les auteurs à le considérer comme un genre ancestral ou encore comme n'appartenant pas à la famille (par ex. Kooistra, 2002).

Certaines études antérieures avaient montré que le genre se positionnait en paraphylie de la famille, avec des espèces du genre *Pseudocodium* (Verbruggen et al., 2009). Ici nous confirmons que *Tydemanina* fait bien partie de la famille Udoteaceae. Quant à la complexité de sa morphologie, elle est originale et elle fait, entre autres caractères, l'objet d'analyses plus poussées en inférence des traits (cf. chapitre B.II).

Le genre *Tydemanina*, à l'issue de cette étude se révèle être composé de deux espèces bien distinctes génétiquement : la première, *T. expeditionis*, représente l'espèce type (bs: 100 ; PP : 1) ; la seconde correspond morphologiquement à *T. gardineri* (bs: 100 ; PP : 1) (Figure 23).

Cette dernière, au même titre que *T. mabahithae*, avait été placée en synonymie par Meinesz (1981) sur la base morphologique. Les analyses moléculaire et morphologique réalisées dans cette étude, confirme bien l'existence, en tant qu'espèce distincte, de *T. gardineri* décrite Gepp & Gepp (1911). La résurrection de cette espèce est donc proposée (cf. article en cours de préparation, annexe 11).

Les deux espèces se distinguent par leur morphologie externe et les structures les composants (glomérules et/ou flabellules), leur mode de croissance, le diamètre de leurs siphons ou encore l'aspect de leurs stipites.

La répartition du genre est strictement Indo-Pacifique. L'espèce type *T. expeditionis* est distribuée dans l'Indo-Pacifique et la Mer Rouge, tandis que *T. gardineri*, a une distribution beaucoup plus réduite, et n'est retrouvée que dans le sud-ouest de l'océan Indien. Les deux espèces sont en sympatrie à Madagascar.

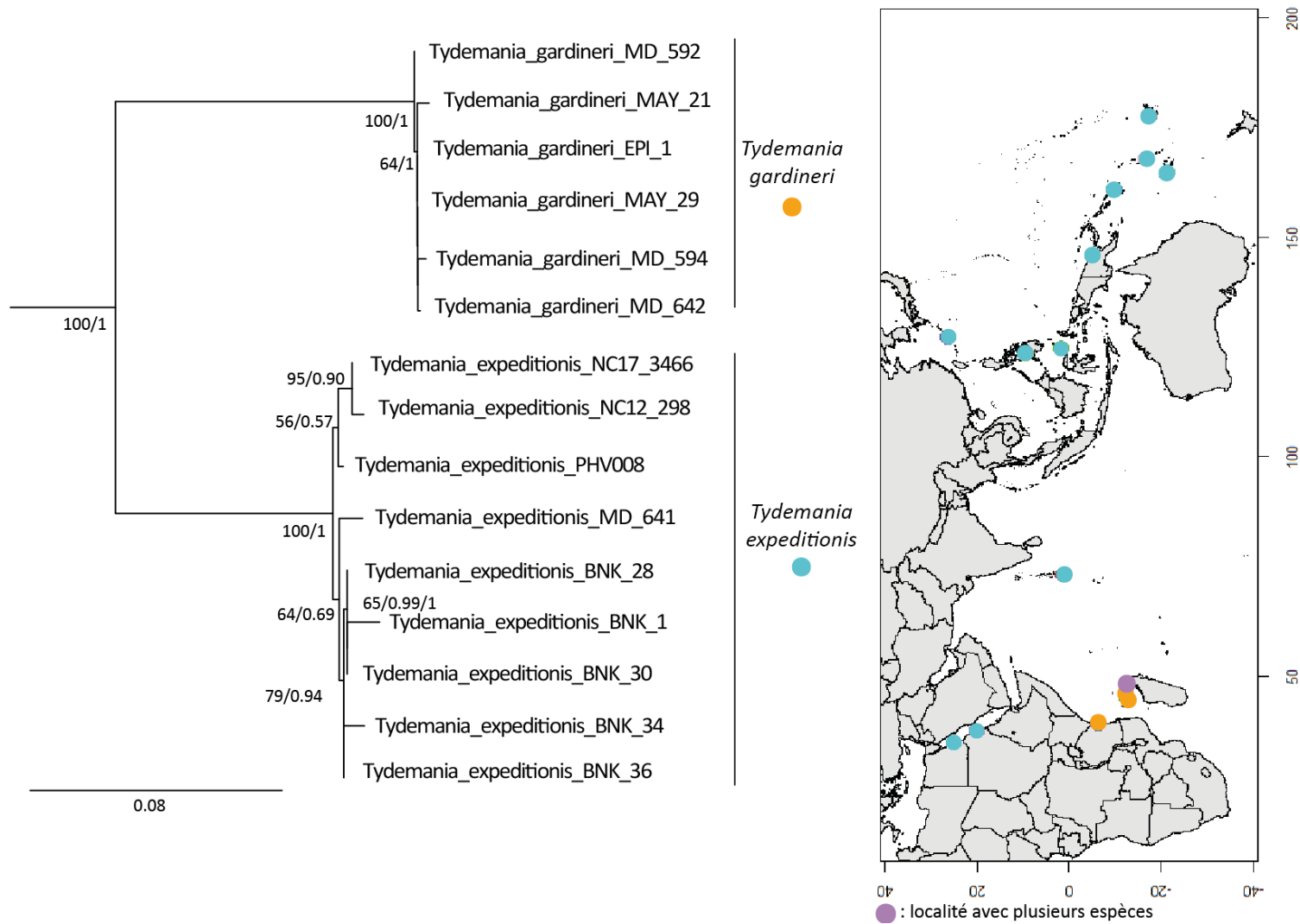


Figure 123: Phylogénie et distribution des espèces de *Tydemania*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte

5.f. Le « complexe Caraïbes » (clade H)

Ce clade regroupe des espèces uniquement présentes dans l'Atlantique Ouest tropical (voire Caraïbes). Ces espèces sont assignées à de nombreux genres différents et polyphylétiques, ce qui rend l'interprétation de ce clade difficile (Figure 24).

Trois possibilités peuvent être envisagées, soit ne pas statuer, soit considérer l'ensemble du clade comme un seul et même genre, soit tenter de le subdiviser en différents genres à l'appui de critères morphologiques.

Pour cette troisième hypothèse, nous pourrions proposer de reconnaître :

1) le genre *Penicillus* centré sur l'espèce type *P. capitatus* qui regrouperait également les espèces *Udotea cyathiformis*, *U. conglutinata*, *U. sp9* et les deux espèces de *Rhipocephalus*. Ce dernier n'était d'ailleurs pas séparé de *Penicillus* initialement (cf. chapitre III). Par ailleurs, différents auteurs ont mis en avant les limites morphologiques floues entre les genres *Penicillus*, *Rhipocephalus* et *Udotea* (cf. chapitre III). Au sein de ce genre, les différences morphologiques entre les espèces concerneraient alors la disposition des siphons (en lame ou libres) et l'organisation de la fronde (unique ou composée de plusieurs lames).

2) Un second genre pourrait rassembler les espèces *Penicillus dumetosus*, *P. pyriformis* auxquelles s'ajouterait l'espèce *P. lamourouxii* (cette dernière n'a pas été intégrée ici, car une seule séquence en *rbcl* est disponible, mais cf. l'arbre *rbcl* en figure 15 ou la précédente étude de Lagourgue et al. (2018)). Les espèces de ce genre sont similaires morphologiquement par leur forme en pinceau et le diamètre imposant de leurs siphons (sauf *P. pyriformis*), la forme large de leurs appendices du stipe ou encore la forme pointue (*P. dumetosus*, *P. pyriformis*) ou digitée (« finger like ») (*P. lamourouxii*) de leurs apex. Ces trois espèces pourraient être regroupées sous le nom de genre *Corallocephalus* proposé en 1849 par Kützing.

3) Un troisième genre regrouperait l'espèce *Rhipidosiphon floridensis* à laquelle il conviendrait d'ajouter *Udotea spinulosa* et *U. loensis* (présentées en figures 14 et 15, ou dans Lagourgue et al., 2018) et probablement d'autres espèces d'*Udotea* encore jamais séquencées, mais morphologiquement proches des deux premières (telles que *U. luna* ou *U. verticillosa*). Ces espèces possèdent en commun, des frondes flabellées (mono ou pluristromatique), composées de siphons dénudés ou portant des protubérances (uniquement sur la face exposés des siphons externes ou à la base de la lame) et de large diamètre ($\approx 50-100 \mu\text{m}$).

Néanmoins, compte tenu des informations génétiques et morphologiques encore limitées pour ce clade, il est préférable de ne pas statuer. Pour la suite de l'étude, l'ensemble de ces espèces seront considérées sous le nom de « complexe Caraïbes ».

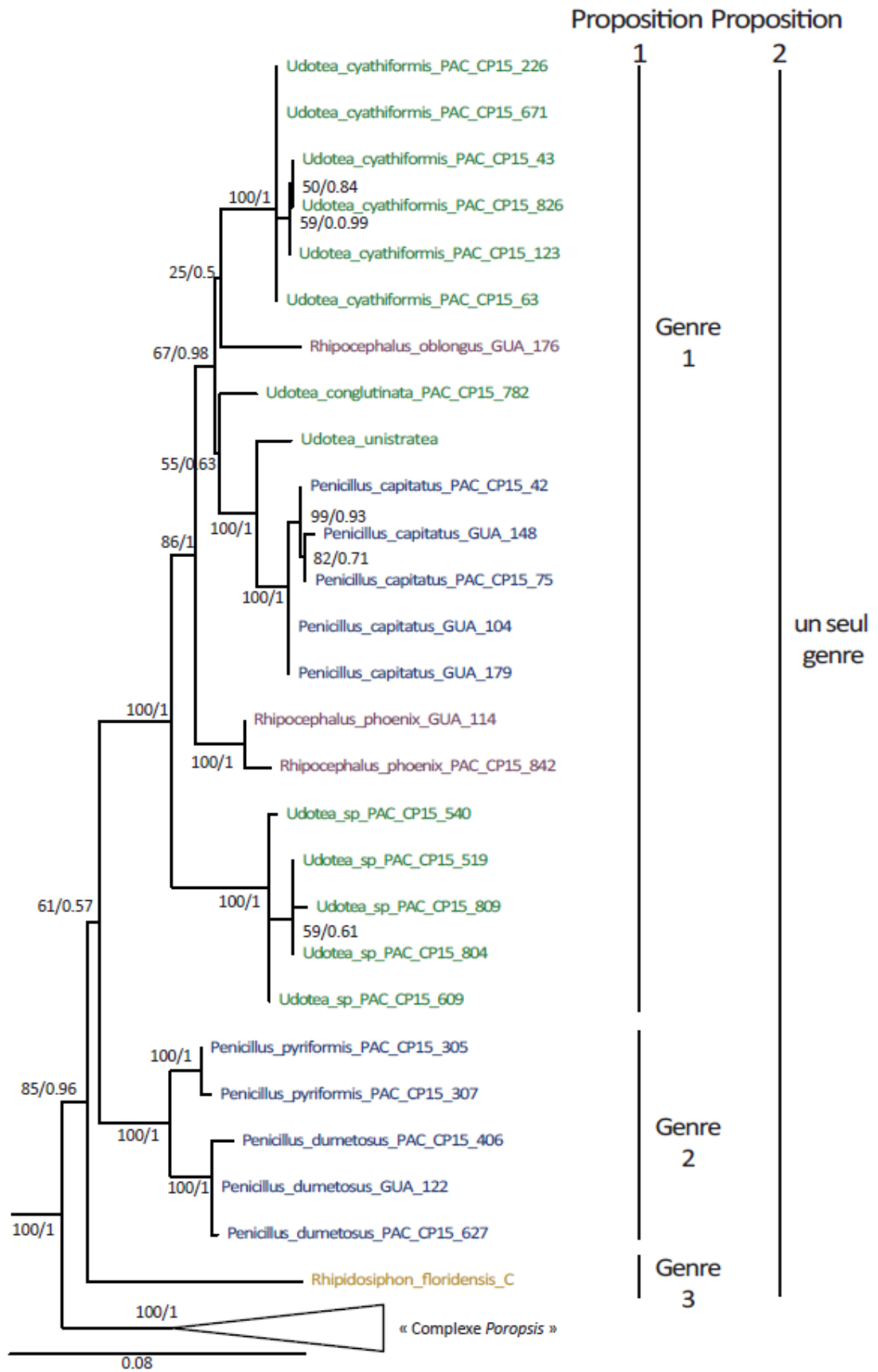


Figure 23 : Phylogénie des espèces du « complexe Caraïbes ». Les épithètes des espèces sont laissées telles qu'actuellement utilisées mais ne sont plus valides. Les deux propositions alternatives de traitement taxonomique sont proposées à la droite de l'arbre.

5.g. Le « complexe *Poropsis-Penicillus nodulosus-Rhipidodesmis* » ou « complexe PPR » (Clade I)

Le dernier clade considéré dans la phylogénie est en réalité un ensemble de trois genres, chacun représenté par une espèce : *Poropsis* sp., *Penicillus nodulosus* et *Chlorodesmis caespitosa* (Figure 24).

Le genre *Poropsis* jusque-là monospécifique, avec la seule *Poropsis subunalis*, se voit compléter ici d'une seconde espèce *Poropsis* sp. Par ailleurs, plusieurs SSHs, définis à partir de séquences assignées au genre *Poropsis*, ont été révélés en délimitation d'espèce, mais n'ont pu être intégrés à l'analyse phylogénétique en l'absence de données sur d'autres marqueurs. Néanmoins, cela laisse supposer que le genre *Poropsis* contient davantage d'espèces, et il sera nécessaire de confirmer sa monophylie par l'acquisition de données supplémentaires.

Concernant *Chlorodesmis caespitosa*, Gepp et Gepp (1911) avaient proposé le genre *Rhipidodesmis* pour accommoder cette espèce, mais cela n'a jamais été validé taxonomiquement. Compte tenu de la redéfinition du genre *Chlorodesmis* s. s. et la position externe de l'espèce *C. caespitosa*, nous proposons de transférer cette dernière sous le genre *Rhipidodesmis* et de reprendre la diagnose initialement proposée par les auteurs.

Quant à l'espèce *P. nodulosus*, elle doit être taxonomiquement révisée et placée sous un nouveau genre, puisqu'éloignée phylogénétiquement de l'espèce type du genre *Penicillus* (*P. capitatus*).

Les relations phylogénétiques entre ces trois espèces sont fortement soutenues (bs: 100 ; PP : 1), et il serait tout aussi acceptable de les rassembler sous un même genre. En effet, ces trois espèces ont en commun la forme de leurs siphons moniliformes, présentant des constriction aux dichotomies ou entre ces dernières très marquées.

La morphologie extérieure de *P. nodulosus* est tout de même bien distincte des deux autres formes délicates et filamenteuses que sont *Poropsis* et *Rhipidodesmis*. Néanmoins, une forme filamenteuse similaire est retrouvée chez l'espèce *P. nodulosus*, et correspondrait à un stade du cycle de vie de l'espèce. Cela peut donc laisser penser que les formes filamenteuses que sont les deux autres genres (*Poropsis* et *Rhipidodesmis*) pourraient être en réalité qu'un état de vie d'une espèce de morphologie plus complexe.

Alors, le regroupement de ces trois genres en un seul pourrait faire sens.

Cependant, et compte tenu du nombre d'échantillons analysés en délimitation d'espèces, qui n'ont pu être intégrés ici, mais qui étaient considérés comme des hypothèses d'espèces distinctes, il est fort probable que ce clade soit plus riche au niveau spécifique, voire générique.

Néanmoins, *Poropsis* et *Rhipidodesmis* sont des formes filamenteuses, difficilement récoltables sur le terrain. Un échantillonnage très fin et méticuleux est alors nécessaire pour ces espèces, mais cela n'est pas toujours possible.

Quoi qu'il en soit, l'acquisition de données génétiques permettra un meilleur aperçu de la diversité spécifique (et la cohérence ou non de rassembler sous un genre) et les informations morphologiques associées permettront également de mieux définir leur classification et prendre les décisions taxonomiques à y appliquer.

Enfin, la distribution de ces espèces semble très étendue, notamment celles des genres filamenteux, et une si grande aire de répartition spécifique devient difficilement concevable pour de telles formes (hormis une cause humaine favorisant la dispersion). Un élargissement de l'échantillonnage est donc indispensable pour pouvoir redéfinir correctement les limites spécifiques et les distributions associées.

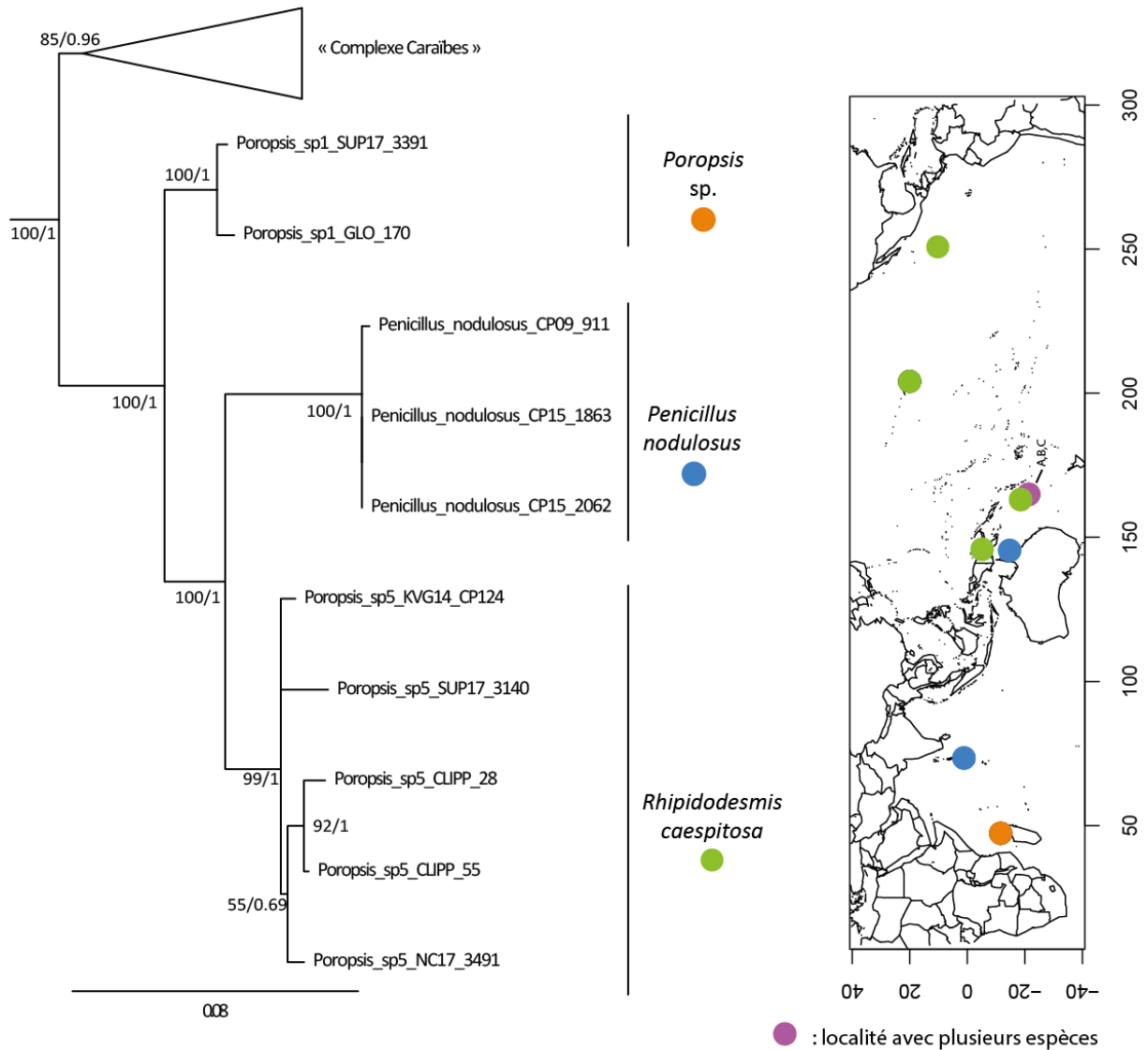


Figure 24 : Phylogénie et distribution des espèces du « complexe PPR ». Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre et la distribution des espèces est reportée sur la carte :

A.I.6. Conclusion

RÉSUMÉ	
Délimitation d'espèces et assignation morphologique	<p><i>tufA</i> : 50 SSHs ; <i>rbcl</i> : 54 SSHs</p> <p>SSHs communs aux deux marqueurs : 42</p> <p>SSHs assignés à l'échelle spécifique : 27</p> <p>Assignations à valider : 5 SSHs</p> <p>SSHs non assignés : 29</p>
Phylogénie	<p>43 espèces incluses dont :</p> <ul style="list-style-type: none"> • 25 espèces assignées • 13 espèces nouvelles • 5 assignations spécifiques à valider (<i>C. cf. major</i> ; <i>C. cf. hildebrandtii</i> ; <i>T. gardineri</i>, <i>Udotea argentea</i> 1 et 2)
Révision taxonomique	<p>Genres révisés : <i>Udotea</i>, <i>Rhipidosiphon</i>, <i>Chlorodesmis</i></p> <p>Nouveaux genres : <i>Glaukea</i>, <i>Ventalia</i>, <i>Rhipidotea</i>, <i>Rhipidodesmis</i></p> <p>Genres conservés : <i>Tydemanina</i>, <i>Flabellia</i></p> <p>Genres à vérifier : <i>Penicillus</i>, <i>Rhipocephalus</i> et <i>Poropsis</i> soit plus généralement le « complexe Caraïbes » et le « complexe PPR »</p>
Géographie	<p>Distribution géographique des genres proposés :</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>Udotea</i> : Indo-Pacifique et Atlantique • <i>Ventalia</i>, <i>Glaukea</i>, <i>Rhipidosiphon</i>, <i>Chlorodesmis</i>, <i>Tydemanina</i>, <i>Rhipidotea</i>, <i>Rhipidodesmis</i>: Indo-Pacifique • <i>Flabellia</i> : Atlantique (Méditerranée) <p>Distribution géographique des genres à résoudre :</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>Penicillus</i> : Indo-Pacifique et Atlantique • <i>Rhipocephalus</i> : Atlantique • <i>Poropsis</i> : Indo-Pacifique <p>Aucune espèce pantropicale</p>

A.II. DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES RHIPILIACEAE

A.II.1. Rappel du contexte

La famille Rhipiliaceae est moins connue que celle des Udoteaceae et le peu d'études qui lui ont été consacrées sont majoritairement basées sur une approche morphologique. La famille, telle qu'actuellement définie, se compose des deux genres, *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*, et présente une répartition principalement Indo-Pacifique, seules deux espèces sont notées dans l'Atlantique (*Rhipilia tomentosa* et *Rhipiliopsis profunda*). La majorité des espèces de Rhipiliaceae ont été créées sur une base morphologique seule dont les caractères et leur interprétation ont conduit à plusieurs synonymisation au niveau spécifique, voire même générique pour *Rhipiliopsis*. Les seules données génétiques disponibles à ce jour concernent neuf espèces (tous genres confondus) et la plupart du temps pour un seul marqueur (cf. annexe 4).

Les quelques études phylogénétiques intégrant des représentants de Rhipiliaceae ont montré que le genre *Rhipilia* n'était pas monophylétique (Verbruggen et al., 2009a et b) et qu'il en était de même pour le genre *Rhipiliopsis* (Cremen et al., 2019). Subséquemment, la monophylie de la famille Rhipiliaceae est remise en question. La résurrection du genre *Johnson-sea-linkia* pour accommoder l'espèce *Rhipiliopsis profunda* a été proposée afin de résoudre la polyphylie du genre *Rhipiliopsis* (Cremen et al., 2019). Toutefois, l'étude ne considérant que peu de représentants du genre, il est difficile de définir la position phylogénétique des différentes espèces le composant, et la monophylie du genre ré-établie par ce seul transfert pourrait être remise en question.

Pour le genre monospécifique *Rhipiliella*, en l'absence de données génétiques disponibles il est hasardeux de valider sa position phylogénétique au sein de cette famille comme cela a été proposé (Dragastan et al., 1997), et le genre est toujours considéré comme faisant partie des Udoteaceae.

La riche collection de spécimens attribués aux *Rhipilia*, *Rhipiliopsis* et *Rhipiliella* hébergée à NOU était l'occasion d'acquérir de nouvelles données moléculaires et morphologiques.

Cette étude vise alors, par le biais de données de différents types, moléculaires, morphologiques et géographiques, à (1) renseigner la diversité spécifique au sein des genres de Rhipiliaceae, notamment par une approche en délimitation d'espèces, (2) analyser leurs relations phylogénétiques, et (3) appuyer et documenter les révisions nécessaires pour lever les ambiguïtés taxonomiques au sein de cette famille.

A.II.2. Supplément Matériels et méthodes

Au total 571 échantillons de Rhipiliaceae ont été traités durant cette étude, parmi lesquels 516 ont pu être séquencés avec les marqueurs *tufA*, *rbcL* et 18S rDNA. La liste des échantillons et des séquences associées et les séquences Genbank utilisées sont présentées en annexes 2 et 4. La délimitation d'espèce a été réalisée sur les deux marqueurs chloroplastiques tandis que les reconstructions phylogénétiques finales ont été réalisées à partir d'une matrice concaténée des trois marqueurs.

2.a. Constructions phylogénétiques

Pour les analyses de délimitation d'espèces, des reconstructions phylogénétiques en maximum de vraisemblance et en inférence bayésienne (pour les arbres ultramétriques) ont été réalisées pour chacun des marqueurs en ne conservant que les haplotypes distincts.

Les jeux de données ont été analysés avec Partition Finder v1.1.0 afin de déterminer les modèles d'évolution les plus adaptés selon le critère AIC, à la fois pour le jeu de données total (les analyses ML) ou encore subdivisés en position de codons.

Les arbres en ML ont été réalisés sous RAXML (Stamatakis, 2014) depuis le serveur CIPRES (Miller et al., 2010). Les jeux de données ont été partitionnés en position de codons, soient trois partitions pour le jeu de données *tufA* et six pour *rbcl* (3x2 fragments). Les analyses pour les deux marqueurs ont été réalisées sous le modèle GTR+I+G, avec l'algorithme « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree* », et 1 000 répliquats de *bootstrap* (Stamatakis et al., 2008).

Les arbres ultramétriques ont été réalisés par inférence bayésienne avec le logiciel BEAST (Drummond et al., 2012). Pour le marqueur *tufA*, l'analyse a été réalisée sur un jeu de données en trois partitions avec les modèles évolutifs GTR+G, GTR+I+G et GTR+G, sur 30 M de générations, échantillonnées toutes les 1 000. Pour le marqueur *rbcl*, six partitions ont été analysées sous des modèles évolutifs distincts (*rbcl5'*: GTR+I+G, K80+G, K80+I+G ; *rbcl3'* : K80+I+G, GTR+I+G, K80+I+G) sur 75 M de générations avec un échantillonnage toutes les 5 000 générations. L'hypothèse d'horloge globale ayant été rejetée, les deux analyses ont été effectuées sous une horloge relâchée non corrélée suivant une loi log normale associée à un modèle de « Coalescent constant size », comme recommandé (Monaghan et al., 2019).

Pour l'analyse phylogénétique finale, basée sur la matrice multimarqueurs (*tufA*, *rbcl* et 18S), des méthodes de reconstructions en ML et IB ont été employées.

Les analyses préliminaires en délimitation d'espèces et phylogénie ayant mis en évidence la présence de plusieurs lignées distinctes au sein des Rhipiliaceae (cf. Figure 25), les reconstructions phylogénétiques ont porté sur deux sous-ensembles de données : (1) « Rhipiliaceae groupe 1 » + « Rhipiliaceae groupe 2 », et (2) « Rhipiliaceae groupe 3 » + « Rhipiliaceae groupe 4 » représentant les lignées *Rhipiliopsis* externes à la famille et proches phylogénétiquement des Halimedaceae. Pour ce dernier groupe, des séquences d' Halimedaceae ont été ajoutées pour mieux appréhender les relations phylogénétiques au sein de cet ensemble.

Les outgroups *Codium duthieae*, *Codium platylobium* et *Bryopsis plumosa* ont été utilisés pour les deux analyses. Les jeux de données évalués par Partition Finder v1.1.0 ont tous indiqué un schéma de partitions par marqueur et, pour les chloroplastiques, également par position de codon.

Les analyses ML ont été réalisées avec RAXML via le serveur CIPRES. Dans les deux cas, la méthode GTR+I+G et l'algorithme « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree* » ont été sélectionnés et l'analyse a été lancée avec 1 000 répliquats de *bootstrap*.

Les reconstructions en inférence bayésienne ont été réalisées sous Mr Bayes v.3.2 (Ronquist et Huelsenbeck, 2003) via le serveur CIPRES. Pour le premier jeu de données, les modèles évolutifs attribués aux dix partitions étaient : GTR+G, GTR+G et GTR+G+I pour *tufA* ; GTR+G, JC+G et JC+I pour *rbcl5'* ; JC+I+G, JC+I, GTR+G pour *rbcl3'* ; et HKY+I+G pour 18S rDNA. L'analyse a été lancée en deux

runs, à partir d'un arbre de départ aléatoire, pour 20 M de générations et un échantillonnage toutes les 1 000 générations. Après vérification de la convergence des *runs* et des valeurs ESS, les deux premiers millions de générations ont été exclus en tant que *burn-in*, avant d'estimer l'arbre consensus et les probabilités *a posteriori*.

Pour le second jeu de données, les modèles évolutifs associés aux sept partitions étaient : *tufA* : GTR+I+G+, GTR+G et GTR+G ; *rbcl* : JC+I, GTR+I+G et GTR+G et pour 18S rDNA: GTR+I+G. Les deux *runs* ont été lancés pour 50M de générations à partir d'un arbre de départ aléatoire et avec un échantillonnage toutes les 5 000 générations. La convergence des *runs* et les valeurs ESS ont été vérifiées avant d'extraire les cinq premiers millions de générations en tant que *burn-in* et d'estimer l'arbre consensus et les probabilités postérieures (PP) associées.

2.b. Application des méthodes de délimitations d'espèce

La méthode ABGD a été appliquée directement sur les alignements de chaque marqueur. Le marqueur *tufA* a été analysé sous la méthode simple distance, avec le paramètre X fixé à 0,8. Pour *rbcl*, deux jeux de données ont été analysés, à savoir le fragment *rbcl5'* et le fragment *rbcl3'* compte tenu du déséquilibre dans le rendement des amplifications des deux marqueurs et de la sensibilité de la méthode aux données manquantes. Les méthodes Kimura et Simple distance ont été respectivement appliquées sur les jeux de données *rbcl5'* et *rbcl3'*, avec le paramètre X fixé à 0,8 dans chacun des cas.

L'analyse avec la méthode GMYC a été effectuée sur R via le package « splits » sur les MCCTs de chaque marqueur obtenus par les analyses bayésiennes sous BEAST.

La méthode bGMYC a été appliquée sur un sous-échantillonnage de 100 arbres issus de cette même analyse. Après des tests exploratoires, le jeu de données *tufA* a été analysés sous 30M de générations, échantillonnées toutes les 100 générations et un *burn-in* des 10 000 premières générations. Le marqueur *rbcl* a été analysé sur 20 M de générations, dont les cinq premiers millions exclus en *burn-in*, et échantillonnés toutes les 100 générations.

La méthode hPTP a été conduite sur le serveur en ligne (<http://sco.hits.org/exelixis/web/software/PTP/index.html>) sur les arbres ML, sous 500 000 générations échantillonnées toutes les 100 générations pour les deux marqueurs. L'analyse mPTP a été réalisée à la fois sur les arbres en ML et MCCTs pour les deux marqueurs et via le site (<http://mPTP.hits.org>) avec les paramètres par défaut.

2.c. Morphologie

L'identification des espèces ainsi que le ciblage des caractères morphologiques d'intérêt ont été basés sur : la monographie de Gepp & Gepp (1911) comprenant certaines espèces de *Rhipilia* et une espèce de *Rhipiliopsis* ; la monographie de référence de Millar et Kraft (2001) pour le genre *Rhipilia* ainsi qu'entre autres, les travaux de N'Yeurt et Keats (1997) et Verbruggen et Schils (2012) ; et principalement les travaux de Kraft (1986 et 2000), Farghaly et Denizot (1979), Eisement et Earle (1983), Norris et Blair (1991) et Coppejans et al. (1999) pour le genre *Rhipiliopsis*.

A.II.3. Analyse de la diversité génétique

En termes de variabilité génétique, le jeu de données *tufA* (819 bp) présente 436 sites variables (53,24 %), tandis que le jeu de données *rbcl* (1395 bp) montre 581 sites variables (41,65 %) (Annexe 6). Lorsque le marqueur *rbcl* est considéré en deux fragments, le fragment *rbcl5'* (752 bp) présente 299 sites variables (soit 39,76%) et *rbcl3'* (643 bp) contient 282 sites variables (soit 43,86 %).

Par ailleurs, des analyses préliminaires nous ont indiqué que les différents échantillons appartenant à la famille Rhipiliaceae telle qu'initialement considérée, que l'on nommera alors « Rhipiliaceae *sensu lato* (s. l.) », formaient en réalité un groupe non monophylétique (cf. figure 25). Quatre lignées distinctes semblent ressortir que l'on nommera pour le moment « Rhipiliaceae groupe 1 » avec des morphologies de type *Rhipilia*, *Rhipiliopsis* et *Rhipiliella*, « Rhipiliaceae groupe 2 » avec des morphologies filamenteuses, « Rhipiliaceae groupe 3 » avec des morphologies *Rhipiliopsis* (groupe A) et « Rhipiliaceae groupe 4 », également de morphologie *Rhipiliopsis* (groupe B).

Les résultats de délimitation d'espèces sont donc présentés selon ces quatre lignées pour le marqueur *tufA*. Pour le marqueur *rbcl*, le jeu de données au sein des différentes lignées étant très déséquilibré et lacunaire pour « Rhipiliaceae groupe 2 », « Rhipiliaceae groupe 3 » et « Rhipiliaceae groupe 4 », ces derniers seront présentés ensemble.

Enfin, comme pour l'étude sur les Udoteaceae, le terme « clade » sera employé dans la présentation des résultats exploratoires, mais désigne les SSHs définis *a posteriori*.

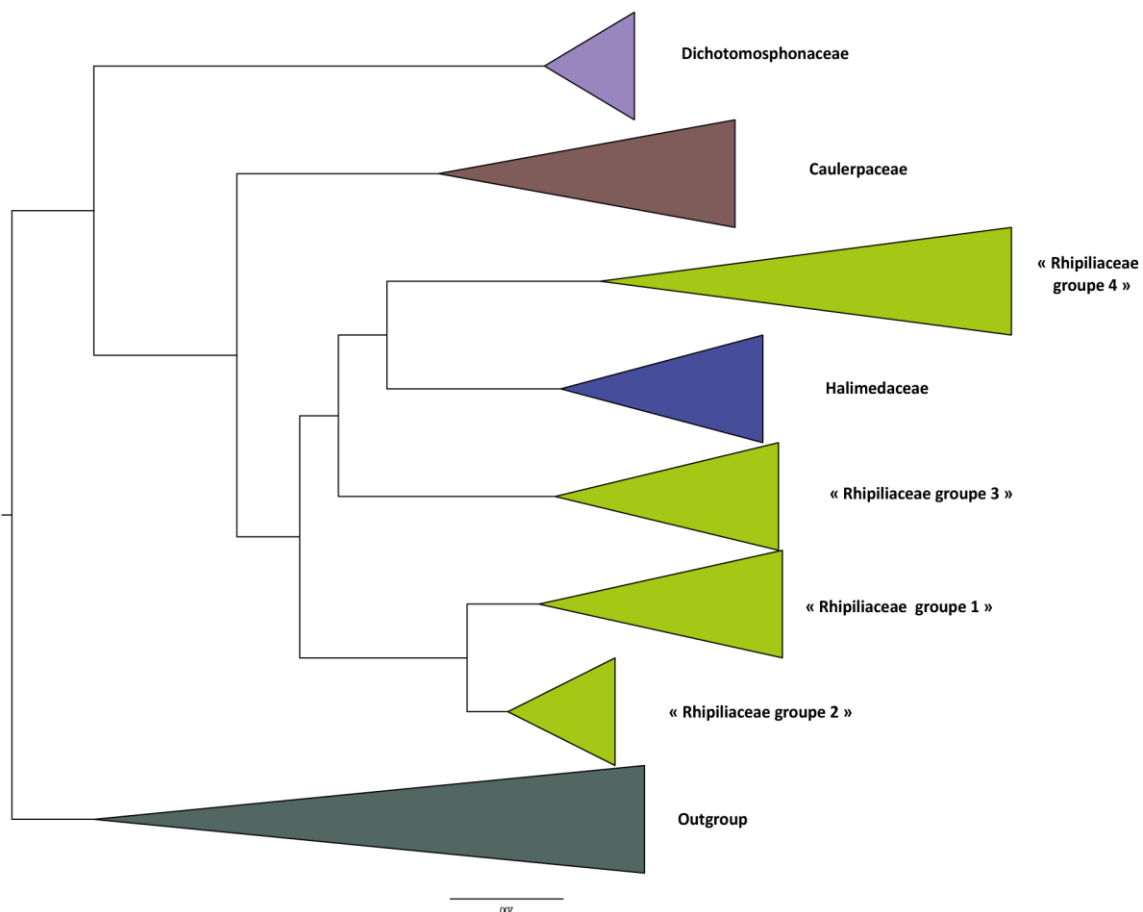


Figure 25 : Phylogénie des Rhipiliaceae en analyses préliminaires sur le marqueur *tufA*

3.a. Résultats de la délimitation d'espèces sur le marqueur *tufA*

(i) « Rhipiliaceae groupe 1 »

Pour le premier groupe de Rhipiliaceae, et basé sur le marqueur *tufA*, GMYC délimite 22 PSHs, bGMYC 16 PSHs, 14 pour hPTP et mPTP (bien que les partitions soient distinctes) et 17 pour ABGD (Figure 26). Huit PSHs sont communs aux cinq méthodes.

Pour la méthode bGMYC, des partitions alternatives (+4) ont été considérées car, bien que moins soutenues (probabilités néanmoins proches), ces dernières étaient cohérentes avec les partitions données par au moins une autre méthode, souvent GMYC.

Plusieurs incongruences sont notées entre les méthodes : GMYC sépare les clades 5 et 18 en deux PSHs distincts. La méthode bGMYC regroupe en 1 seul PSH les clades 4 + 5 et 8 + 9 + 10 + 11 mais les séparent dans des partitions alternatives et ces dernières sont donc représentées en Figure 26. La méthode hPTP regroupe les clades 2, 3, 4, 5, 6 et 7 en un seul PSH, et de même pour les clades 8, 9, 10 et 11. À l'inverse, elle sépare en deux PSHs les clades 18 et 20. Dans une moindre mesure, mPTP regroupe les clades 2, 3, 4 et 5 en un seul PSH ainsi que 8, 9, 10 et 11. Enfin, ABGD regroupe les clades 4 et 5 ainsi que 8, 9 et 10 en un seul PSH.

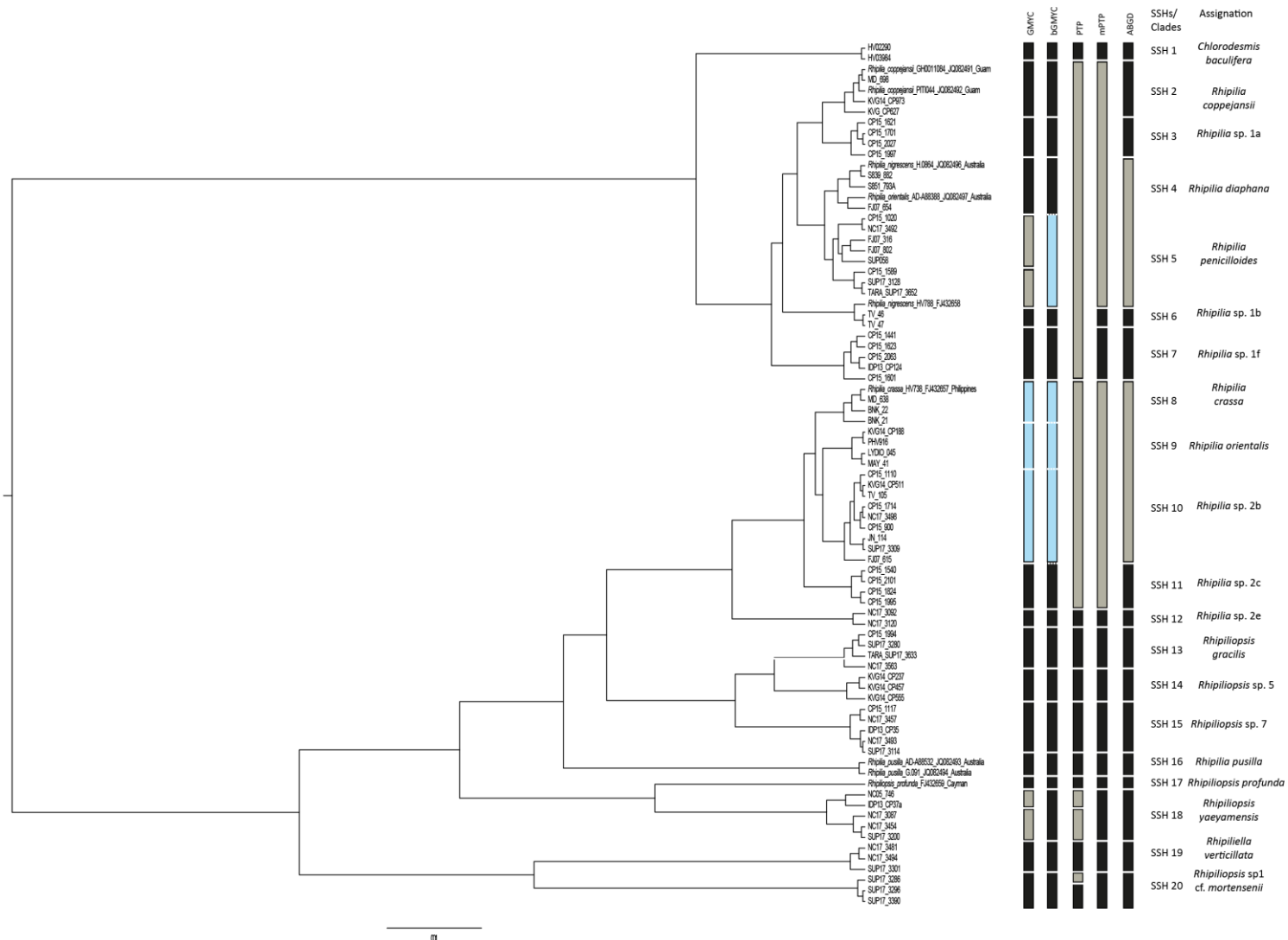


Figure 26 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 1 » sur le jeu de données *tufA*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques.

(ii) « Rhipiliaceae groupe 2 »

Pour le deuxième groupe de Rhipiliaceae (ou « filamenteuses »), six PSHs sont délimités par les méthodes bGMYP et ABGD, sept par GMYP et cinq par hPTP et mPTP (partitions différentes) (Figure 27). Trois PSHs apparaissent communs aux cinq méthodes.

En termes d'incongruences, GMYP divise le clade 41 en deux PSHs et crée un singleton. hPTP regroupe les clades 40, 41 et 42 en un seul PSH et divise le clade 43 en deux PSHs, dont un singleton. Enfin, mPTP regroupe les clades 41 et 42 en un seul PSH.

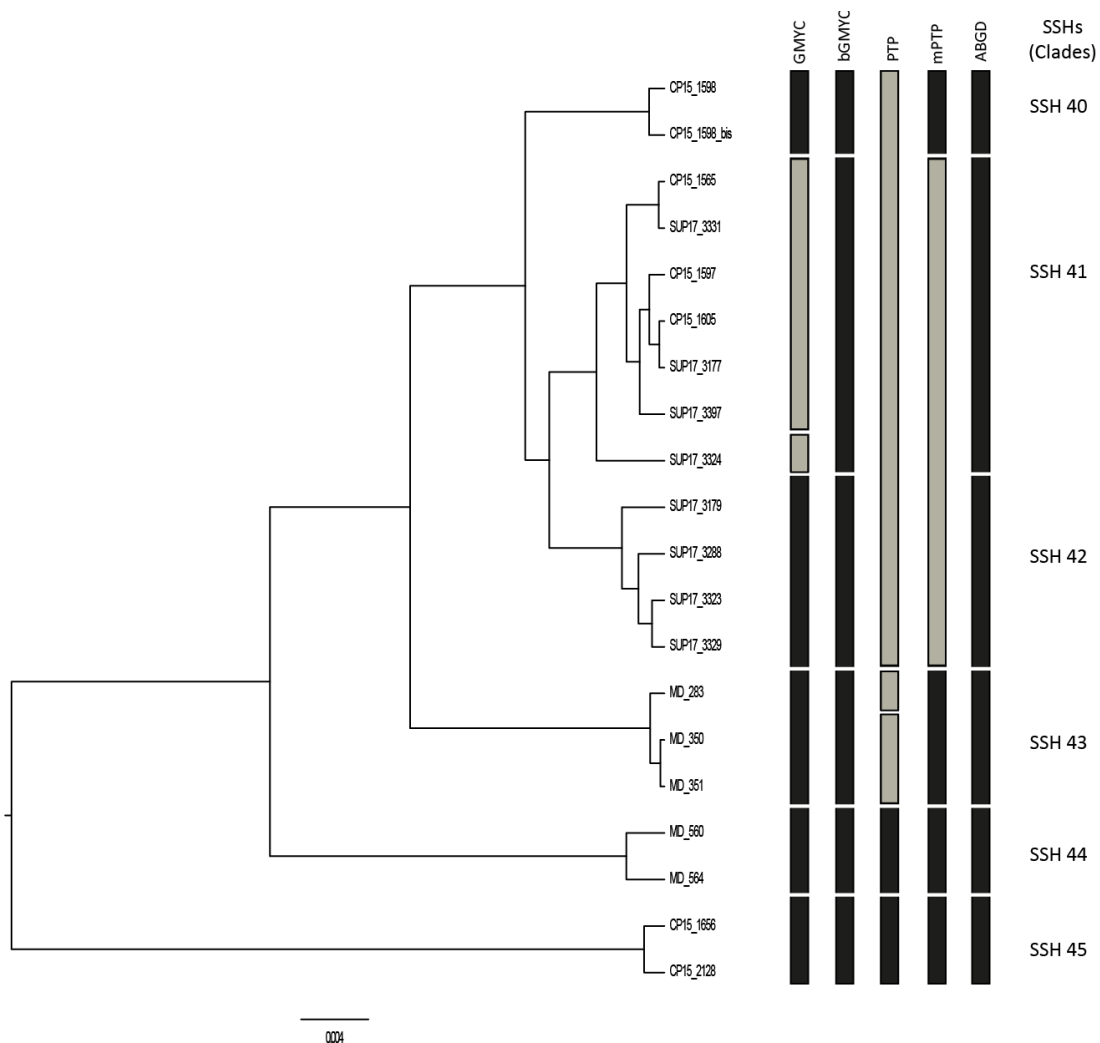


Figure 27 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYP, bGMYP, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 2 » sur le jeu de données *tufA*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans la colonne de droite sont indiqués les SSHs définis (= clades).

(iii) « Rhipiliaceae groupe 3 »

Pour « Rhipiliaceae groupe 3 » (groupe A de morphologie *Rhipiliopsis*), l'analyse de délimitation d'espèces sur le jeu de données *tufA* renvoie à dix PSHs avec la méthode GMYC, trois sous les méthodes bGMYC et hPTP et neuf pour les méthodes mPTP et ABGD (Figure 28). Deux PSHs apparaissent communs aux cinq méthodes sur ce jeu de données.

Les méthodes ABGD, mPTP et GMYC renvoient des PSHs identiques, sauf pour le clade 30, séparé en deux PSHs par GMYC, dont un singleton. Les méthodes bGMYC et hPTP produisent un nombre beaucoup plus réduit de PSHs, notamment par le regroupement des clades 25 à 31 en un seul. À nouveau, des partitions alternatives ont été considérées pour la méthode bGMYC, ce qui renvoie alors à neuf PSHs délimités, similaires à ceux produits par mPTP, ABGD et GMYC (à une différence près pour cette dernière).

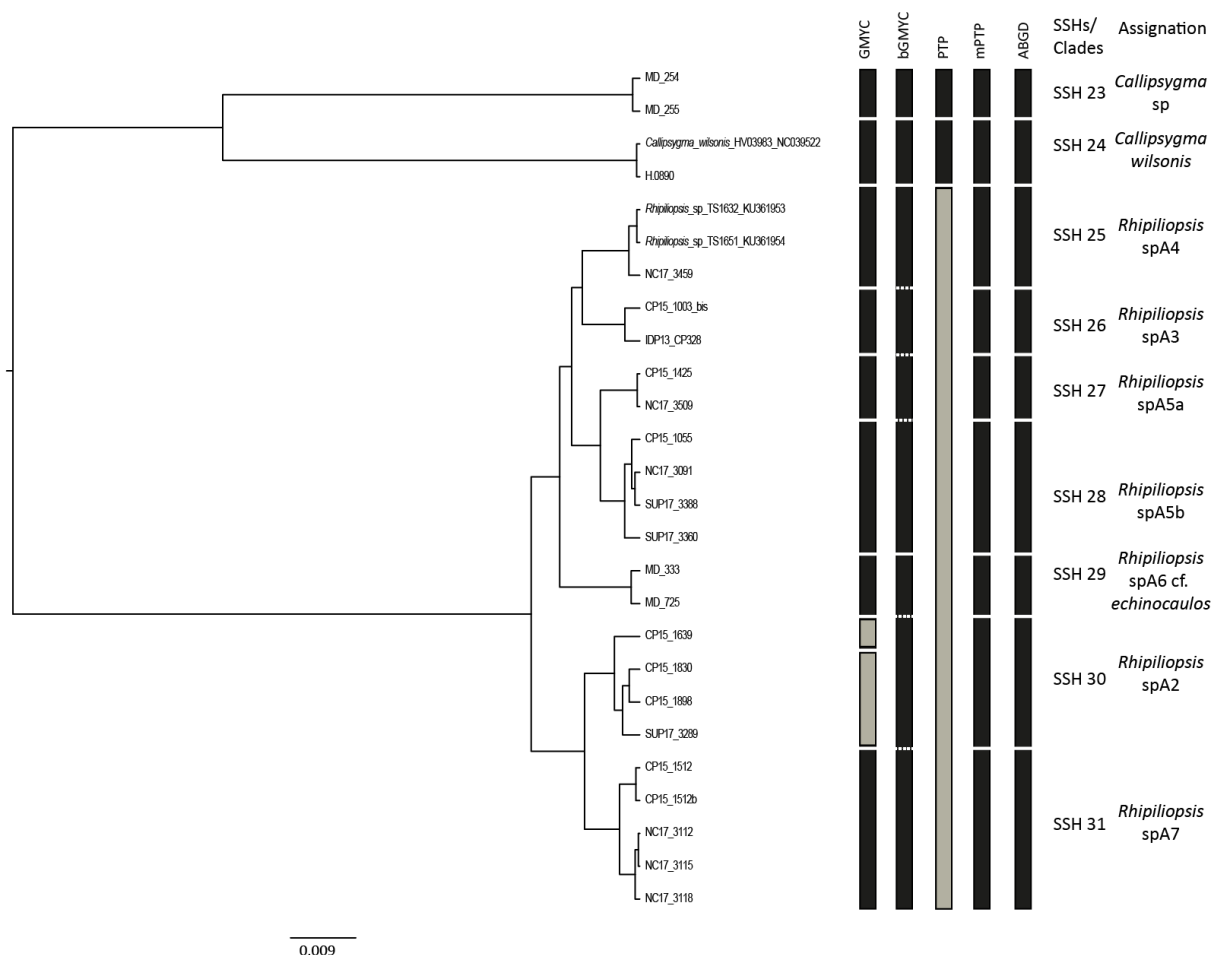


Figure 28 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 3 » sur le jeu de données *tufA*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques.

(iv) « Rhipiliaceae groupe 4 »

Pour le « Rhipiliaceae groupe 4 » (ou groupe B de morphologie *Rhipiliopsis*), les méthodes GMYC, mPTP et hPTP délimitent neuf PSHs distincts (partitions identiques pour GMYC et mPTP), tandis que bGMYC et ABGD en définissent respectivement huit et sept. Quatre PSHs sont communs aux cinq méthodes.

Par contre, GMYC et mPTP séparent en deux PSHs le clade 33 dont un singleton (Figure 29). Le clade 35 est également divisé en deux PSHs par la méthode hPTP, avec un singleton. Enfin, ABGD regroupe les clades 37 et 38 en un seul PSH.

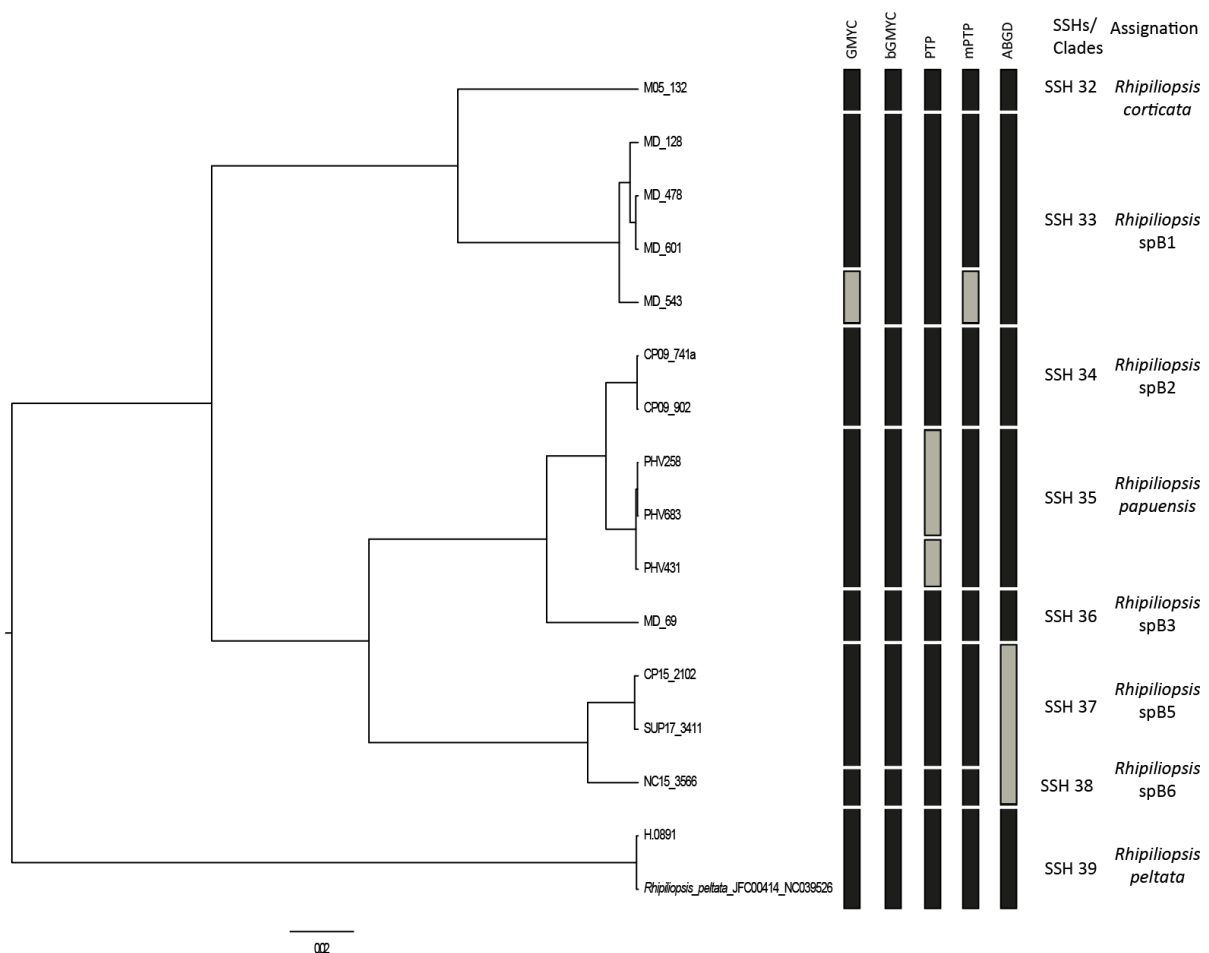


Figure 29 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 4 » sur le jeu de données *tufA*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques.

Un résumé des résultats de la délimitation d'espèces sur le marqueur *tufA* pour la famille Rhipiliaceae s. l. est présenté en tableau 23. Les valeurs de support et probabilités *a posteriori* (PP) associées aux partitions définies respectivement par les méthodes hPTP et bGMYC pour l'ensemble des jeux de données *tufA* sont détaillées en annexes 11 et 12.

Au total et tous jeux de données confondus, 17 PSHs sont communs au sein des cinq méthodes.

Tableau 23 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données *tufA* pour la famille Rhipiliaceae *s.l.*

MÉTHODES	GMYC	bGMYC	hPTP	mPTP	ABGD
Nombre d'entités délimitées	48	33/43	31	37	39
Nombre de singletons	7	4	7	5	3

3.b. Résultats de la délimitation d'espèces sur le marqueur *rbcl*

(i) « Rhipiliaceae groupe 1 »

Pour le premier groupe de Rhipiliaceae, l'analyse de délimitation d'espèces basée sur le marqueur *rbcl*, aboutit à 31 PSHs délimités par la méthode GMYC, 22 par bGMYC, 19 par hPTP et 25 pour mPTP et ABGD (Figure 30). Dix PSHs sont retrouvés communs aux cinq méthodes.

Plusieurs incongruences entre les méthodes sont notées. GMYC divise les clades 5, 8 et 18 en deux PSHs chacun et les clades 10, 11 et 19 en trois PSHs, dont un singleton dans les clades 10 et 19. hPTP regroupe les clades 10 et 15 ainsi que 2, 3, 4 et 5 en des PSHs uniques et splitte le clade 6 en deux singletons. mPTP regroupe les clades 2, 3 et 5 en un seul PSH, et splitte les clades 1, 4 et 19 en trois PSHs chacun, créant un singleton au sein du clade 19. ABGD extrait un singleton du clade 18 et divise le clade 4 en trois PSHs distincts. Enfin, bGMYC semble définir 22 PSHs concordants aux SSHs définis *a posteriori*.

Le clade 4 reste un cas difficile à résoudre au vu des résultats des cinq méthodes sur le marqueur *rbcl*. En effet, deux des méthodes le considèrent comme un seul PSH (GMYC et bGMYC) tandis que les deux autres (mPTP et ABGD) le séparent en trois PSHs. hPTP n'est pas considérée ici, car elle regroupe ce clade avec d'autres en un seul PSH. Ce cas ne pourra être résolu qu'après confrontation avec les résultats du marqueur *tufA* et des données non génétiques (morphologiques par ex.), si ces dernières sont pertinentes.

Par ailleurs, certains clades sont subdivisés en plusieurs PSHs par certaines méthodes (par ex. les clades 5 et 19) mais par la règle de la majorité (« majority rule »), ils n'ont pas été retenus. Cependant, un échantillonnage plus important permettrait de vérifier si ces partitions apparaissent plus fréquemment au sein des méthodes et de valider en conséquence plusieurs entités ou bien une seule intégrant une variabilité génétique liée à la géographie.

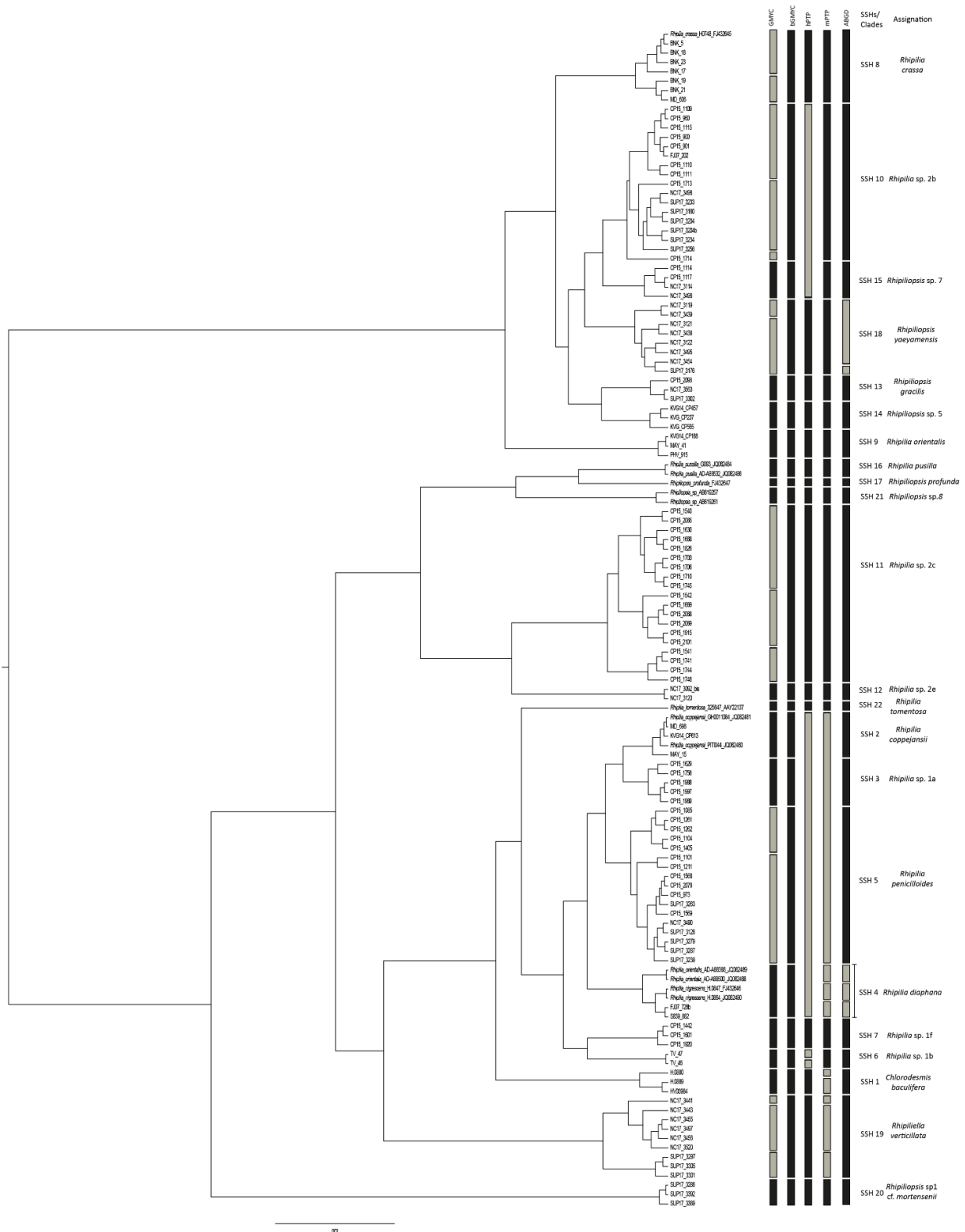


Figure 30 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 1 » sur le jeu de données *rbcl*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques

(ii) Rhipiliaceae groupes 2,3 et 4

Compte tenu du nombre moins important de séquences obtenues pour ces trois groupes pour le marqueur *rbcl*, les résultats des analyses sont présentés conjointement (Figure 31).

Pour le groupe 2 (ou « filamenteuses »), seulement quatre échantillons ont pu être séquencés en *rbcl*. Trois PSHs sont définis de manière congruente entre les 5 méthodes.

Pour le groupe 3 (« *Rhipiliopsis A* »), neuf PSHs sont délimités par les méthodes GMYC et ABGD (différentes partitions entre les deux méthodes), huit PSHs par bGMYC et mPTP, et seulement trois PSHs par hPTP.

GMYC subdivise en deux PSHs le clade 30 tandis que la méthode hPTP regroupe les clades 25 à 31 en un seul PSH. ABGD définit également deux clades 27 et 28 distincts tandis que les autres méthodes les regroupent en un seul PSH.

Enfin, à partir des échantillons du groupe 4 (« *Rhipiliopsis B* »), quatre PSHs sont délimités par GMYC et bGMYC et cinq par hPTP, mPTP et ABGD. Les méthodes hPTP et mPTP séparent le clade 35 en deux singletons, tandis qu'ABGD définit deux PSHs au sein du clade 33 dont un singleton.

Au total, pour ces trois groupes confondus, sept PSHs sont communs aux cinq méthodes.

Le résumé des résultats de délimitations d'espèce obtenus pour le marqueur *rbcl* sont présentés en tableau 24. Les valeurs de *p-value* et probabilités *a posteriori* (PP) des partitions définies par les méthodes hPTP et bGMYC pour l'ensemble des jeux de données *rbcl* sont détaillées en annexes 13 et 14.

Au total, 17 PSHs apparaissent en commun aux cinq méthodes.

Tableau 24 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données *rbcl* pour la famille Rhipiliaceae s. l.

MÉTHODES	GMYC	bGMYC	hPTP	mPTP	ABGD
Nombre d'entités délimitées	47	37	31	41	42
Nombre de singletons	10	8	12	12	9

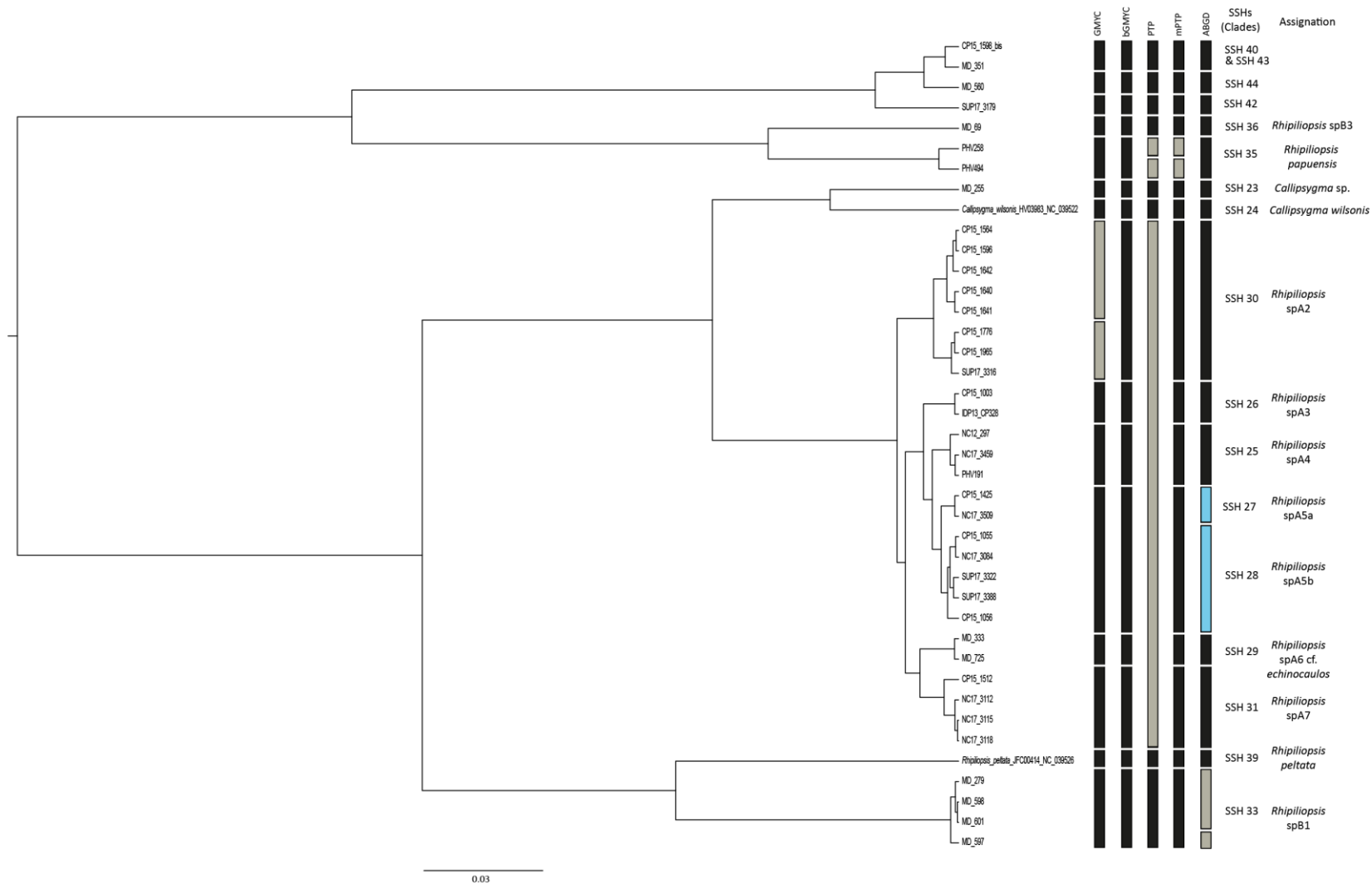


Figure 31 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 2 », « Rhipiliaceae groupe 3 » et « Rhipiliaceae groupe 4 » sur le jeu de données *rbcl*. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques.

3.c. Définition, validation et assignation des SSHs aux espèces

À l'échelle des marqueurs, un nombre non négligeable de PSHs sont retrouvés en communs entre les différentes méthodes (Tableau 25). Par ailleurs, pour le marqueur *rbcl*, bGMYC semble avoir défini *a priori* des PSHs correspondants à l'identique aux SSHs définis *a posteriori*. Par contre, pour le marqueur *tufA*, aucune des méthodes n'a révélé un schéma de partitions identiques aux SSHs finaux définis. Cela met donc en avant la nécessité de combiner différentes méthodes entre elles et de rechercher la congruence entre ces dernières, notamment en suivant la règle de la majorité, afin d'obtenir la configuration la plus fréquente et probable.

Tableau 25 : Résumé du nombre de PSHs communs entre les différentes méthodes pour chaque marqueur. Les PSHs obtenus pour le jeu de données *tufA* sont indiqués en bleu, ceux pour *rbcl* en vert. Le nombre total de PSHs obtenus pour chaque marqueur est rappelé entre parenthèses pour chacune des méthodes.

<i>tufA</i> ; <i>rbcl</i>	bGMYC (43 ; 37)	hPTP (31 ; 30)	mPTP (37 ; 41)	ABGD (39 ; 42)
GMYC (48 ; 47)	38 ; 30	20 ; 19	32 ; 28	32 ; 27
bGMYC (43 ; 37)		19 ; 22	32 ; 30	36 ; 33
hPTP (31 ; 30)			19 ; 23	16 ; 21
mPTP (37 ; 41)				30 ; 30

Au total, 37 SSHs ont pu être définis sans ambiguïtés au sein Rhipiliaceae *s. l.*, à partir d'hypothèses d'espèces communes aux deux marqueurs. Deux SSHs n'apparaissent que sur le jeu *rbcl* (pas de séquences obtenues en *tufA*) tandis que six sont uniquement retrouvés en *tufA* (pas de séquences *rbcl*, notamment pour la moitié des représentants du groupe « Rhipiliopsis 4 »).

Par ailleurs, la résolution de certains SSHs a été plus complexe compte tenu d'incongruences entre les deux marqueurs.

Le SSH 4 reste un cas difficile à résoudre au vu des résultats des cinq méthodes sur le marqueur *rbcl* : deux méthodes le considèrent comme un seul PSH (GMYC et bGMYC) tandis que deux autres (mPTP et ABGD) le divisent en trois PSHs (hPTP non considérée car définie une partition encore plus marginale, regroupant le SSH 4 avec d'autres en un seul PSH). Pour le marqueur *tufA*, le SSH 4 est représenté comme un seul PSH pour les cinq méthodes. Les analyses morpho-anatomiques étaient limitées pour la résolution de ce conflit, puisque le SSH 4 se compose d'échantillons de nos collections (qui ont pu être analysés et assignés à *R. diaphana*) mais également de séquences Genbank, assignées à d'autres espèces (*Rhipilia orientalis* et *R. nigrescens*) et qui n'ont pu être vérifiées morphologiquement. Néanmoins, en l'absence d'informations supplémentaires, nous considérerons pour la suite de cette étude que ces échantillons forment un seul SSH et ce dernier est assigné à l'espèce *R. diaphana*. Ce cas sera bien évidemment à confirmer avec un échantillonnage plus important et l'acquisition de données génétiques supplémentaires.

Au sein du « Rhipiliaceae groupe 2 » (ou « filamenteuses »), les SSHs 40 et 43 distincts pour le marqueur *tufA* sont rassemblés en un clade unique pour le marqueur *rbcL*. Encore une fois, peu de séquences ont pu être générées pour ce groupe et ce marqueur, et les quatre séquences obtenues étaient en réalité des représentants uniques de SSHs distincts (singletons), ce qui introduit un biais dans les méthodes de délimitation d'espèce (Pons et al., 2006 ; Zhang et al., 2012). La confrontation avec les résultats obtenus à partir du jeu de données *tufA*, plus complet, et avec les observations morpho-anatomiques, confirme l'existence de deux espèces représentées par les SSHs 40 et 43, qui seront donc considérés distinctement.

Enfin, les SSHs 27 et 28 définis par l'analyse sur *tufA* (congruents entre quatre des cinq méthodes), sont retrouvés uniquement sous la méthode ABGD pour le marqueur *rbcL*, les autres méthodes les regroupant en un PSH unique. Les analyses morpho-anatomiques mettent en évidence des différences entre les deux groupes de spécimens, et le schéma de partition retenu est donc celui en deux SSHs distincts.

Par ailleurs, les reconstructions ultramétriques ne sont pas congruentes entre les marqueurs pour « Rhipiliopsis groupe 4 ». Ce dernier forme un groupe monophylétique dans l'arbre en *tufA* alors qu'il est divisé en deux groupes dans l'arbre *rbcL*. Le faible nombre de séquences disponibles pour le marqueur *rbcL* pour ce groupe est peut-être à l'origine de cette incongruence, et cela devra être vérifié avec d'autres séquences en *rbcL*.

Au final, 45 SSHs totaux ont été définis au sein des Rhipiliaceae *s. l.*, dont 14 (seulement) ont pu être assignés sans ambiguïtés à un nom d'espèce par le biais d'observations morpho-anatomiques et quatre SSHs demandent confirmation avant leur assignation. Par contre, 26 SSHs n'ont pu être assignés aux espèces actuellement décrites et pourraient correspondre à des espèces nouvelles. Enfin, un SSH est issu de séquences provenant de Genbank et n'a pu être analysé en morphologie. Le détail des assignations des SSHs à l'espèce est disponible en partie suivante (A.III.4).

A.II.4. Diversité morphologique

Les analyses morpho-anatomiques ont été réalisées en fonction des grands groupes morphologiques représentant les genres tels qu'actuellement définis. Les résultats sont alors synthétisés dans des tableaux, avec pour chaque espèce ou SSH délimité, les caractères morphologiques associés. Ces résultats se répartissent en quatre sous-parties correspondant au groupe de morphologie « *Rhipilia* », au groupe de morphologie « *Rhipiliopsis* », aux échantillons correspondants à des genres non considérés actuellement au sein des Rhipiliaceae (c.-à.-d. *Rhipiliella*, *Callipsygma* et *Boodleopsis*) et enfin à un dernier groupe comprenant les échantillons de morphologie « filamenteuse ».

4.a. Diversité morphologique des *Rhipilia*

Les analyses morpho-anatomiques ont permis l'identification de six espèces de *Rhipilia* sur les 12 assignées au genre (deux d'entre-elles étant déjà assignées sur Genbank). L'assignation des autres espèces s'est révélée plus complexe. Notamment, plusieurs de nos espèces possèdent d'abondantes tenacules et ne correspondent pas aux quelques espèces décrites répondant à ce critère. Elles représentent donc potentiellement de nouvelles espèces.

Par ailleurs, une des espèces a été identifiée comme *R. diaphana*, placée en synonymie de *R. orientalis*. *R. diaphana*, décrite comme une espèce distincte par Taylor (1950) à partir d'échantillons des îles Marschall, et reconnaissable par son stipe plus long, ses lames plus larges et plus fines, sa couleur vert tendre et sa croissance épiphyte (ce dernier critère ayant été invalidé par la suite). Elle a été mise en synonyme de *R. orientalis* par Millar et Kraft (2001) sur les critères morphologiques, les auteurs considérant que les précédents caractères n'étaient pas pertinents et mettant en évidence la présence de constriction strictement sur les siphons et non pas à la base des tenacules.

Nos analyses montrent que ces deux espèces sont séparées génétiquement et qu'elles se distinguent morphologiquement par de nombreuses tenacules et la présence de constriction basales chez *R. diaphana*, tandis que les tenacules sont rares et non constrictées chez *R. orientalis*. Sur la fréquence des tenacules, les auteurs ont des avis néanmoins opposés, Gepp et Gepp (1911) mettaient en avant le caractère rare des tenacules chez *R. orientalis*, tandis que Millar et Kraft (2001) placent l'espèce dans le groupe des *Rhipilia* aux nombreuses tenacules.

De plus, les deux espèces possèdent des siphons de diamètre similaire (30-40 μm), mais dans les zones de renflement subdichotomiques observées chez *R. diaphana*, les siphons sont beaucoup plus larges (jusqu'à 60 μm). Enfin, les dichotomies chez *R. diaphana* présentent des constriction marquées par un anneau d'épaississement, ce qui n'est pas observé chez *R. orientalis*.

Les spécimens attribués à *R. diaphana* ont, comme indiqué par Taylor (1950), une grande lame plus fine, et d'un vert plus prononcé que chez *R. orientalis* qui est de taille généralement plus réduite, avec une lame plus épaisse, de couleur plus sombre et noircissant en séchant.

Par ailleurs, plusieurs séquences de spécimens identifiés comme *Chlorodesmis baculifera* par nos collaborateurs (communication personnelle H. Verbruggen, C. Cremen et J. Huisman) se rangent avec des séquences de *Rhipilia*. L'étude morphologique montre la présence de siphons latéraux et des protubérances sur les siphons au niveau de la base ce qui différencie cette espèce des autres espèces de *Chlorodesmis* et la rapproche du genre *Rhipilia*, en assimilant ces structures à des tenacules. La présence uniquement en partie basale des protubérances est également notée chez *R. penicilloides* et *R. coppejansii*, espèces avec lesquelles *C. baculifera* partage une forme en siphons libres. Aussi, sur la base de ces considérations un transfert taxonomique au niveau générique s'impose.

De manière plus générale, différents caractères morpho-anatomiques sont suffisamment discriminants pour différencier les espèces de *Rhipilia* entre elles (Tableau 26).

Pour ce qui a trait à la morphologie extérieure, les espèces se distinguent par la couleur (vert ou sombre), le stipe, qui peut être présent ou non (par exemple *R. orientalis* vs *R. crassa* respectivement), court ou long, ramifié ou simple (ce caractère peut être variable pour une même espèce), ou encore la forme en siphons libres ou en lame de la partie végétative supérieure (par exemple *R. penicilloides* et *R. orientalis* respectivement). Pour les formes en lame, l'épaisseur ou la

taille de cette dernière peut également être un caractère discriminant, tandis que la forme, parfois diagnostique chez certaines espèces peut varier chez d'autres (peltée, en forme d'éventail (flabellée), ou en forme de coupe (cyathiforme) ou d'entonnoir (infundibuliforme)). Enfin la présence ou l'absence du stolon reliant les frondes est également un caractère informatif au niveau spécifique (par exemple *R. penicilloides* et *R. sinuosa* respectivement).

Au plan anatomique, les espèces peuvent se distinguer par le diamètre ou la forme de leurs siphons (droit, sinueux, toruleux), et la présence et l'abondance des constriction. L'aspect iso- ou anisomorphe des dichotomies, ou encore la présence d'un renflement subdichotomique peuvent être des caractères indicatifs. De plus, la symétrie ou l'asymétrie des constriction supra-dichotomiques ainsi que la présence ou l'absence d'un épaissement de la membrane associé aux constriction (supra-dichotomiques ou à la base des tenacules) sont des caractères supplémentaires pouvant être discriminants.

Enfin, les différents types de structures d'adhésion des siphons entre eux (tenacules ou siphons différenciés, latéraux ou terminaux) sont également caractéristiques, tout comme leur position (au niveau de la lame ou uniquement à la base). Pour les tenacules, leur forme (dentée, en crochet, ou discoïde), leurs longueur et largeur, la présence d'une constriction basale (avec ou sans épaissement de la membrane), ou encore leur nombre et leur fréquence sont autant de caractères discriminants (Figure 33). À un niveau encore plus fin, les espèces présentant des tenacules dentées, peuvent être différenciées par le nombre de terminaisons (deux ou plus), leur forme (pointue, ronde) ou encore leur développement terminal (dents simples ou fourchues).

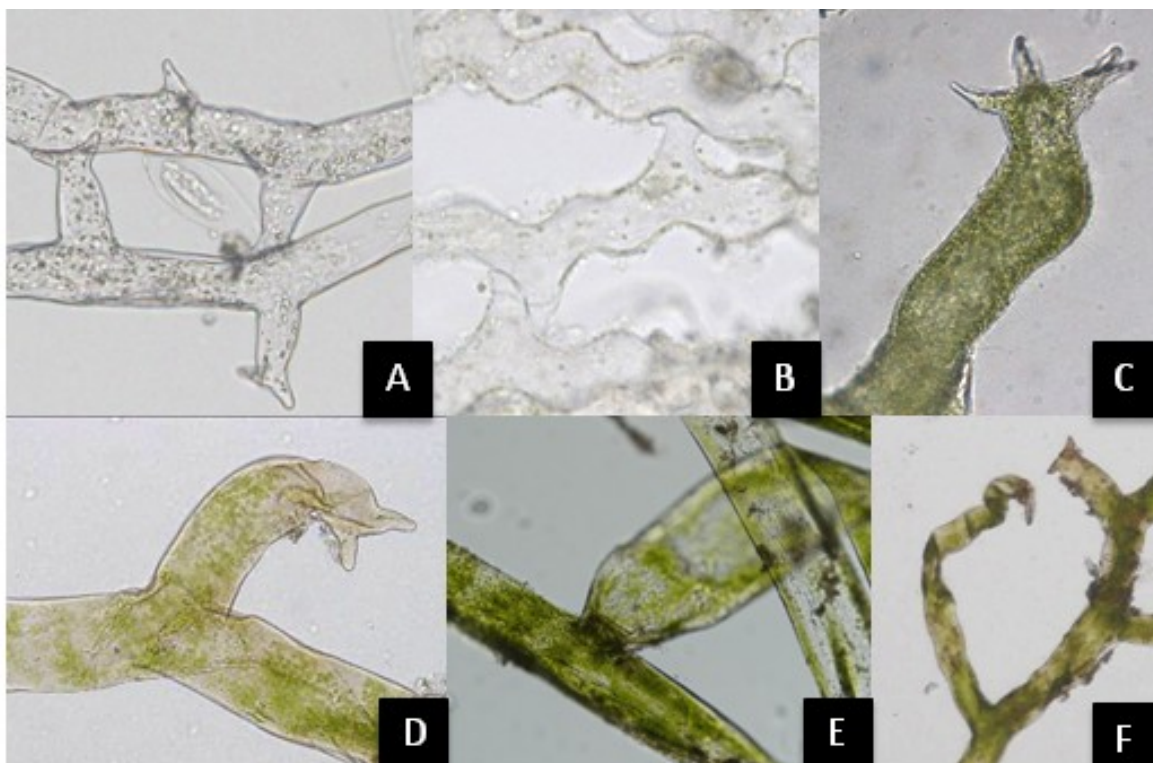


Figure 33: Illustration des différents types d'adhésion observés chez les espèces de *Rhipilia* : A-D : tenacules dentées, simples (A et B), complexes (C), recourbées (D). E : tenacule discoïde ; F : tenacule en crochet.

L'inconsistance de certains de ces caractères morphologiques ou « traditionnels » a été discutée par Millar et Kraft (2001), qui ne les considèrent pas assez fiables pour distinguer les espèces et suggèrent de considérer plutôt les caractères anatomiques, microscopiques, tels que le diamètre des siphons, le degré de constriction et la forme des tenacules.

Ainsi, Millar et Kraft (2001) proposent la séparation des espèces de *Rhipilia* en deux groupes morphologiques en fonction de l'abondance des tenacules et de leur forme. Ils placent dans un premier groupe les espèces *R. pusilla*, *R. micronesica*, *R. geppii*, *R. fungiformis* et *R. penicilloides* qui sont caractérisées par des tenacules peu fréquentes voire rares, et lorsque présentes, très simples avec seulement deux ou au plus trois dents. Le second groupe se compose des espèces possédant des tenacules fréquentes et complexes (2 à 8 dents) voire fourchues, à savoir *R. sinuosa*, *R. orientalis*, *R. nigrescens*, *R. tomentosa* et *R. crassa* (à noter cependant que *R. orientalis* est décrite par Gepp et Gepp (1911) avec des tenacules rares ou absentes). Ces espèces sont considérées par Millar et Kraft (2001) comme les plus spécialisées, et *R. crassa*, qui présente le plus de synapomorphies (présence de tenacules à terminaisons bifurquées) serait la plus évoluée.

En dépit de ces considérations, des mises en synonymie de plusieurs espèces ont été réalisées et fondées sur la variabilité de ces caractères, notamment ceux concernant la morphologie externe. Quoi qu'il en soit, les espèces de *Rhipilia* illustrent la crypticité spécifique, avec des formes si proches qu'elles sont confondues et regroupées sous une même épithète dès lors qu'elles ont en commun un caractère morphologique. Ces erreurs ont d'ailleurs pu alimenter la variabilité reportée de certains caractères par élargissement des gammes de valeurs respectives, et rendre moins précises les descriptions spécifiques. Il est donc nécessaire d'enrichir la connaissance du genre par des données génétiques pour traiter au mieux la crypticité, sans doute élevée, et réattribuer autant que possible les caractères propres à chaque espèce. En effet, les *Rhipilia* sont plus diverses qu'actuellement reconnu, mais les observations morpho-anatomiques approfondies conduites sur les divers spécimens ont permis de les différencier, notamment en combinant plusieurs caractères.

Ainsi, les caractères qui, déclarés non-discriminants au vu de leur variabilité intraspécifique, pourraient se révéler à nouveau diagnostiques lors de la révision taxonomique en s'appuyant notamment sur les informations génétiques. Ainsi, plusieurs synonymies pourraient être remises en question, à l'instar de *R. diaphana* et un réajustement des diagnoses respectives devra être réalisé.

Tableau 26 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Rhipilia* divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND : non documenté.

ESPÈCE	ASPECT DE LA FRONDE	ASPECT DES SIPHONS	DIAMÈTRE DES SIPHONS (µm)	DICHOTOMIES CONSTRUCTIONS	FORME STRUCTURES II ^R	FRÉQUENCE + POSITION STRUCTURES II ^R	MESURES STRUCTURES II ^R (µm)/CONSTRUCTION BASALE	STIPE	STOLON	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT	
ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>Rhipilia tomentosa</i>	Flabellée et cunéiforme ; arrondie ou lobée ; parfois zonée ; vert foncé ; texture rigide et spongieuse	Ondulés ou courbés ; formant un réseau ; apex recourbés ; souvent terminaison en tenacule	(30) 40-50 (60)	Constrictions symétriques ; marquées ; anneau d'épaississement	Tenacules courtes ou longues ; recourbées ; 2 dents courtes et larges, (occasionnellement 3 ou 4)	Fréquentes	Longueur = 50-200 µm ; constriction basale avec anneau d'épaississement presque occlusif (« plug »)	Non ramifié	Présent ou absent	Antigua, Antilles	SSH 22 (assigné sur Genbank)
	<i>R. orientalis</i>	Flabellée, cyathiforme ou infundibuliforme ; petite et épaisse ; vert jaunâtre (noir en séchant) ; texture souple et en fin réseau ; marge ronde ou lacérée ; parfois zonée	Droits ou légèrement courbés ; apex recourbés, ronds et enflés ; très lâches et entremêlés	(22-) 30-36 (-55)	Constrictions symétriques ; faible épaississement	1) Tenacules dentées simples (2-3 dents), courtes et trapues ; 2) tenacules en crochet ; 3) siphons différenciés (adhésion par apex ronds)	Rares	Longueur = 170-500 µm ; sans constriction basale	Court et fin ; simple ou parfois ramifié	Absent	Fau Is., Malay Archipelago	SSH 9
	<i>R. pusilla</i>	Touffe dense de siphons légèrement attachés ou libres ; vert foncé	Droits, légèrement courbés ou sinueux ; apex ronds	(44-)50-60 (-75)	Peu de dichotomies ; dichotomies anisomorphes (une branche sur deux constrictée)	Tenacules à 2-3 dents	Rares ; uniquement à la base	Longueur = 100-150 µm ; parfois avec constriction basale	Court ; non ramifié	Absent	Kangaroo Is., Australie du Sud	SSH 16 (assigné sur Genbank)
	<i>R. geppi</i>	Flabellée obovale et ligulée ; épaisse ; souple et spongieuse ; maillage fin ; vert foncé ; sessile ou sur un large stipe	Ondulés, sinueux ou courbés ; apex ronds	(28-)32-36 (-50)	Constrictions symétriques	Courtes tenacules ; 2 (3) dents courtes et épaisses	Rares	Longueur = 23-30 µm ; constriction basale	Court ; ramifié	Présent	Bikini Atoll, Marshall Is.	
	<i>R. sinuosa</i>	Flabellée, peltée ou infundibuliforme ; souple ; vert à vert foncé ou jaunâtre ; zonée ; maillage fin	Sinueux	(12-)16-24 (-32)	Constrictions symétriques	Tenacules à 2 - 4 dents	Fréquentes ; rapprochées	Longueur = 50-150 (300) µm ; sans constriction basale ou légère	Ramifié	Absent	Guam	

ESPÈCES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>R. fungiformis</i>	Lobée ; spongieuse ; en colonie (forme de coussin) ou solitaire	Droits ; compacts ou lâches ; entremêlés ; apex enflé	(20-)37-48 (-55)	Constrictions asymétriques ; présence de trichotomies	Tenacules à 3 dents courtes ; anneau d'épaississement au contact	Rares	Longueur = 34-48 µm ; Ø= 18-20 µm ; sans constriction basale	Court ; non ramifié	Absent	Brésil	
	<i>R. penicilloides</i>	Touffe infundibuliforme de siphons libres	Droits ; apex ronds ; constrictions isolées	20-50 10 (apex) Base : 80	Dichotomies et constrictions variables ; constrictions symétriques étroites ou asymétriques ; renflement subdichotomique	Tenacules (1)2(4) dents ; uniquement à la base chez les adultes ; présentes sur la fronde chez les juvéniles	Rares ; uniquement à la base	Longueur = 100-500 µm ; Ø= 20-40 µm ; constriction basale	Allongé ; simple ou ramifié ; cortiqué à la base (excroissances ramifiées)	Présent et important	Fidji	SSH5
	<i>R. micronesica</i>	Flabellée ronde ou cunéiforme ; épaisse ; sessile ou sur un stipe décumbent ; translucide ; jamais zonée	Droits ou légèrement recourbés ; apex ronds	(16-)20-24 (-32)	ND	Longues tenacules droits ; 2 voire 3 dents allongées	Rares ; très distantes (jusqu'à 1500 µm)	Longueur = 20-100 µm ; sans constriction basale	Non différencié ou court et non ramifié si présent	Absent	Micronésie	
	<i>R. crassa</i>	Lame cyathiforme ou infundibuliforme ; aspect de réseau rectiligne ; maillage grossier	Cylindriques, parfois sinueux ; apex émoussés et ronds ou en tenacules	60-90(-130)	Dichotomies avec angles à 90° ; en forme de cœur ; constrictions occasionnelles ; symétriques et hautes ; anneau d'épaississement parfois jusqu'à occlusion (« plug »)	Tenacules larges, longues et courbées ; 4-8 dents ou plus ; dents simples ou fourchues	Fréquentes	Longueur = 300-1200 µm ; Ø = 80 µm ; sans constriction basale	Non différencié	Absent ; fine masse rhizoïdale basale	Heron Is. Groupe du Capricorn	SSH8
	<i>R. coppejansii</i>	Siphons libres	Siphons droits ; constrictions isolées	50-105	Dichotomies plus ou moins fréquentes ; renflement subdichotomique ; constrictions symétriques marquées ; présence de trichotomies	Quatre types : 1) tenacules dentées (2-4 dents) ; 2) tenacules discoïdes ; 3) tenacules en crochet ; 4) siphons courbés avec apex différencié	Rares ; uniquement sur siphons basaux	Constriction basale	Non différencié	Présent	Guam	SSH 2

	<i>R. nigrescens</i>	Claviforme ; épaisse ; spongieuse ; croissance souvent sous forme d'agrégats d'individus (anastomose à la marge) ou plus rarement solitaire	Siphons entremêlés	(35-)40-50 (-60)	Constrictions symétriques	Tenacules complexes avec plus de 3 dents	Fréquentes	Longueur = 250-400 µm ; sans constriction basale	Non différencié	Absent	Indonésie	
	<i>C. baculifera</i>	Siphons libres ; base spongieuse ; vert émeraude ou foncé ; solitaire ou en colonies	Cylindriques ; entremêlés	200-580	Constrictions asymétriques ; plus ou moins marquées ; présence de trichotomies	Branches latérales en tenacules ; 2-4 dents ; parfois ramifiées	Rares ; uniquement à la base	ND	Court	Absent	Australie du Sud	SSH1
ESPÈCES A VALIDER OU ESPÈCES NOUVELLES	<i>R. diaphana</i> (Synonyme <i>R. orientalis</i>)	Flabellé ; grande ; fine et diaphane ; siphons visibles ; vert ; zonée ; fronde individuelle	Tortueux ; subparallèles, peu entremêlés	30-55 50-60 (renflement subdichotomique)	Dichotomies isomorphiques ; lâches ; renflement subdichotomique ; constrictions symétriques ; anneau d'épaississement	Tenacules à 2 dents ; pousses épineuses	Fréquentes ; partout	Longueur = 150-300 µm ; constriction basale	Simple ou ramifié	Présent	Bikini Atoll Iles Marshall	SSH4
	<i>R. sp1a</i> (sp. nov)	Flabellée ; forme variable ; spongieuse ; grande ; épaisse ; maillage visible ; non zonée	Droits ou légèrement tortueux ; apex ronds ou en tenacules	40-50	Dichotomies larges et évasées ; présence de trichotomies ; constrictions symétriques ; avec ou sans épaississement	1) tenacules 2-4(5) dents ; 2) tenacules en crochet	Abondantes ; partout	Longueur = 400-200 µm ; Ø= 50 µm ; avec ou sans constriction basale	Simple ou ramifié ; cortiqué à la base (tenacules clairsemées)	Présent	Chesterfield	SSH 3
	<i>R. sp1b</i> (sp. nov)	Flabellée	Toruleux ; apex ronds et enflés	24-32	Dichotomies larges ; constrictions symétriques ; anneau d'épaississement	1) Longues tenacules simples ou ramifiées ; 2(3) dents ; 2) pousses rondes et boursouflées ou pointues	Fréquentes ; partout	Constriction basale ; avec ou sans anneau épaississement	Simples ; cortiqué à la base (tenacules)	N.O.	Tuvalu, Philippines	SSH 6
	<i>R. sp1f</i> (sp. nov)	En touffe de siphons libres	Certains larges et droits ; d'autres plus fins et toruleux ; apex ronds ou cunéiformes ; surface sinuose	150-320	Dichotomies isomorphes ; constrictions symétriques ; anneau d'épaississement ; présence de trichotomies	1) Excroissances rondes ; 2) tenacules avec 2-3 dents ; 3) apex de siphons différenciés ; contact avec anneau d'épaississement	Rare ; uniquement à la base	Constriction basale	Indistinct	N.O.	Chesterfield, Heron Is.	SSH 7

ESPECES A VALIDER OU ESPÈCES NOUVELLES	R.sp2b (sp. nov)	Flabellée ou infundibuliforme ; grande ; zonée ; marge lacérée	Raides avec constrictions isolées (effet boudiné) ; apex ronds, voire enflés	30-40 70 (dichotomies)	Dichotomies isomorphes ; avec ou sans constriction ; constrictions hautes et symétriques ; renflement supra-dichotomique (aspect en « cœur ») ; léger épaissement ou absent	1) Tenacules 2-3 (6) dents ; rondes, en forme d'oreilles de chat, ou de longues griffes ; 2) pousses épineuses	Fréquentes ; partout	Sans constriction basale	Simple ou ramifié	Absent	Tuvalu, Nouvelle-Calédonie, Chesterfield, Iles Surprises ; Papouasie Nouvelle-Guinée ; Fidji ; Juan de Nova	SSH 10
	R.sp2c (sp. nov)	Flabellée ou cyathiforme ; petite ; zonée ; marge lacérée	Aspect segmenté ; réseau de siphons avec dichotomies perpendiculaires ; constrictions isolées avec renflement ; fusions de siphons	50 110 (fusion)	Dichotomies très larges en triangle ; constrictions symétriques ; anneau d'épaississement occlusif (« plug »)	1) Tenacules épaisses ; 2-6 dents pointues ; 2) pousses épineuses	Fréquentes ; partout	Constriction basale ; anneau d'épaississement	Distinct ; petite	Absent	Chesterfield	SSH 11
	R.sp2e (sp. nov)	Flabellée	Très sinueux (en zigzag) ; constrictions isolées avec léger épaissement à pex ronds ; parfois dichotomies terminales	20	Avec ou sans constrictions ; constrictions hautes symétriques ou asymétriques ; léger épaissement	1) Tenacules courtes et simples ; 1-2(3) dents ; 2) pousses rondes ou épineuses	Abondantes	Longueur = 30-40 µm ; Ø=20 µm ; sans constriction basale	Distinct	N.O	Nouvelle-Calédonie	SSH 12

4.b. Diversité morphologique des *Rhipiliopsis*

Parmi les espèces assimilées au genre à *Rhipiliopsis*, quatre ont pu être identifiées sans ambiguïtés au niveau spécifique grâce aux observations morpho-anatomiques et deux assignations sont à confirmer, auxquelles s'ajoutent deux espèces déjà identifiées (Genbank ou par collaborateurs). Le groupe de morphologie type *Rhipiliopsis*, qui compte un nombre non négligeable d'espèces décrites, pourrait s'enrichir puisque les espèces non assignées dans le cadre de cette étude ne correspondent à aucune espèce décrite à ce jour.

La morphologie type *Rhipiliopsis* est récurrente au sein des Rhipiliaceae et englobe de nombreuses entités génétiques, très proches morphologiquement, voire cryptiques. Les caractères morphologiques pour décrire ces espèces généralement de très petites tailles, délicates, et souvent très similaires *in situ* sont limités. Ce sont essentiellement des détails à rechercher au microscopique qui permettent de les distinguer entre elles. Par ailleurs, ces espèces appartenant à différentes lignées parfois éloignées phylogénétiquement, la diagnose du genre s'avère trop générale pour circonscrire un seul genre.

Plusieurs auteurs se sont déjà essayés à proposer des caractères discriminants, notamment :

- 1) lame monostromatique ou pluristromatique (Norris et Olesen, 1991 ; Farghaly et Denizot (1979) ; Kraft, 1986) ;
- 2) stipe monosiphonné ou multisiphonné (Farghaly et Denizot, 1979 ; Kraft, 1986 ; Coppejans et al., 1999) ;
- 3) absence ou présence et type de cortication du stipe (Coppejans et al., 1999) ;
- 4) stipe ramifié ou simple (Farghaly et Denizot, 1979 ; Coppejans et al., 1999) ;
- 5) ramification en dichotomie ou trichotomie des siphons Coppejans et al., 1999) ;
- 6) diamètre des siphons (Coppejans et al., 1999) ;
- 7) type d'adhésions latérales : (1) contact entre papilles de deux siphons adjacents (structure en H) ; (2) papilles unilatérales venant en contact avec le siphon voisin ; (3) siphon différencié venant en contact par son apex sur un siphon adjacent ; (4) cohésion latérale directe de la surface de deux siphons adjacents (Farghaly et Denizot, 1979 ; Kraft, 1986 ; Coppejans et al., 1999).

Farghaly et Denizot (1979) avaient remarqué trois groupes d'espèces au sein des *Rhipiliopsis* en fonction du caractère monostromatique ou pluristromatique de la lame et monosiphonné et multisiphonné du stipe. Mais l'hétérogénéité morphologique et géographique au sein de ces groupes les a fait renoncer à répartir ces espèces en deux ou trois genres.

En se basant sur ces caractères, les spécimens de notre collection peuvent être répartis en quatre groupes, plutôt que trois, définis comme suit : monostromatique et monosiphonné ; pluristromatique et multisiphonné ; pluristromatique et monosiphonné ; ou encore monostromatique et multisiphonné.

Toutefois, ces caractères sont dans certains cas difficiles à interpréter et le placement des spécimens concernés dans une des catégories devient délicat. C'est par exemple le cas des spécimens qui ont (i) un stipe monosiphonné à la base, mais multisiphonné vers la lame ; ou (ii) des lames monostromatiques devenant localement bi- ou tristromatiques ; ou encore (iii) une lame dont l'épaisseur varie en fonction de l'âge (Coppejans et al., 1999).

Ainsi il ne semble pas y avoir de caractères clés et la distinction des espèces repose davantage sur la combinaison de différents caractères.

Dans le cadre de cette étude, les caractères apparaissant informatifs sont listés ci-dessous (détails en tableau 27) : lame monostromatique ou pluristromatique ; nombre de lames issues d'un même stipe ; stipe mono ou plurisiphonné ; présence ou absence de cortication du stipe et types de cortication (excroissances épineuses, simples ou fourchues, siphons latéraux ascendants, protubérances) ; disposition de la cortication (généralisée ou localisée) ; zone de transition entre la lame et le stipe (distincte ou indistincte, par une couronne de ramifications, avec ou sans excroissances) ; types de structures d'adhésion entre siphons et leur abondance (Figure 34) ; forme, disposition et longueur des papilles lorsqu'elles sont présentes, ainsi que présence ou absence d'anneau d'épaississement en zone de contact ; forme des dichotomies, présence ou absence de constriction supra-dichotomiques, intensité du pincement (léger ou marqué), présence ou non d'un épaississement de la membrane (et son intensité) ; présence ou absence d'un renflement subdichotomique ; diamètre voire forme des siphons.

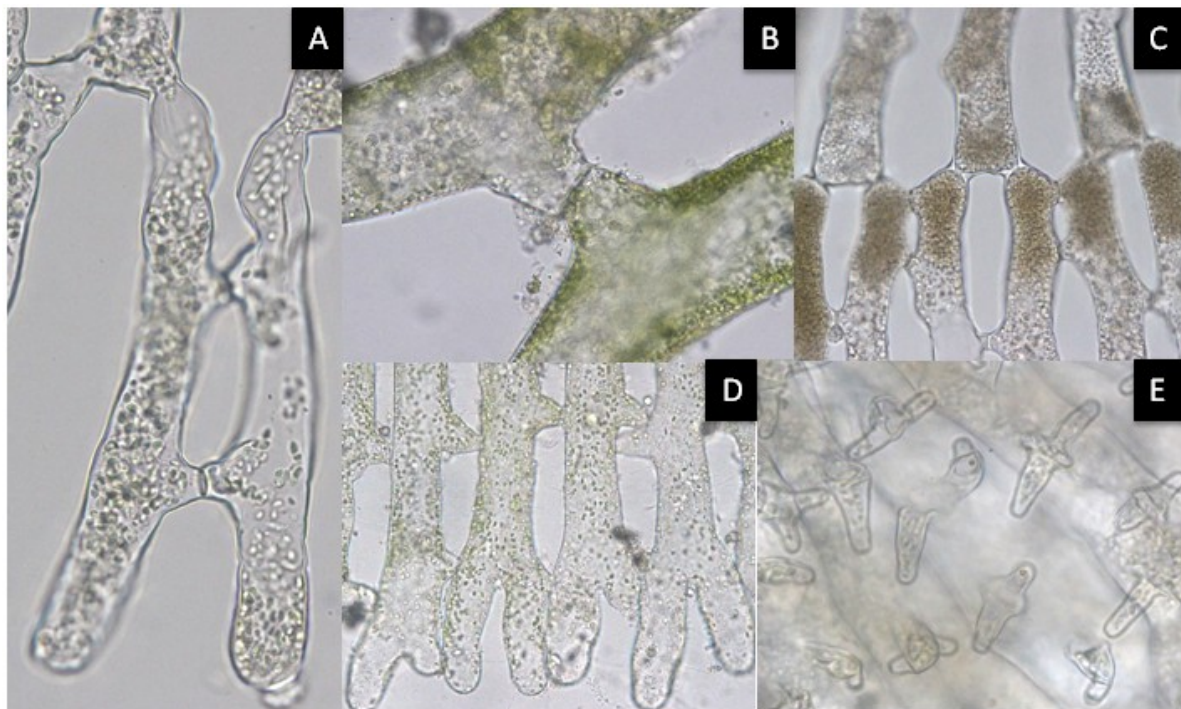


Figure 34: Illustration des différents types de papilles observés chez les espèces de *Rhipilopsis*. A : papilles bilatérales en H ; B et C : autres papilles bilatérales ; D : papilles unilatérales ; E : -papilles fourchues ou en étoile

En termes d'assignation à l'espèce, certains cas ont posé quelques difficultés : Les *Rhipiliopsis* sp5 et *R. sp6* sont très similaires morphologiquement, avec notamment la présence de siphons traversants qui les rapprochent de l'espèce *R. gracilis*. Alors qu'ils sont ordonnés et forment des cercles concentriques chez *R. sp6*, ils sont plutôt disposés aléatoirement et lâches chez *R. sp5*. Sur la base géographique, sachant que la localité type de *R. gracilis* est l'île d'Heron (Queensland, Australie) et que les spécimens attribués à *R. sp6* viennent de Nouvelle-Calédonie nous assignons cette dernière à *R. gracilis*. *Rhipiliopsis* sp5 a été collectée en Papouasie Nouvelle-Guinée et pourrait être l'espèce reportée de la même région par Coppejans et al. (1999) comme *R. gracilis*. Les auteurs ont établi leur identification à partir des types d'adhésions entre siphons lesquels s'avèrent ne pas être diagnostiques, du moins pour différencier ces deux espèces génétiquement distinctes (*R. sp5* et *R. gracilis*). Il est donc fort probable que le spécimen Coppejans et al. (1999) soit plutôt un *R. sp5*.

Enfin, plusieurs SSHs morphologiquement proches d'espèces décrites ont les noms d'espèces précédées de l'abréviation « cf » pour indiquer que leur détermination est incertaine à cause principalement de leurs localités géographiques éloignées des localités types. Il s'agit notamment de *R. spA6* (SSH29) de Madagascar, similaire à *R. echinocaulos* dont la localité type est le Queensland (Australie), bien que Coppejans et al. (1999) reportent l'espèce aux Seychelles. De même, *R. sp1* (SSH 20) de Nouvelle-Calédonie n'est que rapprochée de *R. mortensenii* car la localité type est l'île Maurice.

Seules des données génétiques de spécimens des localités types des espèces nominales pourront lever ces incertitudes.

Tableau 27 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Rhipiliopsis* divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.

ESPÈCES	FRONDE	STIPE	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	DICHOTOMIES CONSTRUCTIONS	TYPE DE STRUCTURES D'ADHÉSION	CARACTÈRES DISTINCTIFS	LOCALITÉ TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT
<i>R. aegyptiaca</i>	Infundibuliforme ou cyathiforme ; monostromatique	Monosiphonné ; lisse	20-30 (-40)	Constrictions symétriques	Papilles ; longueur= 70 µm ; Ø= 20 µm	Monosiphonné, monostromatique	Mer Rouge	
<i>R. carolyniae</i>	Peltée et circulaire ; pluristromatique (2-5 couches)	Multisiphonné ; cortiqué (dense gaine de ramifications) ; Ø = 1.5-2 mm	28-40 (-50)	Constrictions marquées	Papilles courtes et espacées ; épines en partie basale de la fronde (surtout au niveau des dichotomies)	Épines en partie basale de la fronde ; dense cortication du stipe	Philippines	
<i>R. echinocaulos</i>	Flabellée ou cyathiforme ; mono- ou bistromatique ; parfois 2-3 frondes par stipe	Monosiphonné ; non ramifié ; excroissances (simples, fourchues ou en épines) ; Ø = 130-140 µm (200-350 µm avec épines)	(28-)35-50(-60)	Constrictions symétriques ; marquées ; anneau d'épaississement presque occlusif (« plug »)	Papilles nombreuses ; épaississement en zone de contact	Épines sur le stipe ; transition entre le stipe et la fronde par dichotomies ou trichotomies	Caloundra, Queensland	
<i>R. gracilis</i>	Peltée ou cyathiforme ; mono- ou pluristromatique (1-3 couches) ; marge monostromatique ; zonée par siphons traversants ou dichotomies alignées	Monosiphonné et non cortiqué à la base ; multisiphonné et cortiqué ensuite ; Ø = 110 µm (base) puis 400-600 µm	10-20	Dichotomies alignées (zonation) ; constrictions légères ou absentes	Non fréquentes ; 1) cohésion longitudinale directe entre les siphons ; 2) papilles bilatérales sans d'épaississement	Siphons traversants ; siphons fins et sinueux ; stipe en deux parties apex ronds et enflés	Heron Is., Groupe du Capricorne	SSH13
<i>R. howensis</i>	Flabellée, ou infundibuliforme ; jamais peltée ; zonée ; pluristromatique (3-20 couches) ; couches ajoutées successivement par croissance des siphons basaux ; plusieurs frondes par stipe	Monosiphonné ; non ramifié ; excroissances épineuses et fourchues ; Ø = 120-140 µm (200-270 µm avec épines)	(16-)20-30(-40)	Constrictions marquées ; anneau d'épaississement	Papilles formées en position subapicale	Épines sur le stipe ; ajout de couches de la fronde par croissance des siphons basaux	Lord Howe	

ESPECES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>R. madagariensis</i>	Flabellée, ou cyathiforme ; monotromatique	Multisiphonné ; lisse ; simple ; $\varnothing = 700 \mu\text{m}$	45-55	Constrictions sans épaissement	Papilles courtes ; plus longues à la marge ; longueur = 15-30 μm ; $\varnothing = 20 \mu\text{m}$; aspect criblé	Stipe multisiphonné sans cortication	Madagascar	
	<i>R. millarii</i>	Peltée ; multistromatique (3-5 couches)	Monosiphonné puis multisiphonné ; cortiqué (siphons latéraux) ; $\varnothing = 100-150 \mu\text{m}$ (1500 μm avec cortication)	(30)45-60(72)	Constrictions marquées	1) Papilles latérales larges ; subapicales ; 2) épines	Épines le long des siphons et aux apex	Wistari Reef, Groupe du Capricorne	
	<i>R. mortensenii</i>	Cyathiforme ou flabellée ; monostromatique ; aspect réticulé ; nombreux interstices ; superposition par endroits des siphons ; aspect « bois de cerf »	Monosiphonné ; lisse ; ramifications successives formant les siphons de la fronde ; $\varnothing = 130-140 \mu\text{m}$	50-60(80) 60-70 (partie basale) 50-60 (apex) 80 (sous dichotomies) Dégressif	Nombreuses dichotomies en partie supérieure ; absence de constriction	Adhésion par : 1) apex différenciés des siphons ; 2) cohésion longitudinale entre les siphons, surtout aux dichotomies ; 3) papilles boursoufflées (« knee-like »)	Siphons épais ; aspect « Bois de cerf »	Maurice	
	<i>R. moruroaensis</i>	Flabellée ; monostromatique	Monosiphonné ; lisse ; $\varnothing = 80-120 \mu\text{m}$	50	Constrictions avec épaissement	Papilles uni- ou bilatérales ; longueur = 20 μm ; $\varnothing = 15 \mu\text{m}$	Monostromatique et monosiphé ; trichotomie basale	Atoll Moruroa Polynésie-Française	
	<i>R. multiplex</i>	Peltée ou infundibuliforme ; succession de frondes en série ; pluristromatique (5-30 couches) ; maillage plus lâche à la marge	Monosiphonné ; cortiqué ; siphon central ($\varnothing = 200-260 \mu\text{m}$) ; stolon basal ($\varnothing = 100-200 \mu\text{m}$)	15-20 (25)	Constrictions légères	1) Papilles unilatérale ; épaissement ; présente sur une des deux branches dichotomiques ; 2) parfois papilles subapicales en H ; 3) apex différencié d'un siphon adhérent au siphon voisin avec épaissement	Stolon rampant ; frondes peltées en séries ; cohésions unilatérales	Rottnest Is., Sud-Ouest Australie	
	<i>R. novae-caledoniae</i>	Flabellée ; monostromatique	Multisiphonné ; lisse ; simple ; $\varnothing = 500 \mu\text{m}$	25-35	Constrictions avec épaissement ; présence de trichotomies	Papilles unilatérales ; irrégulières ; longueur = 15 μm ; $\varnothing = 10 \mu\text{m}$	Stipe multisiphonné ; sans cortication	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	
	<i>R. peltata</i>	Flabellée, peltée ; pluristromatique (20-30 couches) ; 1 ou 2 frondes par stipe	Multisiphonné ; cortiqué ; \varnothing jusqu'à 2 mm	12-25(35)	Constrictions	Rares papilles latérales ; papilles subterminales aux dichotomies de la marge	Forte cortication du stipe	Port Phillip Heads, Vitoria, Australie	SSH 39 (assigné par collaborateurs)

ESPECES VALIDES TAXONOMIQUEMENT	<i>R. robusta</i>	Flabellée ; pluristromatique (nombreuses couches par lame) ; faiblement zonée	Multisiphonné ; cortiqué ; $\varnothing = 2-3$ mm	150-200	Constrictions avec épaississement	Papilles courtes ; irrégulières ; plus nombreuses aux apex	Large thalle ; siphons moniliformes ou segments ovales	Tiparra Reef, Sud Australie	
	<i>R. stri</i>	Flabellée ou infundibuliforme ; monostromatique	Présent ou absent ; monosiphonné ; lisse pour les juvéniles, cortiqué pour les adultes ; parfois ramifié ; parfois siphons rémanents d'anciennes lames	35-65 apex : 20-30	Constrictions avec épaississement	Papilles uni ou bilatérales ; parfois épaississement au contact	Base bulbeuse ou rhizome	Panama	
	<i>R. yaeyamensis</i>	Cyathiforme ; monostromatique ; plusieurs lames par stipe ; lame très cohésive ; aspect chaîne crénelée	Monosiphonné puis plurisiphonné ; lisse ; ramifié ; $\varnothing = 150$ μ m ; observation d'organes potentiellement gamétocystes à la base	20-50 apex : 20 Légèrement dégressif	Peu de dichotomies, davantage à la marge ; pas de constriction	Cohésion longitudinale des siphons ; bords festonnés (ondulés)	Très petit ; siphons sinueux ; pas de papilles ; lame très cohésive (ondulations intriquées) ; aspect de chaîne crénelée	Japon (Ryukyu)	SSH 18
	<i>R. reticulata</i>	En forme d'entonnoir (jeunes) ou d'éventail ; monostromatique	Monosiphonné ; $\varnothing = 65-100$ μ m	35-65	Constrictions avec anneau d'épaississement voire presque occlusion (« plug ») ; présence de trichotomies	Nombreuses papilles unilatérales ; aspect réticulé	Jonction stipe-fronde par trichotomie basale avec excroissances	Klein Piscadera (Cuaracao) Antilles	
	<i>R. papuensis</i>	Peltée ou cyathiforme ; monostromatique ; lame cohésive	Multisiphonné ; cortiqué à la base ; occasionnellement ramifié ; $\varnothing = 50$ μ m	25-40 apex : 35-25	Légères constrictions sans épaississement ou léger ; présence de trichotomies	Papilles uni- et bilatérales ; régulièrement espacées	Lame cohésive	Papouasie Nouvelle-Guinée	SSH 35
	<i>R. corticata</i>	Flabellée ou en forme d'entonnoir ; monostromatique ; parfois plusieurs lames sur stipe en courtes séries	Monosiphonné ; cortiqué ; protubérances longues et fines à la base puis siphons horizontaux se propageant depuis la base ; connexion par papilles (maillage lâche) ; $\varnothing = 120-140$ μ m	20-36 50-70 (siphons latéraux)	Constrictions symétriques ; sans épaississement	Papilles latérales et apicales ; protubérances perpendiculaires courtes et simples ou fourchues (2-4 fois) ; cohésion entre elles par papilles discoïdes ; couche de cortication réticulée sur les deux faces de la fronde ; maillage avec interstices angulaires, voire hexagonaux	Stolon ; cortication de la lame par latéraux provenant des siphons et en contact par papilles ; aspect en réseau hexagonal	Lord Howe	SSH 32
	<i>R. profunda</i>	Peltée, flabelliforme ou infundibuliforme ; monostromatique ; croissance du stipe avec perte et acquisition de nouvelles frondes successives ; parfois plusieurs frondes présentes par stipe	Multisiphonné ; cortiqué (siphons latéraux) ; simple ou ramifié	12-16	Constrictions	Cohésion longitudinale directe entre les siphons	Siphons traversants « criss cross » ; base rhizoïdale ; croissance successive avec perte ancienne fronde lorsqu'une nouvelle apparaît	Bahamas	SSH 17 (assigné sur Genbank)

ESPÈCES A VALIDER OU ESPÈCES NOUVELLES	<i>R. sp5 (sp. nov.)</i>	Peltée ; monostromatique ; zonée mais de manière désordonnée par siphons traversants	Base monosiphonnée ; \emptyset 100-110 μm ; stipe multisiphonné ; \emptyset siphons= 80 μm ; \emptyset total du stipe (avec gaine) = 300-200 μm	10-12 (15)	Constrictions légères et allongées	Coalescence par 1) cohésion longitudinale directe des siphons (ondulations) ; 2) papilles ; 3) apex différenciés des siphons	Siphons traversants nombreux et désordonnés ; ensemble plus lâche que <i>R.</i> <i>gracilis</i> ; apex dichotomes	Papouasie Nouvelle- Guinée	SSH 14
	<i>R. sp1 cf. R.</i> <i>mortensenii</i>	Flabellée ou cyathiforme ; aspect « bois de cerf » ; monostromatique ; parfois superposition des siphons	Monosiphonné ; lisse ; observation d'organes potentiellement gamétocystes à la base	45-60	Nombreuses dichotomies terminales ; pas de constrictions	1) Apex différencié des siphons ; 2) papilles en ventouses rondes ou plates ; \emptyset = 35 μm ; contact avec épaississement	Aspect « bois de cerf » surtout en marge ; apex ronds voire enflés	Iles Surprises	SSH 20
	<i>R. sp7 (sp. nov.)</i>	Flabellée ; multistromatique ; siphons emmêlés	Multisiphonné ; base diffuse	20	Nombreuses dichotomies (90°) ; constrictions asymétriques (symétriques à l'apex) ; constrictions hautes ; absence d'épaississement	Papilles peu nombreuses et espacées ; tailles diverses ; coalescence : 1) apex différenciés des siphons ; 2) papilles ; 3) longs latéraux spécialisés	Apex ronds et enflés ; siphons très toruleux et fins ; entremêlés	Nouvelle- Calédonie, Iles Surprises, Chesterfield	SSH 15
	<i>R. spA2 (sp. nov.)</i>	Flabellée et ronde ; pluristromatique ; marge monostromatique ; plusieurs lames sur stipe	Monosiphonné ; siphons rémanents de seconde lame ; cortiqué ; épines ; \emptyset = 100 μm puis 50 μm (dégressif vers la lame)	30-40	Dichotomies larges ; constrictions ; anneau d'épaississement	Papilles bilatérales ; structure en H ; anneau d'épaississement au contact ; papilles à la base des branches dichotomiques	Siphons rémanents sur le stipe ; apex non dichotomes ; papilles en H avec épaississement	Chesterfield	SSH 30
	<i>R. spA6 cf. R.</i> <i>echinocaulos</i>	Flabellée ; mono ou pluristromatique	Monosiphonné ; cortiqué ; épines fourchues ; gaine de cortication ; \emptyset = 150 μm	25-40	Dichotomies larges ; constrictions ; anneau d'épaississement	Papilles bilatérales ; structure en H ; quelques papilles unilatérales		Madagascar	SSH 29
	<i>R. spA7 (sp. nov.)</i>	Flabellée ronde ; pluristromatique ; mince ; zonée	Monosiphonné ; cortiqué ; épines fourchues (certaines en formes d'étoiles) ; partie basale pseudo-ramifiée ; \emptyset = 150 μm	10-30	Dichotomies larges ; certaines boursoflées ; forme carrée ou en trapèze ; constrictions symétriques ; avec ou sans épaississement	Papilles nombreuses et rapprochées ; anneau d'épaississement au contact ; papilles aussi entre siphons de différentes couches (cortication « 3D »)	Réseau désorganisé ; beaucoup de points d'attachement ; cortication « 3D » ; siphons centraux très toruleux	Chesterfield	SSH 31

ESPÈCES À VALIDER OU ESPÈCES NOUVELLES	R. spA5a (sp.nov)	Cyathiforme ; monostromatique à la marge	Monosiphonné ; cortiqué ; épines et protubérances	20	Dichotomies larges ; constrictions symétriques ; léger épaissement ; présence de trichotomies	Nombreuses papilles ; certaines dichotomiques	Jonction entre le stipe et la lame montrant de nombreuses ramifications enflées disposées en couronne ; fronde grêle	Nouvelle-Calédonie	SSH 27
	R. spA5b (sp.nov)	Cyathiforme ; monostromatique	Monosiphonné à la base puis ; cortiqué ; gaine de siphons latéraux ascendants, épines et protubérances difformes ; 2ème lame rémanente sur stipe	20	Dichotomies larges ; constrictions ; anneau d'épaississement	Papilles uni ou bilatérales	Siphons lâches, ondulés et boursoufflés	Iles Surprises	SSH 28
	R. spA4 (sp.nov)	Flabellée ; pluristromatique ; mince ; plusieurs lames par stipe	Monosiphonné ; cortiqué ; épines (aspect hérissé) ; protubérances digitées ; gaine de cortication	20-25	Dichotomies larges ; constrictions ; léger épaissement	Papilles uni- ou bilatérales ; en face (structure en H) ou décalées	Beaucoup de chloroplastes ; siphons courbés	Nouvelle-Calédonie	SSH 25
	R. spA3 (sp.nov)	Cyathiforme ; monostromatique	Monosiphonné ; trapu (court mais large) ; \varnothing = 150-170 μ m ; \varnothing siphon basal = 20-50 μ m ; siphons rémanents de seconde lame ; majoritairement lisse mais présence de quelques épines	30-50 base : 70-100	Dichotomies larges ; constrictions ; anneau d'épaississement	Papilles avec épaissement ; très petites par rapport au siphon ; absente sur les 1 ^{er} siphons basaux	Jonction entre le stipe et la lame montrant de nombreuses ramifications enflées disposées en couronne ; siphons rémanents sur le stipe	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	SSH 26
	R. spB3 (sp.nov)	Peltée ; monostromatique ; plusieurs frondes par stipe	Monosiphonné ; cortication par protubérances uniquement vers la fronde	25-40	Dichotomies peu nombreuses ; constrictions ; absence d'épaississement ; présence de trichotomies	Papilles uni- ou bilatérales ; alternes ou opposées ; longueur = 10 μ m		Madagascar	SSH 36
	R. spB2 (sp.nov)	Flabellée et ronde ; Monostromatique	Multisiphonné ; cortiqué ; siphons latéraux	20-30	Constrictions ; épaissement	Papilles uni- ou bilatérales ; en alternes ou opposées		Maldives	SSH 34
	R. spB1 (sp.nov)	Cyathiforme ; pluristromatique ; plusieurs frondes en cupules empilées sur le stipe	Monosiphonné ; cortiqué ; siphons latéraux ascendants ; protubérances sur siphons basaux ; \varnothing = 270 μ m	45-80	Dichotomies alignées ; subapicales (boursoufflement central) ; constrictions ; absence d'épaississement	Papilles uni- ou bilatérales ; nombreuses à la base des branches dichotomes	Succession de frondes en cupules	Madagascar	SSH 33

4.c. Les espèces de *Rhipiliella*, *Calypsigma* et *Boodleopsis*

Le SSH 19 a pu être assigné au genre *Rhipiliella*, caractéristique par la présence de cicatrices en verticilles sur le stipe indiquant l'emplacement des frondes précédentes caduques (Tableau 28). Les autres caractères tels que le stipe monosiphonné et la lame monostromatique ont également été observés de même que l'absence de constriction aux dichotomies et la taille dégressive des siphons vers les apex. Cependant, les diamètres des siphons sont légèrement inférieurs à ceux de l'espèce type (20-40 vs 40-52(60) μm). En attendant d'autres données génétiques et morphologiques pour mieux interpréter les variations intra ou interspécifiques, le SSH 19 est assigné à *Rhipiliella verticillata* dont il présente toutes les caractéristiques.

Les SSH 23 et 24 présentent une morphologie qui les rapprochent du genre *Calypsigma* avec notamment un stipe multisiphonné et une partie supérieure « plumeuse » formée de siphons faiblement soudés entre eux par des rameaux latéraux parfois réduits, caractères qui correspondent à la description du genre et de l'espèce type (Tableau 28).

Le SSH 23 s'en distingue par des siphons remarquablement plus fins (50-70 vs 225-270 pour l'espèce type) et toruleux. De plus, d'autres caractères ont pu être mis en évidence comme la présence de protubérances ou branches latérales difformes au niveau des siphons du stipe, des constriction avec un anneau d'épaississement presque occlusif, un renflement subdichotomique ou la présence de trichotomies. La cohésion entre les siphons se fait par le biais de papilles circulaires, unilatérales ou bilatérales (type I et II) mais qui restent peu nombreuses. Ainsi, le SSH 24 a été assigné à *C. wilsonis* tandis que le SSH23 est assigné à *Calypsigma* sp. nov.

Enfin, les SSHs 37 et 38 ont pu être assignés au genre *Boodleopsis*, et apparaissent très similaires à l'espèce type, *B. siphonaceae*, caractérisée par un axe central se ramifiant en branches dégressives (Tableau 28).

En effet, les spécimens se composent d'un axe central, à partir duquel des siphons secondaires se développent et présentent des cortications. Le tout forme une lame en aspect de réseau fin et délicat. Les cortications peuvent apparaître similaires à celle de *Rhipiliopsis corticata* mais elles ne forment pas de structures hexagonales, mais plutôt disposées de manière aléatoire.

Tandis que chez le SSH 38, la lame est très cohésive, avec de nombreux siphons secondaires tortueux, et un axe central moniliforme, elle est plus lâche chez le SSH 37, avec des siphons secondaires plus droits et un axe central d'aspect moniliforme seulement à la base puis tortueux à droit et d'aspect pseudo-articulé ou segmenté. Les diamètres des siphons principaux (centraux) et secondaires et des cortications sont similaires entre les deux espèces.

Le SSH 37 s'apparente à l'espèce *Boodleopsis siphonaceae* par son axe pseudo-articulé et sa cortication plus lâche. Aussi le SSH 37 est assigné à *Boodleopsis* sp1 cf. *B. siphonaceae* et le SSH 38 à *Boodleopsis* sp2 (sp. nov.).

Tableau 28: Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de *Rhipiliella*, *Callipsigma* et *Boodleopsis* divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.

ESPÈCES		FRONDE	STIPE	DIAMÈTRE SIPHONS (µm)	DICHOTOMIES CONSTRUCTIONS	TYPE D'ADHÉSION	CARACTÈRES DISTINCTIFS	LOCALITE TYPE OU DISTRIBUTION	SSH CORRESPONDANT
ESPECE VALIDE TAXONOMI QUEMENT	<i>Rhipiliella verticillata</i>	Cyathiforme ; monostomatique	Monosiphonné ; lisses excepté au niveau des cicatrices d'abcision ; cicatrices avec boursoufflures ou protubérances dichotomes ; épines vers la base ; surface sinueuse ; observation d'organes potentiellement gamétocystes à la base	40-52(60) 20-30 Taille dégressive	Angle dichotomies : 30-45° ; pas de constriction	Papilles distiques	Marques successives de frondes caduques sur le stipe	Wistari Reef, Capricorne Group	SSH 19
ESPECE VALIDE TAXONOMI QUEMENT	<i>Callipsigma wilsonis</i>	Franges émises par le stipe ; zonée ; aspect de plume ; siphons libres mais contigus ; aspect presque semblable à de fines flabellules monotromatiques	Multisiphonné ; presque indistincte ; siphons moniliformes (∅ = 100 µm)	225-270	Constrictions symétriques	Petits rameaux latéraux parfois très réduits		Port Phillip Heads, Australie	SSH 24 (assigné par collaborateurs)
ESPECE NOUVELLE	<i>Callipsigma</i> sp. (sp. nov)	Fronde plumeuse : siphons libres mais ensemble cohésif	Siphons basaux avec ramifications latérales difformes	50-70	Dichotomies (45°) ; présence de trichotomies ; constrictions symétriques ; anneau d'épaississement ; renflement supra-dichotomique	Peu nombreuses ; uni ou bilatérales ; de forme circulaire	Siphons légèrement toruleux	Madagascar	SSH 23
ESPECE VALIDE TAXONOMI QUEMENT	<i>Boodleopsis siphonaceae</i>	En forme de coussins denses et aplatis ; axe central dégressif et caché par le réseau de ramuli ; branches descendantes se ramifiant en fins rhizoïdes à la base ; branches ascendantes se ramifiant successivement en ramuli pouvant eux-mêmes porter des protubérances courtes ou un ramulus latéral		70 (axe) 20-25 (siphons)	Ramuli avec constrictions basales ; dichotomies en plan alternes ; présence de trichotomies	(2-10) protubérances courtes et rondes ; ramulus latéral		Dongala Palos-bay ; Muaras reef	
ESPECE NOUVELLE	<i>Boodleopsis</i> sp2 (sp. nov)	Aspect se rapprochant d'une lame fine et délicate, pourvue d'interstices ; axe central d'aspect moniliforme ; siphons secondaires avec cortication par des protubérances et branches latérales ; rhizoïdes raides à la base ; aspect cohésif		60-100 (axe) 20 (siphons) 10-15 (protubérances)	Constrictions à la base des siphons secondaires ; faible épaissement	Protubérances avec attachement aléatoire ; ensemble cohésif	Aspect du thalle ; axe central moniliforme	Nouvelle-Calédonie	SSH 38
ESPECE A VALIDER	<i>Boodleopsis</i> sp1 Cf. <i>siphonaceae</i>	Aspect se rapprochant d'une lame fine et délicate, pourvue d'interstices ; axe central moniliforme à la base tortueux ou cylindrique ensuite ; aspect pseudo-articulé ou segmenté ; siphons secondaires avec cortication par protubérances et branches latérales ; aspect lâche ; rhizoïdes raides à la base		50-90 (axe) 30-20 (siphons) 10-15 (protubérances)	Constrictions à la base des siphons secondaires ; trichotomies	Protubérances avec attachement aléatoire ; adhésions lâches	Aspect du thalle ; ensemble lâche ; siphons secondaires plus nombreux et raides	Chesterfield ; Îles Surprises	SSH 37

4.d. Les formes filamenteuses non identifiées

Les espèces rassemblées dans le groupe des « filamenteuses » se présentent sous forme de touffes de siphons simples et libres, sans stipe ou pédicelle différencié (Tableau 29). La base est plus ou moins distincte (souvent un siphon basal (cf. les SSHs 41 et 42)) avec des boursoufflements ou ramifications latérales difformes, voire une cortication en hexagone (SSH 42).

Une seule espèce présente une morphologie externe différente, avec un pédicelle monosiphonné bien différencié, portant les cicatrices d'anciens siphons, et se divisant par dichotomies successives à son apex pour former un ensemble de siphons superposés, assimilable à une lame non cohésive et avec de nombreux interstices.

Ces espèces ont également en commun des constriction entre les dichotomies, mais pas de constriction supra-dichotomiques.

Les espèces se distinguent entre elles par le diamètre des siphons allant de 30 à 210 μm en fonction des espèces, ou encore l'iso- ou anisomorphie des dichotomies (certaines possèdent les deux types). De plus, elles se différencient par les structures d'adhésion entre les siphons : certaines espèces présentent des papilles voire des branches latérales se terminant en ventouse (coalescence discoïde) avec un épaissement au niveau de la zone de contact, d'autres possèdent de simples boursoufflures. Ces structures restent néanmoins peu nombreuses.

Ces SSHs n'ont pu être assignées à aucun genre ni espèce décrits, bien qu'elles se rapprochent des morphologies filamenteuses décrites chez *Pseudochlorodesmis* ou *Siphonogramen*.

Tableau 29 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les SSHs présentant un forme filamenteuse et qui n'ont pas pu être assignés, et indication de leur distribution.

SSH	FORME ET ÉPAISSEUR DE LA FRONDE	STIPE ET BASE	BLADE SIPHONS DIAMETER (µM)	DICHOTOMIES CONSTRICTIONS	COHÉSION	REMARQUE	DISTRIBUTION
SSH 45	Siphons dichotomiques superposés en pseudo-fronde mais peu cohésive ; nombreux interstices	Stipe différencié ; monosiphonné ; cicatrices de frondes caduques ; toruleux et enflés par endroits ; \varnothing = 100-160 µm	30-60 80-110 (à la 1 ^{ère} dichotomie)	Dichotomies alignées ; pas de constrictions	Papilles uni ou bilatérales ; en face ou alternes ; certaines recourbées et adhérent à leur siphon d'origine	Observation d'organes potentiellement gamétocystes à la base	Chesterfield
SSH 43	Touffe de siphons libres ; partie basale peu distincte		40-60	Dichotomies iso ou anisomorphes ; pas de constrictions ; Constrictions isolées entre les dichotomies	1) Papilles rares ou absentes ; 2) cohésion par apex différencié des siphons ou 3) au niveau des boursoufflures latérales	Apex ronds ; dichotomies terminales ; chloroplastes visibles	Madagascar
SSH 40	Siphons libres et solitaires		150-200	Constrictions absentes ou légères ; présence de trichotomies ; constrictions isolées	1) Papilles (voire tenacules) en ventouses ou rondes ; 2) contact par boursoufflures	Siphons en « inflorescence »	Chesterfield
SSH 42	Touffe de siphons libres	Partie basale bien distincte ; branches latérales difformes « en hexagone »	40-50	Dichotomies anisomorphes (croissance sympodiale)	1) Nombreuses papilles ou tenacules en ventouse ; plus ou moins développées (\varnothing = 35-50 µm ; longueur = 350-830 µm) ; 2) tenacules en crochet	Observation d'organes potentiellement gamétocystes à la base	Îles Surprises
SSH41	Siphons libres et solitaires	Monosiphonné ; \varnothing siphon basal = 100 puis 150 µm et 190 µm vers 1 ^{ère} dichotomie ; protubérances et branches latérales difformes à la base	170-210 150 (apex)	Dichotomies isomorphes ; constrictions absentes ou légères ; constrictions isolées	Branches latérales avec papilles en ventouse et épaissement en zone de contact (longueur = 90 à 370 µm)	Apex ronds ; dichotomies terminales ; observation d'organes potentiellement gamétocystes à la base	Îles Surprises
SSH 44	Touffe de siphons libres	Base non observée	50-90 110 (renflement subdichotomique) 180 (vers base)	Renflement subdichotomique ; constrictions absentes ou légères ; présence de quadrichotomies ; constrictions isolées	1) Tenacules et papilles en ventouse et épaissement en zone de contact ; 2) apex différencié des siphons et épaissement	Apex ronds ; dichotomies terminales	Madagascar

A.II.5. Phylogénie et systématique

La famille Rhipiliaceae, telle qu'actuellement définie, n'est pas monophylétique, en raison du genre *Rhipiliopsis* qui forme des lignées multiples, dont certaines se plaçant à l'extérieur de la famille.

Nous proposons de décliner les résultats et discussion en trois parties : la première consacrée à la famille Rhipiliaceae s. s. en redéfinissant les genres qui la composent ; la deuxième concernera les lignées filamenteuses (« Rhipiliaceae groupe 2 ») ; et la troisième sera consacrée aux « Rhipiliaceae groupe 3 » et « Rhipiliaceae groupe 4 », dominés par la morphologie de type *Rhipiliopsis*.

5.a. Phylogénie et systématique de la famille Rhipiliaceae s. s.

La reconstruction phylogénétique de la famille laisse apparaître une dichotomie basale, toutefois moyennement soutenue (bs: 61 ; PP : 0,85), séparant deux groupes : Le premier groupe soutenu (bs: 91 ; PP : 1) se compose de plusieurs espèces de *Rhipilia* et de *Chlorodesmis baculifera* ; le second groupe moins bien soutenu (bs: 76; 0.86) réunit des espèces de *Rhipiliopsis*, de *Rhipilia* et *Rhipiliella verticillata*. De manière générale, les supports aux nœuds au sein de la phylogénie sont mieux soutenus par la méthode en inférence bayésienne qu'en ML (Figure 35).

Le genre *Rhipilia* est polyphylétique, comme déjà mis en évidence dans les études de Verbruggen et al. (2009a et b) où l'espèce *R. pusilla* était marginalisée. Toutefois, dans la présente étude, la polyphyllie est révélée par de nombreuses lignées du genre et apparaît bien plus complexe que dans les études précédentes.

Les espèces de *Rhipilia* se répartissent en deux groupes : le premier est monophylétique et contient l'espèce type, *R. tomentosa*, tandis que dans le second, chaque espèce forme une lignée indépendante.

Par ailleurs, la répartition des espèces au sein des deux groupes ne suit pas la subdivision proposée par Miller et Kraft (2001) sur la base morphologique (abondance et forme des tenacules). En effet, des espèces à tenacules rares, comme *R. pusilla* ou *R. penicilloides* se placent respectivement avec *R. crassa* et *R. tomentosa*, espèces à tenacules abondantes.

De même, le regroupement des espèces selon leur forme en lame ou en siphons libres n'est pas justifié phylogénétiquement. Les formes aux siphons libres tels que *R. penicilloides* ou *R. coppejansii* sont certes, majoritairement retrouvées au sein du premier groupe, mais associées à des formes en lames (*R. sp1a*, et *R. tomentosa*) et *R. pusilla* (siphons libres) est, quant à elle, retrouvée dans le second groupe, où dominant les formes en lames.

Le genre *Rhipiliopsis* est également polyphylétique, comme mis en évidence par Cremen et al. (2019) et le seul transfert de *R. profunda* à *Jonhson-sea-linkia*, comme proposé par ces auteurs, ne suffit pas à réinstaurer la monophylie du genre.

Au sein des Rhipiliaceae s. s., les espèces de *Rhipiliopsis* sont réunies dans le second groupe, mais ne forment pas un ensemble monophylétique (lignées éparpillées). De plus, d'autres espèces sont retrouvées en dehors de la famille, et notamment l'espèce type *R. peltata*. Ainsi toutes les espèces de *Rhipiliopsis* se plaçant dans la famille Rhipiliaceae doivent être transférées sous un nouveau nom de genre.

Quant au genre *Rhipiliella*, qui est monospécifique, il se situe au sein du second groupe également.

La révision taxonomique à l'intérieur de la famille est difficile à réaliser, notamment en raison de supports phylogénétiques qui ne sont pas hautement soutenus. Néanmoins, nous proposons de redéfinir le genre *Rhipilia* s. s., en l'assignant au groupe 1. Pour le groupe 2, la reconstruction ML laisse suggérer une subdivision en trois clades, mais cela n'est pas confirmé en inférence bayésienne. Nous préférons donc adopter une approche plus conservatrice et ne pas statuer sur ce groupe et le nombre de genres présents, et il sera donc nommé « Rhipiliaceae s. s. 2 ».

D'un point de vue évolutif, certains auteurs ont émis l'hypothèse que les formes simples, telles que *R. pusilla* ou *R. penicilloides* (siphons libres, pas ou peu de tenacules et ces dernières peu développées) seraient des formes primitives (Wormersley, 1984 ; Millar et Kraft, 2001). Cependant, cette hypothèse n'est pas confirmée ici puisque ces espèces ne se placent pas à la base de la phylogénie des Rhipiliaceae, et ne forment pas non plus un ensemble monophylétique, mais plutôt des lignées indépendantes au sein des deux groupes mis en évidence.

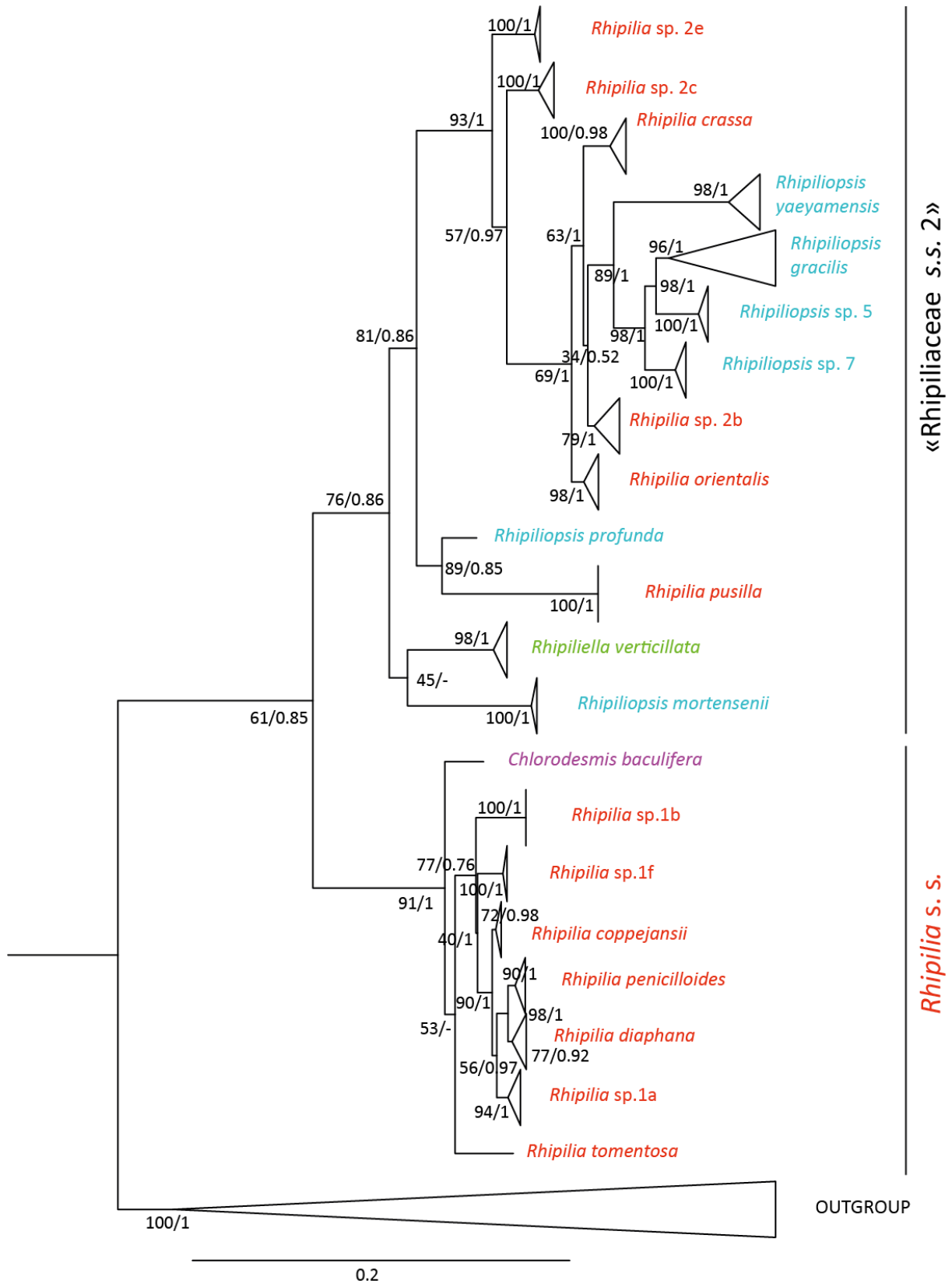


Figure 35 : Phylogénie des Rhipiliaceae obtenue à partir de la matrice multimarqueurs (*tufA*, *rbcL* et 18S rDNA). L'arbre représenté est la reconstruction en ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les espèces d'un même genre (tel que traditionnellement défini) sont indiquées par une même couleur

(i) Le genre *Rhipilia* s. s.

Le genre *Rhipilia* ainsi circonscrit se compose de huit espèces, dont l'espèce type *R. tomentosa* à laquelle s'ajoutent *R. penicilloides*, *R. copejansii*, *R. diaphana* à ressusciter, deux autres espèces probablement nouvelles et *Chlorodesmis baculifera* à transférer au genre (Figure 36).

Ce genre est susceptible d'être complété, notamment avec le cas de *R. diaphana*, assez ambigu en délimitation d'espèce et regroupant des séquences de Genbank assignées à *R. nigrescens* (identification plausible) et *R. orientalis* (identification erronée).

Quoi qu'il en soit et en termes de traitements taxonomiques, l'espèce *R. diaphana* apparaît ici bien distincte génétiquement de *R. orientalis* (groupe 2) identifiée morphologiquement à partir de spécimens provenant de localités proches de la localité type (île Fau, Indonésie). Elle doit donc être ressuscitée et les critères morfo-anatomiques mis en avant par Taylor (1950) reconsidérés.

Par ailleurs, l'espèce *C. baculifera* doit être transférée au genre *Rhipilia*. Cette dernière se différencie des espèces de *Chlorodesmis* par la forme de ses structures reproductives (davantage semblables à celles observées chez *Halimeda*) et elle est la seule espèce de *Chlorodesmis* à présenter des « rameaux latéraux » à la base. Ces rameaux latéraux peuvent être assimilés à des siphons différenciés et adhérent par leurs apex ou à des tenacules en crochet, comme chez *R. penicilloides*.

D'un point de vue morphologique, ce genre rassemble des espèces qui peuvent paraître très différentes, mais présentent quelques caractéristiques communes : un stolon (bien que *R. tomentosa* peut être observée dans une forme sans stolon), des dichotomies avec renflement subdichotomique et constriction supra-dichotomiques et des tenacules simples (2-3 dents, voire rarement quatre chez *R. sp1a*).

D'autres caractères morfo-anatomiques permettent de les différencier. Les espèces présentent soit des formes en lame, soit des siphons libres (par ex. *R. sp1a* vs *R. penicilloides*), le stipe peut être bien différencié ou à l'inverse, indistinct. Les constriction supra-dichotomiques sont majoritairement symétriques au sein des espèces, mais sont asymétriques chez *R. baculifera* ou présentes sous les deux formes chez *R. penicilloides*. Elles peuvent également être associées ou non à un épaissement de la membrane plus ou moins marqué allant parfois jusqu'à l'occlusion du siphon (cf. *R. tomentosa*). Les tenacules peuvent être nombreuses chez certaines espèces et rares chez d'autres. Leur position est également variable, soit au sein des siphons de la lame (*R. sp1a*) ou bien restreintes aux siphons basaux (*R. penicilloides*). D'autres formes d'adhésion peuvent être également observées chez certaines espèces, à savoir des tenacules en crochet ou discoïdes, avec ou sans constriction basales, ou encore des siphons dont l'apex différencié crée un contact avec un siphon adjacent.

Le diamètre des siphons, généralement de 30 à 50 µm, peut atteindre jusqu'à 105 µm chez *R. copejansii*, 320 µm chez *R. sp1f* voire même 600 µm chez *R. baculifera*.

Souvent ces caractères sont associés entre eux, par exemple les espèces en siphons libres vont présenter peu de tenacules et localisées à la base.

Le genre présente une répartition pantropicale s'étendant de l'océan Indien à Atlantique (Caraïbes). Dans cette étude, aucune espèce n'apparaît cosmopolite, mais certaines sont présentes dans l'ensemble de la zone Indo-Pacifique, comme *R. copejansii*, et d'autres sont au contraire restreintes à des zones plus réduites géographiquement, telles que *R. sp1a* ou *R. sp1f* uniquement observées dans le Pacifique Sud-ouest.

L'espèce *R. tomentosa*, supposée cosmopolite, n'est retrouvée ici que dans la région des Caraïbes (mais uniquement un échantillon séquencé). Les signalements de cette espèce hors Atlantique, notamment aux Seychelles (Titlyanova et al., 1992) ou encore aux Iles Carolines (Tsuda, 1972), devront être vérifiés, et en particulier l'assignation des spécimens à l'espèce. En effet, les espèces de *Rhipilia* peuvent être facilement confondues sans analyses morfo-anatomiques approfondies, ce qui pourrait expliquer en partie des aires de répartition géographique surestimées.

De même, *R. diaphana*, présente à la fois dans l'ouest du Pacifique et sur la côte ouest de l'Australie, pourra voir son aire de distribution réduite aux régions du Pacifique, puisque les reports dans l'ouest de l'Australie pourraient être ceux d'une espèce différente (voir les ambiguïtés dans la délimitation d'espèce). En outre, l'espèce a été reportée au Brésil (Joly et Sazima, 1971) avant sa synonymisation sous *R. orientalis*. Cette occurrence et l'assignation spécifique de ce spécimen devront également être confirmées.

Par ailleurs, Millar et Kraft (2001) avaient mis en avant la répartition particulière des espèces de *Rhipilia*, strictement observées à l'ouest des océans. Ce schéma est globalement retrouvé ici, à l'exception de *R. diaphana* et *R. baculifera* reportées à l'est de l'Australie, respectivement au nord et au sud. Mais ces deux localités « orientales » sont effectivement les deux seules parmi l'ensemble des échantillons étudiés et appartenant au genre *Rhipilia* s.s.

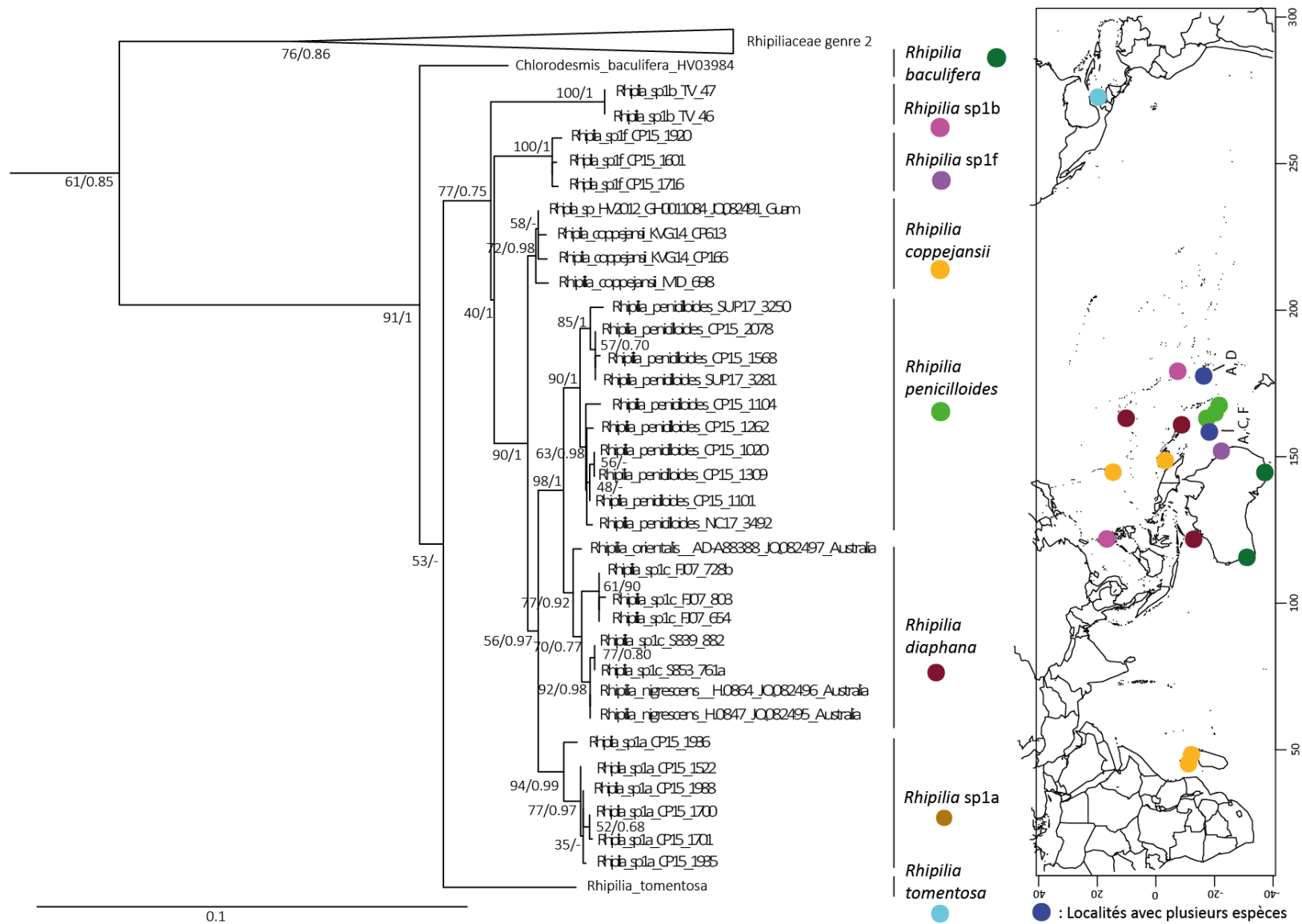


Figure 36 : Phylogénie et distribution des espèces de *Rhipilia* s. s. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte. A= *R. penicilloides* ; C= *R. sp1a* ; D= *R. diaphana* ; F= *R. sp1f*

(ii) L'ensemble « Rhipiliaceae s. s. 2 »

L'ensemble « groupe 2 » se compose de plusieurs espèces appartenant aux genres *Rhipilia*, *Rhipiliopsis* et *Rhipiliella* (remarque : la résurrection de *Johnson-sea-linkia* n'étant pas validée *Rhipiliopsis profunda* sera considéré dans ce travail). Pour les genres *Rhipilia* et *Rhipiliopsis*, les espèces types ne faisant pas partie de ce groupe, cette nomenclature générique ne peut plus être utilisée pour désigner les espèces de ces derniers présentes dans cet ensemble.

Les reconstructions phylogénétiques de cet ensemble, bien que davantage soutenues en IB, restent néanmoins à conforter et certaines incongruences entre ML et IB limitent les interprétations taxonomiques (Figure 37).

Il semblerait cependant que trois clades principaux se distinguent, et ce, de manière congruente entre les reconstructions phylogénétiques : (1) *Rhipilia* spp. et *Rhipiliopsis* spp., (2) *R. profunda* et *R. pusilla* et (3) *Rhipiliella verticillata* (qui est couplée à *Rhipiliopsis mortensenii* en ML mais pas en IB).

Sur cette base, certains arguments peuvent être avancés.

Le clade 1, regroupant les espèces de *Rhipilia* (excepté *R. pusilla*) et *Rhipiliopsis* (excepté *R. profunda*), est fortement soutenu (bs: 98 ; PP : 1) mais montre une variabilité morphologique très importante, limitant la définition d'une diagnose claire.

Les espèces de *Rhipilia* de ce clade ont en commun une forme en lame, l'absence de stolon, des constriction supra-dichotomiques symétriques, des tenacules fréquentes, et des siphons de diamètre relativement réduit (< 100 µm voire 50 µm).

À l'inverse, elles se distinguent par la forme de leurs dichotomies pour certaines très caractéristiques, l'aspect de leurs siphons (septé, boudiné, raide ou sinueux), le développement de leurs tenacules (2-3 dents ou beaucoup plus fournie (4-8) ; simples ou fourchues (*R. crassa*)), et la présence d'une constriction basale avec ou sans épaississement.

Les espèces de *Rhipiliopsis* de ce clade ont en commun l'absence de cortication du stipe qui reste lisse (du moins dans la partie basale pour *R. gracilis*) ; des constriction légères et allongées ou encore absentes au-dessus des dichotomies, mais jamais marquées ou avec épaississement de la membrane ; et ces espèces ont toutes en commun au moins un type d'adhésion, celui par contacts longitudinaux directs entre les siphons adjacents. De plus, ces espèces sont toutes localisées dans l'ouest du Pacifique.

D'autres caractères, qui ne sont pas unanimement partagés, peuvent également aider à distinguer certaines espèces. En effet, *R. sp7* est pluristromatique alors que la majorité des espèces ont une lame monostromatique, et cette espèce a un stipe entièrement multisiphonné quand les autres espèces ont un stipe monosiphonné, ou tout au plus, devenant multisiphonné vers la lame. Chez *R. sp1* cf. *mortensenii*, les diamètres de siphons peuvent atteindre 60 µm alors qu'ils sont fins chez la plupart des espèces (< 40 µm). En plus de l'adhésion par contact longitudinal direct entre les siphons, d'autres types d'adhésion sont retrouvés chez les espèces (sauf *R. sp7*). La coalescence par papilles bilatérales ou unilatérales, est retrouvée chez toutes les espèces sauf *R. yaeyamensis*. La présence d'anneau d'épaississement au contact des papilles est observée chez *R. sp1* cf. *mortensenii*, mais

absente chez les autres espèces. L'adhésion par des siphons différenciés venant en contact des siphons adjacents par leur apex est retrouvée chez *R. sp5* et *R. gracilis* mais pas chez les autres espèces.

Enfin, d'autres caractères varient d'une espèce à l'autre et peuvent donc être diagnostiques au niveau spécifique. Il s'agit notamment de la forme des siphons et/ou l'aspect donné à la lame. Chez *R. yaeyamensis*, ils sont sinueux et très cohésifs donnant un effet crénelé, festonné à la lame ; chez *R. sp1* cf. *mortensenii*, ils sont en forme de bois de cerf et donnent un aspect très caractéristique à la lame, réticulée avec des interstices ; les siphons sont très toruleux chez *R. sp7* et les espèces *R. sp5* et *R. gracilis* possèdent des siphons traversants formant une zonation à la surface de la lame plus ou moins bien marquée.

Ainsi, au sein du clade 1, les espèces de *Rhipilia* et *Rhipiliopsis* ont en commun une forme en lame, l'absence de stolon, des diamètres de siphon relativement fin (< 100 µm), et la cohésion des siphons par un ou plusieurs types de structures particulières (contact longitudinal direct, papilles, siphons différenciés ou tenacules).

Au sein du clade 2, se trouve l'espèce *Rhipilia pusilla* qui se distingue des *Rhipilia* du clade 1 par une forme en siphons libres, des dichotomies anisomorphiques, et de rares tenacules. Phylogénétiquement, elle se tient également éloignée des autres *Rhipilia* et elle est plus proche de *R. profunda* (Figures 35 et 37). Cette dernière est caractérisée par des siphons traversant (« criss-cross ») visibles sur la lame et une croissance similaire à celle décrite chez *Rhipiliella* avec l'apparition successive de lames remplaçant les précédentes sans que toutefois ces dernières ne laissent des marques en se détachant du stipe. Ce sont ces caractères qui avaient justifié la description du genre *Johnson-sea-linkia*, placé ensuite en synonymie de *Rhipiliopsis* avant finalement d'être résurrecté par Cremen et al. (2019) pour rétablir la monophylie du genre *Rhipiliopsis*. L'amendement proposé par ces auteurs est remis en question avec nos résultats qui montrent la présence d'autres espèces de *Rhipiliopsis* dans ce clade 2 renforçant ainsi la polyphylie du genre. De plus, la présence de siphons traversants n'est pas un caractère diagnostique robuste puisqu'il est également observé chez d'autres espèces de *Rhipiliopsis* (*R. gracilis* et *R. sp5*). Dans ce contexte, il est hasardeux de proposer une révision du statut des espèces *Rhipilia pusilla* et *Rhipiliopsis profunda*, la phylogénie montrant un nœud avec un faible support, et peu de caractères en commun peuvent justifier de les réunir sous un même genre.

Enfin, le genre monospécifique *Rhipiliella* diverge de manière indépendante phylogénétiquement des deux précédents clades et est distinct morphologiquement par la présence d'anneaux de cicatrisation d'anciennes lames le long du stipe monosiphonné, sa lame monostromatique et la présence de papilles. Cette étude apporte la preuve génétique que ce genre doit être transféré à la famille Rhipiliaceae, comme proposé par Dragastan et al. (1997) sur la base morphologique.

Par ailleurs, une seule espèce est présentée ici, mais la délimitation d'espèces a mis en évidence la possible existence de différentes espèces au sein du genre, bien que ces hypothèses ne furent pas majoritaires. Seul un échantillonnage plus riche et à plus large échelle géographique et l'acquisition de davantage de données génétiques permettront de confirmer la richesse spécifique de ce genre.

Par ailleurs, le placement de *Rhipiliopsis mortensenii* avec *R. verticillata* dans l'arbre ML n'est pas discuté ici, car il n'est pas soutenu (bs: 45) et n'est pas congruent avec la reconstruction en IB où le genre *Rhipiliella* représente une branche unique indépendante.

Quoi qu'il en soit, la subdivision en trois clades n'est pas suffisamment soutenue à ce jour pour être retenue. Les faibles valeurs de support des nœuds profonds pourraient d'ailleurs indiquer des lignées intermédiaires manquantes au jeu de données. Des analyses phylogénétiques supplémentaires sur un jeu de données élargi à d'autres régions voire à d'autres marqueurs sont nécessaires pour mieux résoudre les relations phylogénétiques au sein de cet ensemble et mener à bien la révision taxonomique des lignées le composant.

La répartition géographique des espèces étudiées montre des distributions réduites à des zones géographiques bien définies (ouest de l'océan Indien, Pacifique Ouest, Caraïbes). Seule *R. crassa* est observée à la fois dans l'océan Indien et à l'ouest du Pacifique. Dans notre échantillonnage, *R. orientalis* n'apparaît que dans l'océan Indien et dans le Triangle de Corail, mais aucun spécimen n'a été retrouvé dans des localités du Pacifique ou de l'Atlantique. Les signalements de cette espèce dans l'Atlantique (Brésil (Joly & Sazima, 1971)) et au sud du Japon (Itono, 1986) mériteraient d'être vérifiés en considérant notamment l'espèce *R. diaphana*, morphologiquement très proche de *R. orientalis* (d'où son placement en synonymie) mais, qui a une distribution majoritairement Pacifique. Encore une fois, un important travail de vérification taxonomique des spécimens correspondants aux séquences disponibles est nécessaire pour avoir une bonne répartition géographique de ces espèces.

Finalement le schéma de répartition du genre *Rhipilia* sur les façades occidentales des océans (Indien, Pacifique et Atlantique) mis en exergue par Millar et Kraft (2001) est retrouvé à l'échelle de la famille Rhipiliaceae s. s. (excepté pour *R. crassa* signalé au nord-est de l'Australie). Les raisons d'une telle répartition seront explorées au chapitre suivant traitant de la biogéographie des Rhipiliaceae (B.II.).

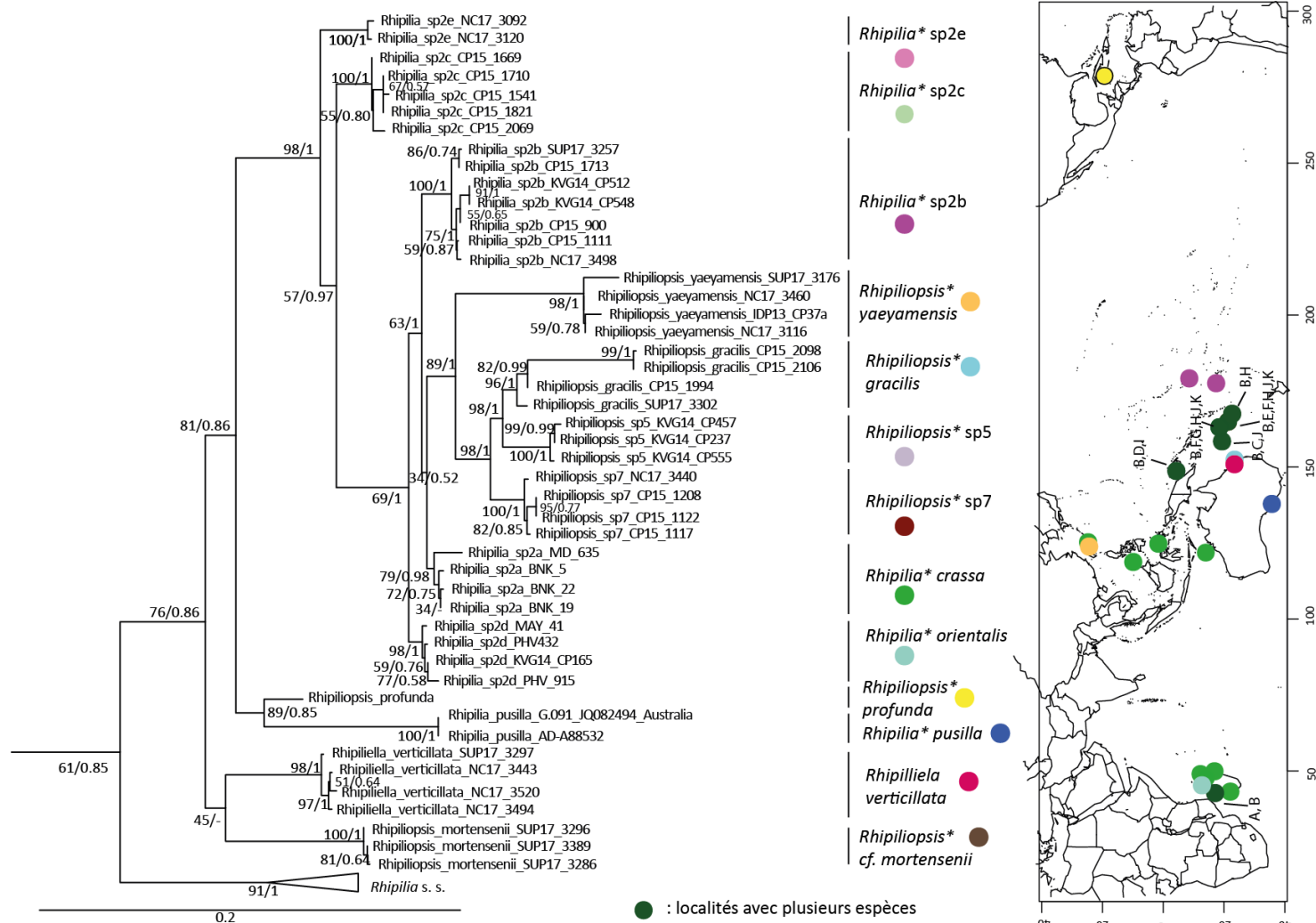


Figure 37 : Phylogénie et distribution des espèces de l'ensemble « Rhipiliaceae s.s. 2 ». Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre (* : ne sont plus valides taxonomiquement). La distribution des espèces est reportée sur la carte. A = *R. crassa* ; B = *R. sp2b* ; C = *R. sp2c* ; D = *R. orientalis*, E = *R. sp2e* ; F = *R. verticillata* ; G = *R. mortensenii* ; H = *R. yaeyamensis* ; I = *R. sp5* ; J = *R. gracilis* ; K = *R. sp7*

5.b. Les lignées « filamenteuses »

Les « filamenteuses », qui semblaient être une lignée monophylétique dans l'analyse *tufA*, forment en réalité deux lignées distinctes relativement soutenues (bs: 88 et 58 ; PP : 0,95 et 0,98) dans la reconstruction phylogénétique basée sur la matrice concaténée multimarqueurs (Figure 38). Cependant, peu d'espèces sont considérées ici, car la plupart n'ont pu être séquencées sur les trois marqueurs, et cela réduit la portée des analyses phylogénétiques et les interprétations subséquentes. Aussi, dans le cadre de cette étude les lignées « filamenteuses » sont présentées conjointement.

Ces lignées se placent en position basale aux Rhipiliaceae s. s., mais l'incertitude dans leurs relations et positions phylogénétiques, ainsi que leur morphologie très contrastée en comparaison des représentants de Rhipiliaceae nous conduit à les considérer, pour le moment, de manière indépendante.

Des données complémentaires sont nécessaires pour confirmer ou non leur rattachement aux Rhipiliaceae et de manière plus générale leur positionnement phylogénétique au sein des Bryopsidales. Ces formes microscopiques abritent une richesse révélée au fil des différentes études (Kraft, 2007 ; Sauvage, 2016 ; Sauvage et al., 2016 ; Verbruggen et al., 2009 b ; Cremen et al., 2019) et qui augmente sensiblement avec notre collection, dont l'analyse a dévoilé six nouveaux taxons distincts de ceux déjà décrits et phylogénétiquement indépendants des lignées déjà connues. On peut supposer que le niveau de connaissance de ces groupes est bien en deçà de la réalité compte tenu de la difficulté à les repérer dans le milieu naturel. Des protocoles spécifiques d'échantillonnage et d'analyse devront être déployés pour combler les lacunes actuelles tant au niveau de leurs positions phylogénétiques que de leur complexité spécifique, certaines formes microscopiques et filamenteuses pouvant également représenter des stades de vie.

Les espèces présentes au sein de ces lignées sont caractérisées par une morphologie très simple, de type *Pseudochlorodesmis* ou *Siphonogramen*, c'est-à-dire uniaxiale, composée uniquement de siphons libres, isolés ou en touffe, ramifiés dichotomiquement, sans constriction des branches, sans pédoncule ou stipe différencié (sauf pour une espèce), et sont fixées au substrat par quelques rhizoïdes difformes à la base des siphons.

Les différentes espèces se distinguent par le diamètre des siphons le type des dichotomies (iso- ou anisomorphiques) et la forme des structures d'adhésion (papilles, branches latérales, boursouflures ; avec ou sans épaississement en zone de contact). Une espèce (SSH 45) se distingue par la différenciation d'un pédoncule se divisant successivement et dont les branches finissent par se superposer en une structure presque similaire à une lame, mais non cohésive. Ces taxons ne correspondent à aucune espèce décrite et sont probablement nouveaux pour la science et constituent également au plan phylogénétique des lignées (familles ou genres) nouvelles.

Les espèces étudiées présentent une répartition restreinte aux récifs éloignés de la Nouvelle-Calédonie (Chesterfield et Ile Surprises pour les SSHs 40, 41, 42 et 45) et à Madagascar (SSHs 43 et 44), à l'instar de celles décrites précédemment et exclusivement aux îles Hawaii, à l'île de Lord Howe et dans les îles du groupe du Capricorne (Australie). Ces considérations confortent l'hypothèse d'une diversité élevée avec des espèces confinées à des habitats particuliers et dans des aires de répartitions géographiques relativement restreintes.

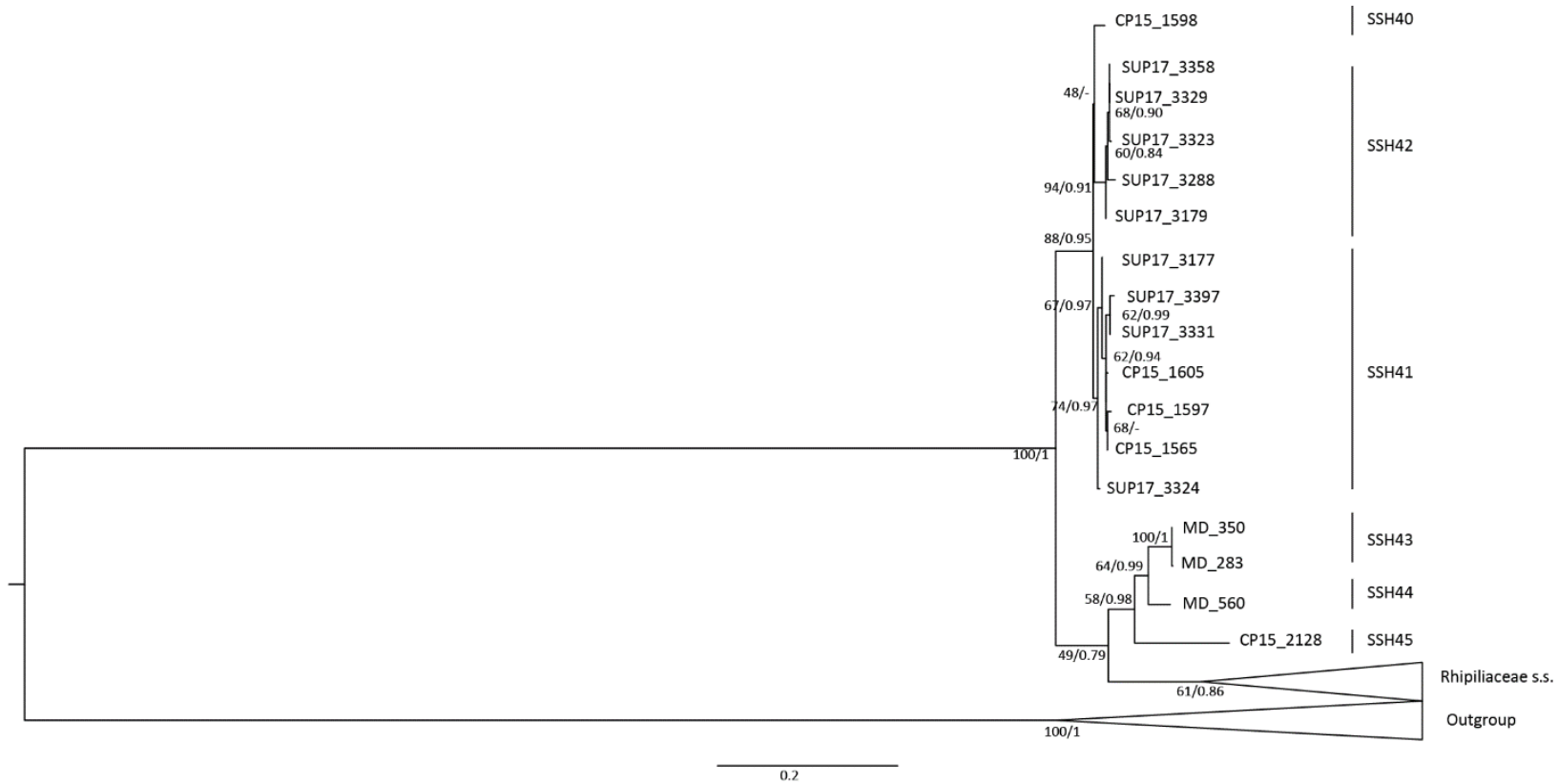


Figure 38 : Phylogénie ds lignées « filamenteuses ». Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les SSH correspondants sont indiqués à la droite de l'arbre.

5.c. Les lignées « *Rhipiliopsis* groupe A » et « *Rhipiliopsis* groupe B »

Les deux lignées identifiées par la reconstruction phylogénétique basée sur le marqueur *tufA* étaient séparées par le genre *Halimeda* (famille Halimedaceae) (Figure 25). Cependant, les reconstructions phylogénétiques basées sur la matrice concaténée montrent plutôt des lignées sœurs formant un ensemble monophylétique auquel se rattache le genre *Halimeda* (Figure 39). Plusieurs interprétations peuvent alors être émises :

Soit cet ensemble (« *Rhipiliopsis* A » + « *Rhipiliopsis* B »), au même titre que les Halimedaceae, représente une famille à part entière, voisine de cette dernière et composée de plusieurs genres ; soit les deux lignées « *Rhipiliopsis* » correspondent à deux familles distinctes (comme montré par l'arbre en *tufA*) ; soit, ces lignées représentent des genres supplémentaires de la famille Halimedaceae, originellement monogénérique. Ils seraient certes très différents morphologiquement du genre *Halimeda*, mais cette diversité morphologique pourrait être rapprochée de celle des genres formant les Udoteaceae. La morphologie complexe de *Halimeda* peut être comparée à *Udotea*, qui est phylogénétiquement proche de formes plus simples ou fines (*Rhipidosiphon*) comparables ici à *Rhipiliopsis* ou encore en siphons libres et non calcifiées (*Chlorodesmis*) se rapprochant de *Callipsygma*.

Finalement, que l'on regroupe ou non ces taxons au sein d'une même famille, il est tout de même intéressant d'observer que la variabilité morphologique entre des taxons voisins est un schéma phylogénétique récurrent dans le sous-ordre Halimedineae. En effet, des genres complexes, tels qu'*Halimeda* ou *Udotea*, sont plus proches phylogénétiquement de genres aux formes beaucoup plus simples et délicates (*Rhipiliopsis*, *Callipsygma*, *Boodleopsis*) qu'entre eux. La complexité (ou simplicité) morphologique est donc un phénomène évolutif découpé, et les groupes complexes, ou à l'inverse simples morphologiquement, ne forment pas des groupes uniques génétiquement, mais intercalés les uns entre les autres.

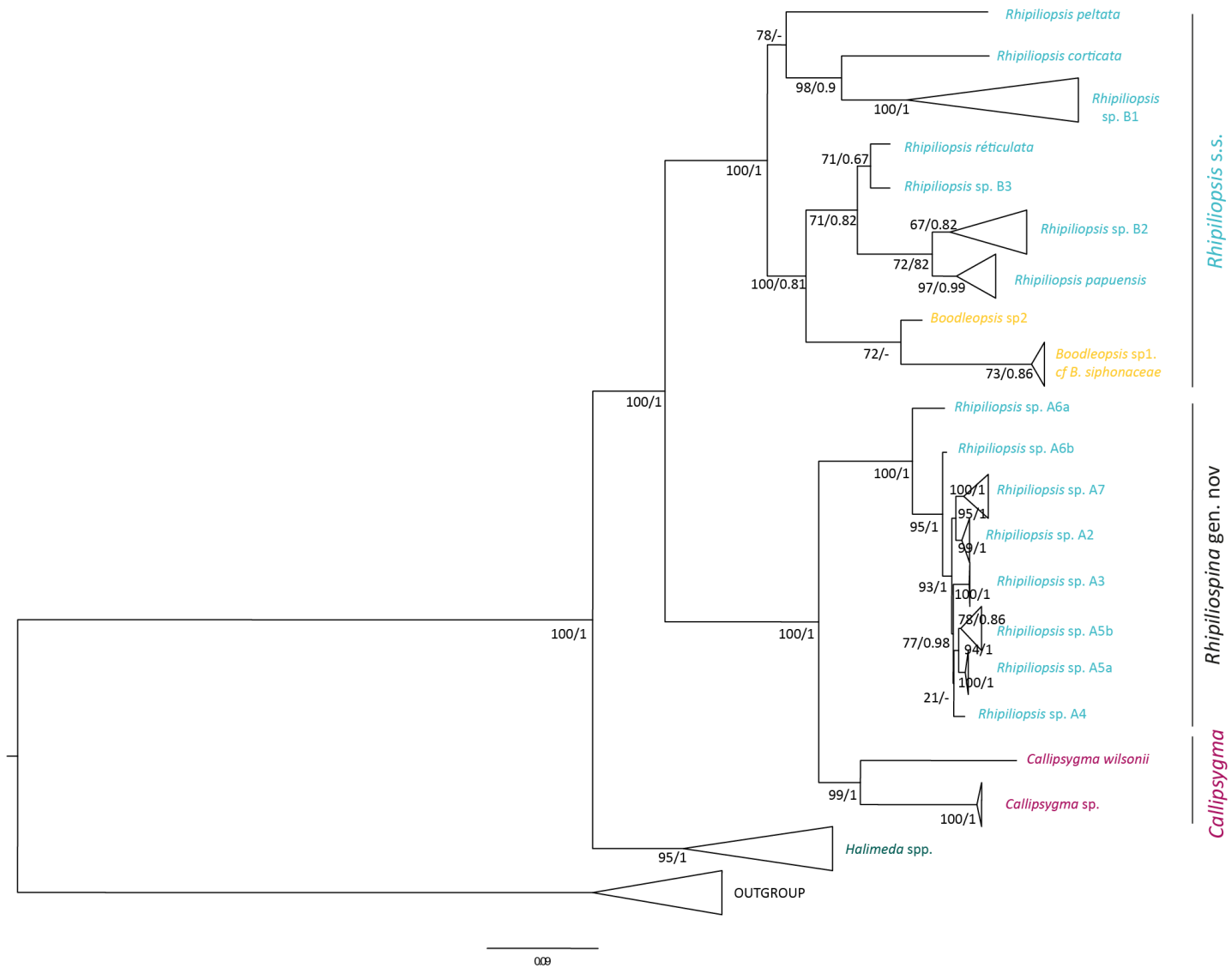


Figure 39 : Phylogénie des « Rhipiliaceae groupe 3 » et « Rhipiliaceae groupe4 » obtenue à partir de la matrice multimarqueurs (*tufA*, *rbcL* et 18S rDNA). L'arbre représenté est la reconstruction en ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les espèces d'un même genre (tel que traditionnellement défini) sont indiquées par une même couleur

(i) Le genre *Rhipiliopsis* s. s.

Le genre *Rhipiliopsis* s. s. a été défini à partir de la position de l'espèce type, *R. peltata*. Toutefois, la circonscription du genre peut s'envisager soit en désignant le genre *Rhipiliopsis* s.s. sur des bases morphologiques strictes et en le restreignant, de fait, à trois espèces, *R. peltata*, *R. corticata* et *R. sp1*, mais cet ensemble est faiblement soutenu en ML (bs: 78) et ne se distingue pas en reconstruction bayésienne ; soit en considérant un nœud plus profond, mais fortement soutenu (bs: 100 ; PP : 1) qui intègre en conséquence un plus grand nombre d'espèces et une plus grande variabilité morphologique (Figure 40).

La décision s'est portée sur la seconde possibilité qui est plus robuste phylogénétiquement. Le genre englobe alors deux espèces dont la morphologie se rapproche de celle de *Boodleopsis*. La diagnose du genre *Rhipiliopsis* devra alors être revue pour intégrer ces spécificités morphologiques.

Le genre ainsi délimité se compose de neuf espèces, dont *R. peltata*, *R. corticata*, *R. reticulata*, *R. papuensis* et trois nouvelles espèces de morphologie « *Rhipiliopsis* » auxquelles s'ajoutent deux espèces plutôt de morphologie similaire à *Boodleopsis siphonaceae*. Néanmoins, la plupart des espèces sont des singletons (un seul représentant) et celles composées de plusieurs représentants montrent des supports aux nœuds variables et dans certains cas sont faiblement soutenues. Aussi, des analyses supplémentaires devront donc être menées sur un échantillonnage plus complet afin de mieux documenter la diversité spécifique et d'obtenir des relations phylogénétiques au sein du genre plus robustes. Il n'est pas exclu que la topologie en soit modifiée et que la définition du genre doive être reconsidérée.

Sur la base de nos analyses et tel que proposé, le genre *Rhipiliopsis* se compose d'espèces ayant en commun un stipe fortement cortiqué (par des siphons ascendants ou des protubérances), des constriction supra-dichotomiques et deux types d'adhésions I et II entre les siphons en forme de papilles uni- et bilatérales, disposées de manière alterne ou opposée. Ces caractères permettent également d'intégrer les deux espèces de *Boodleopsis* au sein du genre.

Les différentes espèces se distinguent par le caractère mono- ou plurisiphonné du stipe, mono ou pluristomatique de la lame ou encore le nombre de lames porté par un même stipe. Elles diffèrent également par le diamètre de leurs siphons : bien que la majorité ait des siphons d'un diamètre compris entre 12 et 40 μm , deux espèces, *R. reticulata* et *R. sp1*, possèdent des siphons plus larges allant respectivement jusqu'à 65 et 80 μm . Par ailleurs, les constriction aux dichotomies peuvent être associées ou non à un épaissement de la membrane (absent chez la majorité des espèces). Pour certaines espèces, la forme des dichotomies est également caractéristique, par exemple celles de *R. sp1* sont subapicales et possèdent un boursoufflement central très remarquable, tandis que des trichotomies sont observées chez *R. reticulata* et *R. sp3*.

Enfin, la densité et l'ampleur de la cortication de la lame permettent notamment de distinguer l'espèce *R. corticata* ainsi que les deux espèces de *Boodleopsis* des autres espèces.

Les deux espèces de *Boodleopsis* se distinguent également par leur forme en axe central moniliforme ou en articles, se ramifiant progressivement en branches plus fines et portant des structures de cortication.

Par ailleurs, ce groupe présente quelques schémas d'espèces sœurs appartenant à des localités très distantes comme, par exemple, *R. corticata* de Nouvelle-Calédonie et *R. sp1* de Madagascar ou encore *R. reticulata* des Caraïbes et *R. sp3* de Madagascar. Ces dernières ont toutes deux une lame monostromatique peltée en forme d'entonnoir portée par un stipe monosiphonné avec des excroissances et des protubérances dans la zone de jonction avec lame et des ramifications de siphons en trichotomies. Ces deux espèces se différencient néanmoins par le diamètre des siphons, et la présence ou l'absence d'épaississement de la membrane aux constriction.

R. corticata et *R. sp1* ont, quant à elles, plusieurs lames pluristromatiques portées par un stipe monosiphonné et cortiqué par des protubérances ou des siphons ascendants. Les siphons ont des constriction sans épaississement chez les deux espèces. Elles se différencient par contre par le diamètre des siphons, plus grand chez *R. sp1* (45-80 µm contre 24-36 µm chez *R. corticata*), et l'importante cortication de la lame chez *R. corticata*.

Le genre a une répartition cosmopolite, avec *R. reticulata* présente dans l'Atlantique et les autres espèces dans l'Indo-Pacifique (quatre dans l'ouest de l'océan Indien et cinq dans le Pacifique Ouest). Chaque espèce présente néanmoins une répartition géographique très réduite.

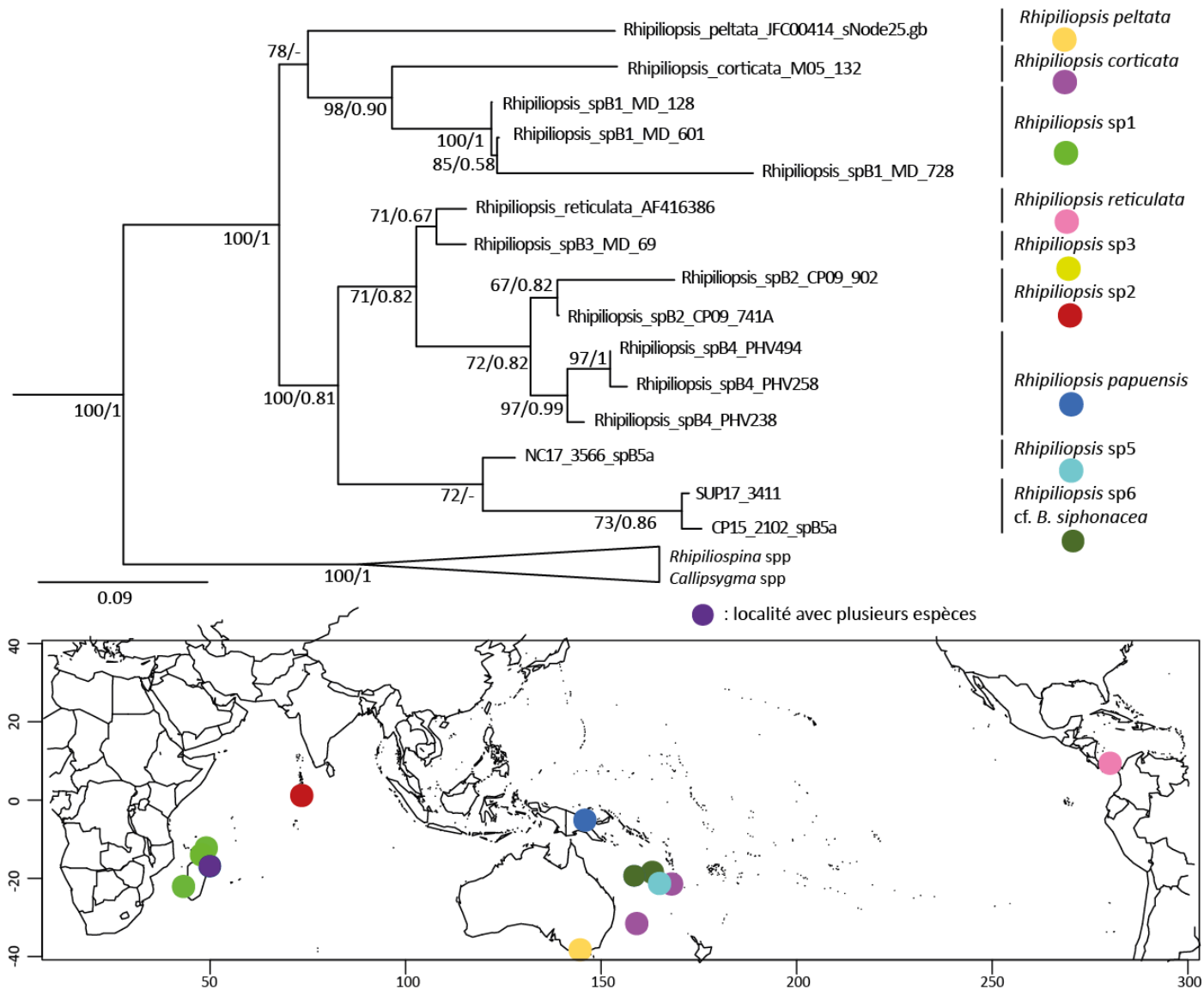


Figure 40 : Phylogénie et distribution des espèces de *Rhipiliopsis* s. s. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte.

(ii) Le genre *Rhipiliospina*

Le genre *Rhipiliospina* se compose de sept (voire huit) espèces jamais décrites auparavant, formant un groupe fortement soutenu (bs: 100 ; PP : 1) (Figure 41) et présentant une morphologie très similaire à celle de *Rhipiliopsis* (Figure 41).

Dans l'ensemble, chacune des espèces du genre présente un fort support phylogénétique aux nœuds (bs> 90; PP>0.98) excepté *Rhipiliospina* sp5b (bs: 78 ; PP : 0,86). Par ailleurs, les spécimens assignés à *R. sp6* correspondant à un seul SSH dans l'analyse en délimitation d'espèces (SSH 29) forment deux espèces distinctes en reconstruction multimarqueurs.

D'un point de vue morphologique, les espèces de ce genre sont caractérisées par un stipe monosiphonné et cortiqué. Bien que les structures de cortication varient entre les espèces, elles possèdent toutes des formes en épines, simples ou fourchues, très caractéristiques. De plus, les espèces présentent toutes des dichotomies très larges et évasées sans renflement subdichotomique, mais avec des constriction supra-dichotomiques marquées. Enfin l'adhésion entre les siphons ne se fait que par des papilles de type I ou II (contact bilatéral en structure en H, ou unilatéral).

Les espèces se distinguent entre elles par plusieurs caractères. La partie supérieure peut être formée d'une ou de plusieurs lames mono- ou pluristromatiques portées par le stipe monosiphonné. Chez certaines espèces, ce dernier présente des siphons rémanents d'anciennes lames (*R.sp3*, *R.sp2*, *R.sp5b*). De plus, chez certaines d'entre elles la jonction entre le stipe et la lame est caractérisée par une couronne de ramifications (*R. sp3*, *R. sp5a*).

En plus de la cortication épineuse du stipe, certaines espèces ont des siphons latéraux ascendants (*R. sp5b*) ou des protubérances difformes ou digitées (*R.sp5b*, *R.sp4*, *R. sp5a*, *R. sp7*). Ces structures sont parfois si denses qu'elles forment une gaine ou un fourreau de cortication autour du stipe monosiphonné (*R.sp5b*, *R. sp6*, *R. sp4*).

Les espèces possèdent toutes de larges dichotomies, mais les formes peuvent varier subtilement, certaines étant plutôt géométriques, en forme de carré ou trapèze, d'autres plus arrondies avec des branches subdichotomiques légèrement boursouflées. De plus, bien que les dichotomies des siphons aient toutes des constriction, ces dernières présentent des épaisissements de la membrane variables, de légèrement à fortement marqués et formant des anneaux.

Le nombre et la forme des papilles sont également des caractères utiles pour l'identification ; certaines sont très réduites, d'autres plus longues, uni et/ou bilatérales, opposées ou alternes, avec ou sans épaisissement dans la zone de contact. L'espèce *Rhipiliopsina* sp7 se reconnaît notamment par la présence de cohésions papillaires entre les siphons des lames superposées.

Enfin, certaines espèces ont des formes de siphons remarquables (toruleux, courbés, boursouflés), et bien que leur diamètre reste relativement étroit (10-30 μm), trois espèces possèdent des siphons plus larges, allant jusqu'à 50 μm (*R. sp3*, *R. sp6* et *R. sp2*).

Ce genre présente une répartition Indo-Pacifique stricte d'après nos données. Les espèces sont géographiquement très restreintes, et celle montrant l'aire la plus étendue, *R. sp4*, est retrouvée à la fois au sud du Japon et en Papouasie Nouvelle-Guinée (Figure 41).

(iii) Le genre *Callipsygma*

Le genre *Callipsygma*, fortement soutenu (bs: 99 ; PP : 1), se branche en lignée voisine du genre *Rhipiliospina* et se compose de deux espèces, dont l'espèce-type *Callipsygma wilsonis* et une espèce inédite *Callipsygma* sp. de Madagascar (Figure 41).

Le genre *Callipsygma* est caractérisé par une partie végétative composée de siphons libres, mais soudés entre eux par des papilles. Les deux espèces *C. wilsonis* et *C. sp.* se distinguent entre elles par le diamètre des siphons, plus de deux fois supérieures chez l'espèce type, ainsi que par leur origine géographique, l'espèce type provenant du sud de l'Australie, tandis que la nouvelle espèce a été récoltée à Madagascar.

Le genre *Callipsygma*, autrefois placé au sein des Udoteaceae, et a été séquencé pour la première fois dans l'étude de Cremen et al. (2019). Ici nous confirmons la position de *Callipsygma* hors des Udoteaceae et proposons donc son transfert taxonomique à une autre famille, par nos données moléculaires et morphologiques. Néanmoins, cela devra être reconsidéré avec le placement ou non de tous ces genres (*Rhipiliopsis s. s.*, *Rhipiliospina* et *Callipsygma*) au sein de la famille Halimedaceae (cf § A.II.5.c)

Ce genre, précédemment reporté dans le sud et l'ouest de l'Australie ainsi qu'en Tasmanie, voit sa répartition étendue jusqu'à l'ouest de l'océan Indien. Les deux espèces ont cependant des distributions plus restreintes, l'une uniquement observée à ce jour en Australie (sud et ouest) et en Tasmanie, l'autre au nord de Madagascar.

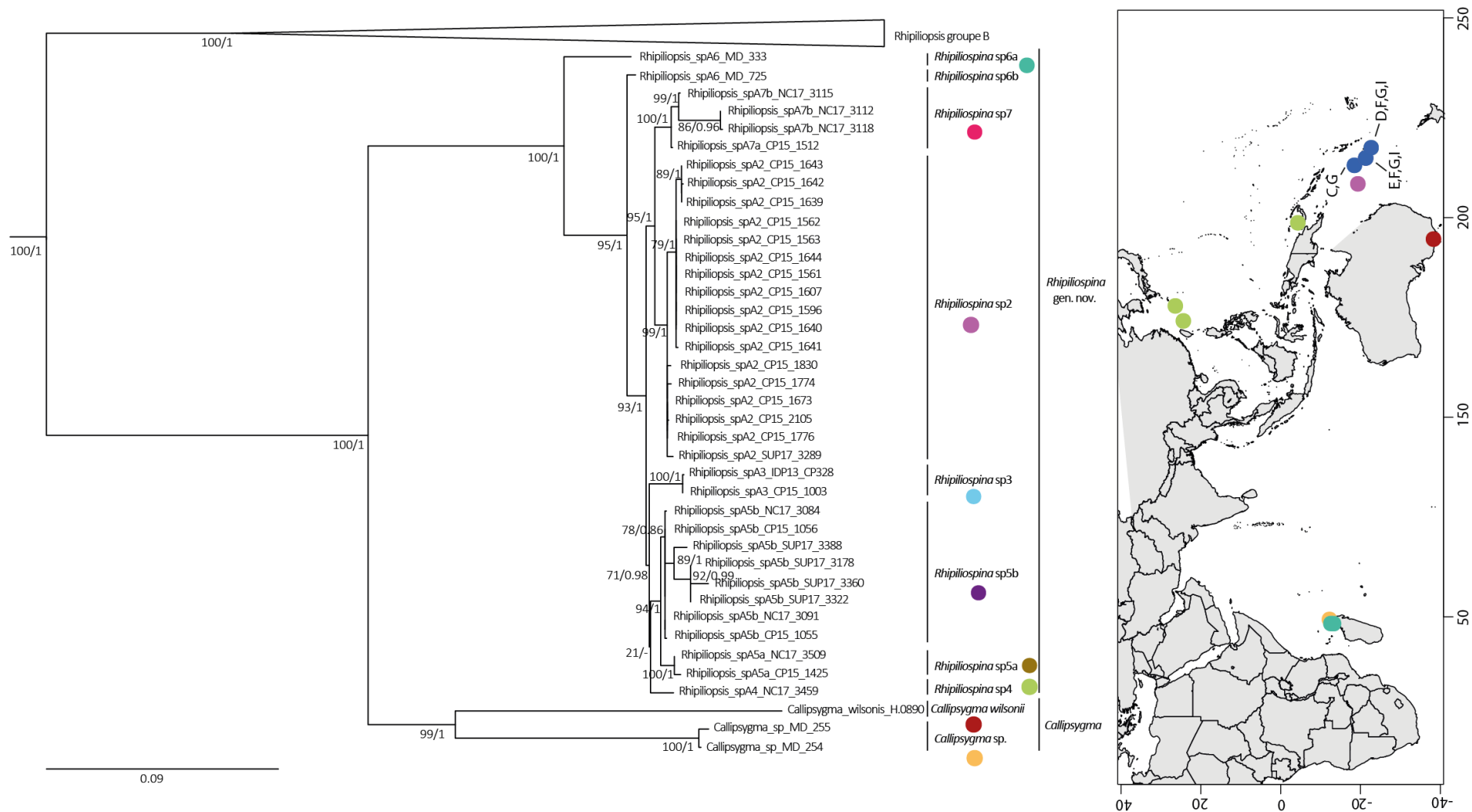


Figure 41 : Phylogénie et distribution des espèces de *Rhipiliopsis* et *Callipsygma*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte. C= R. sp2 ; D= R. sp3 ; E= R. sp4 ; F= R. sp5a ; G= R. sp5b ; I= R. sp7

A.II.6. Conclusion

RÉSUMÉ	
Délimitation d'espèces et assignation morphologique	<p><i>tufA</i> : 43 SSHs ; <i>rbcL</i> : 39 SSHs</p> <p>SSHs communs aux deux marqueurs : 39</p> <p>SSHs assignés à l'échelle spécifique : 24</p> <p>Assignations à valider : 4 SSHs</p> <p>SSHs non assignés : 28</p>
Phylogénie	<p>45 espèces incluses dont :</p> <ul style="list-style-type: none"> • 14 espèces assignées • 27 espèces nouvelles • 4 assignations spécifiques à valider : <i>R. diaphana</i>, <i>R. cf. motensenii</i>, <i>R. cf. echinocaulos</i> ; <i>B. cf. siphonaceae</i>)
Révision taxonomique	<p>Genres révisés : <i>Rhipilia</i> et <i>Rhipiliopsis</i></p> <p>Nouveaux genres : <i>Rhipiliospina</i></p> <p>Changements taxonomiques :</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>Rhipiliaceae s.s.</i> = <i>Rhipilia</i> + <i>Rhipiliella</i> + (?) • <i>Rhipiliopsis</i> + <i>Callipsygma</i> + <i>Rhipiliospina</i> = nouvelle famille ou genres à rattacher aux Halimedaceae <p>À statuer : « <i>Rhipiliaceae s. s. 2</i> » + lignées des « filamenteuses » basales des <i>Rhipiliaceae s. s.</i></p>
Géographie	<p>Distribution géographique des genres proposés :</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>Rhipilia</i> et <i>Rhipiliopsis</i> : Indo-Pacifique et Atlantique • <i>Rhipiliella</i> : Pacifique Sud-Ouest • <i>Rhipiliospina</i> et <i>Callipsygma</i> : Indo-Pacifique <p>Aucune espèce pantropicale</p>

A.III. DISCUSSION GÉNÉRALE

Une discussion commune aux résultats obtenus dans les deux chapitres précédents traitant de la diversité des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae est proposée ci-après. Elle cible particulièrement la variabilité des marqueurs génétiques, l'efficacité des méthodes de délimitation d'espèces et enfin la place et la pertinence de la morphologie.

A. III.1. Variabilité des marqueurs utilisés

La sélection des marqueurs utilisés dans cette étude a été basée sur leur variabilité à l'échelle spécifique ou à une échelle supérieure. Pour l'approche en délimitation d'espèces, les marqueurs *tufA* et *rbcl* ont été préférés pour leur variabilité spécifique et leur taux d'évolution différents, reconnus dans de précédentes études (Leliaert et al., 2014 ; Saunders et Kucera, 2010 ; Verbruggen et al., 2009a). Pour les deux familles, ces deux marqueurs sont apparus adaptés pour discriminer les espèces.

Le marqueur *tufA* est apparu plus variable que *rbcl* pour les deux familles Udoteaceae et Rhipiliaceae (respectivement 57,24 % et 53,24 % contre 35,7 % et 41,65 %, annexe 6). Le marqueur *rbcl* a été analysé soit en entier, soit subdivisé en deux fragments (5' et 3'). Pour les Udoteaceae, le fragment *rbcl5'* apparaît plus variable que le fragment 3' et le marqueur entier (*rbcl*). Ce constat avait été souligné dans Lagourgue et al. (2018) pour les espèces des Caraïbes et est retrouvé ici sur un échantillonnage plus large à l'échelle de la famille. L'amplification du fragment *rbcl3'* ou du marqueur *rbcl* entier posant parfois des difficultés pour certains genres d'Udoteaceae, il est intéressant de constater que l'utilisation du fragment *rbcl5'* seul (en général plus facilement obtenu) suffit pour évaluer la variabilité à l'échelle spécifique de cette famille. À l'inverse, pour les Rhipiliaceae *s. l.*, le fragment *rbcl3'* apparaît plus variable que le fragment *rbcl5'* ou que le marqueur entier *rbcl*. À l'échelle des Rhipiliaceae *s. s.*, les différences de variabilité entre ces derniers restent plus faibles.

Pour les autres familles des Bryopsidales, c'est le fragment *rbcl3'* qui est considéré comme plus variable et plus informatif (Saunders et Kucera, 2010), comme retrouvé chez les Rhipiliaceae. Ainsi, même si le fragment *rbcl5'* seul est adapté pour l'étude de la variabilité à l'échelle des Udoteaceae, il est nécessaire d'utiliser le marqueur *rbcl* entier ou le fragment *rbcl3'* pour disposer d'une base génétique comparable lors d'analyses ou reconstructions phylogéniques à plus large échelle (plusieurs familles).

Quoi qu'il en soit, les gènes chloroplastiques, déjà largement utilisés chez les algues vertes pour des approches de *barcoding* (c.-à-d., d'« identification d'espèces » *sensu* Collins et Cruickshank, 2013), se sont révélés également performants pour proposer des hypothèses d'espèces (« délimitation d'espèces », *sensu* Collins et Cruickshank, 2013) pour les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae. Ceci est d'autant plus important que peu de séquences génétiques de « référence » sont disponibles pour les espèces de ces familles et la portée du *barcoding* reste donc limitée.

Par ailleurs, chez les algues vertes, le marqueur *barcode* de référence COI ou tout autre équivalent mitochondrial n'étant pas accessible, il est intéressant d'observer que les marqueurs

chloroplastiques représentent des substituts performants. Ainsi, l'étude de délimitation d'espèces réalisée ici, associée à l'assignation à l'espèce par la morphologie, représente un travail de base permettant l'enrichissement des bases de données génétiques pour les espèces de référence des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae, ce qui devrait faciliter les futures identifications d'espèces par le seul *barcoding*.

Par ailleurs, bien que ce ne soit pas l'objet de cette étude, il est à noter que la variabilité intraspécifique des marqueurs chloroplastiques restait limitée et que des marqueurs plus variables seraient plus adaptés pour des objectifs ciblés à cette échelle, bien que leur identification soit un véritable défi.

Pour les deux familles, le 18S rDNA apparaît plus conservé (18,2 % et 14,29 % respectivement) que les marqueurs chloroplastiques et n'est pas un bon choix pour des analyses de délimitation d'espèces. La faible variabilité du marqueur à l'échelle spécifique a déjà été soulignée pour le genre *Caulerpa* (Kazi et al., 2013), ainsi que pour les Udoteaceae des Caraïbes (Lagourgue et al., 2018). Néanmoins l'utilisation de ce marqueur reste pertinente pour les analyses phylogénétiques et notamment la résolution des nœuds supra-spécifiques (résolution des genres et des relations phylogénétiques intergénériques). C'est pourquoi ce dernier est employé dans les études de Kooistra et al. (2002) pour le genre *Halimeda*, de Kazi et al. (2013) pour *Caulerpa*, ou intégré à des analyses multimarqueurs pour les Udoteaceae (Lagourgue et al., 2018) ou à l'échelle plus large des Bryopsidales (Verbruggen et al., 2009b) et des algues vertes siphonnées (Verbruggen et al., 2009a). Dans cette étude, et à l'exception de quelques genres, les relations phylogénétiques étaient globalement mieux résolues et bien soutenues par la combinaison des marqueurs 18S rDNA et chloroplastiques qu'avec les seuls marqueurs chloroplastiques.

Ces résultats soulignent une nouvelle fois la nécessité de combiner plusieurs marqueurs, notamment en provenance de compartiments génétiques différents pour mieux mesurer la diversité à l'échelle spécifique et au-delà, et mieux résoudre leurs relations phylogénétiques.

A.III.2. Performance des méthodes de délimitation d'espèces

2.a. Tendances des méthodes de délimitation d'espèces observées au cours de cette étude

L'application sur les jeux de données Udoteaceae et Rhipiliaceae des différentes méthodes s'appuyant sur des hypothèses de départ, concept et algorithmes de discrimination différents, montrent des performances et des tendances qui varient en fonction des familles. .

GMYC apparaît dans plusieurs études comme une méthode surestimant le nombre d'espèces (Esselstyn et al., 2012; Paz et Crawford, 2012 ; Puillandre et al. 2012a et b ; Talavera et al., 2013 ; Modica et al., 2014 ; Pardo et al., 2014; Tang et al., 2014). Elle est d'ailleurs souvent utilisée de manière complémentaire et en combinaison avec ABGD, au vu des résultats contrastés rendus par ces deux méthodes (Montecinos et al., 2017, Puillandre et al., 2012b).

Dans cette étude, GMYC propose un plus grand nombre d'hypothèses d'espèces que les autres méthodes pour les jeux de données Rhipiliaceae, mais cette tendance n'est pas observée chez les Udoteaceae. Chez ces dernières, GMYC sous-estime le nombre d'espèces par rapport à ABGD et aux observations morpho-anatomiques, en particulier pour les clades récents (*Ventalia* ou *Chlorodesmis*).

Cela peut être expliqué par une combinaison de processus de branchement récents et de taux de spéciation rapides et un nombre élevé d'échantillons qui rend difficile la détection de la transition entre événements de spéciation et de coalescence par la méthode (Pons et al., 2006). À l'inverse, chez les Rhipiliaceae (marqueur *tufA*), GMYC (et bGMYC) aboutit aux hypothèses d'espèces les plus proches de celles identifiées morphologiquement et qui ne ressortent pas avec les autres méthodes.

Par ailleurs, dans notre étude, GMYC et ABGD présentent quelques cas d'incongruences entre elles (surtout chez les Rhipiliaceae) mais proposent dans la grande majorité des hypothèses d'espèces identiques (cf. tableaux 15 et 25).

Enfin, seule la méthode de l'« unique *threshold* » a été considérée, celle du « multiple *threshold* » donnant un nombre considérable de partitions, quel que soit le jeu de données, ce qui corrobore les résultats de précédentes études (Zhang et al. (2013) ; Jesus et al. 2016; Esselstyn et al., 2012 ; Guillemain et al., 2016 ; Montecinos et al., 2017 ; Tang et al., 2014).

La méthode bGMYC renvoie souvent des résultats similaires, voire identiques à ceux obtenus par GMYC (Tableaux 15 et 25). Néanmoins, l'analyse révèle davantage d'événements de spéciation (Yule) que de coalescence, ce qui peut avoir impacté la délimitation (Reid et Carstens, 2012). Comme cette étude est réalisée à l'échelle de plusieurs genres avec de nombreuses espèces présentant parfois une faible variabilité intraspécifique, il est fort possible que les événements de coalescence soient sous-représentés. Les résultats doivent donc être interprétés avec prudence et en lien avec les autres méthodes, ce qui nous a conduits, dans certains cas, à préférer des partitions alternatives (de probabilité plus faible) et congruentes avec d'autres méthodes ou entre marqueurs.

La méthode ABGD est souvent vue comme une méthode sous-estimant les espèces (Paz and Crawford 2012, Puillandre et al. 2012a et b), ce qui n'est pas observé dans cette étude. Quels que soient le marqueur et la famille étudiée, ABGD aboutit à des partitions proches des SSHs définis *a posteriori* et dans la majorité, congruentes avec celles obtenues par au moins deux des quatre autres méthodes utilisées. De plus, dans certains cas, ABGD résulte en un nombre supérieur de partitions que celui proposé par les autres méthodes, ce qui est concordant avec les observations morpho-anatomiques. Cela peut être expliqué par le principe même de la méthode, reposant directement sur les distances génétiques, qui s'affranchit alors de la reconstruction phylogénétique, notamment dans les cas délicats de diversification rapide induisant des erreurs pour les méthodes basées sur les arbres, b(GMYC) et (mPTP) (Luo et al., 2018). Ainsi, dans certains cas, les partitions de ABGD ont été préférentiellement retenues lorsqu'elles semblaient plus vraisemblables, notamment au regard des observations morphologiques (pour *Ventalia* par exemple), même si cela ne répondait pas à la règle de la majorité.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que les distributions de distances génétiques et la distinction du *barcode gap* étaient très différentes en fonction des jeux de données analysés. Pour les Udoteaceae, un *barcode gap* clair apparaît avec le marqueur *tufA*, tandis que pour les jeux de données *rbcl*, soit deux *gap* se distinguent, soit aucun. Pour les Rhipiliaceae, un *barcode gap* se distingue clairement pour le jeu de données *rbcl* entier (ou *rbcl3'*) alors qu'il n'apparaît pas avec les jeux de données *tufA* ou *rbcl5'*. L'absence d'un *barcode gap* clair et unique peut être expliquée par

l'échantillonnage, des taux d'évolutions variables entre espèces ou genres, des cas d'*incomplete lineage sorting* ou encore d'introgessions (Talavera et al., 2013).

Quoi qu'il en soit, cela met en garde contre l'établissement de règles générales de divergence pour définir les espèces, par exemple la « 10x rule » pour les distances génétiques inter et intraspécifiques (Herbert et al., 2004) ou encore d'un pourcentage de variabilité génétique fixe (par ex. 2-3 % chez les insectes) pour ces deux familles.

Quant à la méthode (h)PTP, elle est alternativement considérée comme une méthode surestimant le nombre d'espèces (Zhang et al., 2013 ; Modica et al., 2014 ; Paz et al., 2012 ; Puillandre et al., 2012a,b), ou à l'inverse comme le sous-estimant (Jesus et al., 2016; Kozak et al., 2015).

Dans notre étude, hPTP présente des tendances très variables en fonction des cas, avec parfois davantage de partitions définies pour certains clades, dont souvent des singletons (voir Udoteaceae et notamment avec le marqueur *rbcL*) et dans d'autres cas, à l'inverse, elle regroupe plusieurs clades sous une même partition (voir Rhipiliaceae). La méthode est particulièrement sensible à la taille de l'échantillon (déséquilibrée) ou la présence de séquences singletons (Pons et al., 2006 ; Zhang et al., 2012), ce qui peut expliquer ces résultats contrastés.

Enfin, les résultats obtenus avec mPTP sont souvent congruents avec ceux de hPTP, mais de manière générale, sont plus congruents que cette dernière avec les autres méthodes. À la différence de (h)PTP, mPTP considère la variabilité intraspécifique (Kapli et al. 2017), ce qui peut expliquer qu'elle renvoie des hypothèses plus vraisemblables (ou du moins plus similaires aux autres méthodes).

2.b. La délimitation d'espèces, une efficacité qui dépend du jeu de données...

La performance de la délimitation d'espèces est dépendante du contexte, notamment du jeu de données analysé (Knowles et Carstens, 2007). En effet, toutes les méthodes statistiques pour délimiter les espèces sont sensibles au manque d'information concernant la variabilité intraspécifique (Puillandre et al., 2012b; Kekkonen and Hebert, 2014). L'ajout d'échantillons ou de marqueurs génétiques permet de vérifier la signature spécifique (Knowles et Carstens, 2007) et aide à la résolution des cas ambigus ou peut, à l'inverse, révéler des schémas de partition différents.

Néanmoins, dans les cas de diversification rapide et récente, certaines méthodes, telles que GMYC, peuvent être biaisées et ne pas reconnaître la signature phylogénétique de la spéciation, notamment dans les cas de diversifications rapides et récentes (ou radiations adaptatives), révélées par de courtes branches terminales dans les arbres phylogénétiques (Kubatko et Degnan, 2007 ; Luo et al., 2018). Dans la présente étude, cela a été observé pour les méthodes (b)GMYC et (m)PTP pour le genre *Ventalia* ou les espèces du groupe « Rhipiliaceae s.s. 2 ».

Par ailleurs, bien que la délimitation d'espèces se distingue des algorithmes de « clustering » en différenciant des clades, selon le concept d'espèce phylogénétique (PSC), plutôt que des *clusters* de

séquences (Zhang et al., 2012), certaines limites apparaissent. En effet, lorsqu'un jeu de données est déséquilibré, un schéma similaire au *clustering* de séquence est retrouvé, avec une séquence qui peut être discriminée et considérée comme un clade à part entière si elle se trouve au sein d'un lot de séquences de même haplotype, bien que les deux haplotypes appartiennent à une même espèce. Il est donc important de ne conserver que des haplotypes uniques au sein des jeux de données.

Inversement, il est possible qu'une espèce représentée par un seul échantillon (singleton) soit rattachée à l'espèce voisine mieux représentée en termes de nombre d'individus, en raison du déséquilibre dans la taille de l'échantillon. Cela est d'autant plus marqué si la diversité intraspécifique est faible. Il est donc essentiel d'avoir plusieurs représentants par espèce et d'éviter autant que possible les singletons.

Enfin, les espèces sous-échantillonnées peuvent également être considérées comme autant de clades qu'il y a de séquences, du fait de la surpondération donnée aux variations génétiques entre les différents haplotypes (voir par exemple le cas de *Rhipocephalus phoenix* sur le marqueur *rbcl* (Figure 15). Ainsi, les résultats doivent être interprétés avec prudence en cas de déséquilibre dans le nombre de séquences par espèce ou lorsque les espèces présentent une faible variabilité intraspécifique.

2.c. ... mais aussi des marqueurs et des arbres phylogénétiques

Les résultats de délimitation d'espèces dépendent directement des marqueurs génétiques sélectionnés et de leur variabilité. Il est donc important de vérifier et confronter les résultats obtenus sur plusieurs marqueurs.

Des méthodes de délimitation d'espèces à partir de matrice concaténée multimarqueurs existent, à l'instar de « *Bayesian Phylogenetics and Phylogeography* » (BPP), mais celle-ci n'a pas été appliquée, car elle ne semblait pas adaptée aux familles Udoteaceae et Rhipiliaceae. En effet, les recommandations pour l'application de BPP sont des arbres reconstruits avec une horloge moléculaire neutre (rejetée pour nos jeux de données), l'utilisation du modèle évolutif JC69 (qui ne semble pas adapté à nos jeux de données) et de courts fragments de gènes à analyser (taille de *rbcl* et 18S rDNA > 1200 bp) (Yang, 2015). De plus, les arbres reconstruits par marqueur n'étaient pas toujours congruents, et dans ces cas, il est reconnu que la concaténation des données peut aboutir à une inférence erronée de l'histoire de divergence (Kubatko and Degnan, 2007). C'est pourquoi, dans cette étude, les analyses de délimitation d'espèces ont été menées sur les deux marqueurs de manière indépendante.

De plus, lorsque les deux marqueurs sont traités individuellement, même si les arbres ne sont pas tout à fait congruents, les données contenues dans chaque marqueur fournissent une information non négligeable pour délimiter les espèces (Knowles et Carstens, 2007). Dans cette étude et bien que pour certains groupes les arbres *tufA* et *rbcl* montraient des incongruences (cf. *Rhipiliopsis* par exemple), les résultats rendus sur chaque marqueur étaient congruents à l'échelle spécifique (les incongruences dans les topologies concernaient des nœuds phylogénétiques plus profonds).

Quoi qu'il en soit, l'analyse combinée de plusieurs marqueurs (concaténés ou individuels) et donc de différents arbres, est recommandée pour identifier toute lacune ou anomalie dans les divergences génétiques relatives à chaque marqueur, ou d'éventuels cas d'*incomplete lineage sorting* ou

d'introgressions qui ne seraient pas détectés sur un marqueur considéré seul ou sur un seul arbre reconstruit (Carstens et al., 2013 ; Carstens et Knowles, 2007 ; Leliaert et al., 2014 ; Rannala, 2015).

2.d. La nécessité d'une combinaison de plusieurs méthodes et d'une confrontation avec d'autres données

La prise en compte de plusieurs méthodes dans cette étude a permis de mettre en évidence une congruence significative entre ces dernières, et ce, pour les deux familles. De plus, lorsque les méthodes basées sur les distances génétiques s'avèrent congruentes avec celles basées sur les arbres phylogénétiques, comme cela a été observé plusieurs fois au cours de cette étude, la robustesse des SSHs en est d'autant plus renforcée (Fujita et al., 2012 ; Ross et al., 2010).

Il est tout de même nécessaire d'utiliser plusieurs méthodes, car aucune ne permet, à elle seule, une délimitation correspondant aux espèces définies *a posteriori*. La confrontation de différentes méthodes permet par exemple de contrebalancer les biais d'hypothèse de départ, de concept ou de modèles, et dépasser les limites inhérentes à chacune des méthodes par la recherche de congruence entre les résultats obtenus. Ce n'est que par la combinaison de différentes méthodes et la recherche des schémas majoritaires au sein de ces dernières que l'on peut définir les hypothèses d'espèces les plus vraisemblables.

Par ailleurs, la prise en compte de données de différents types permet d'identifier toute différence dans le signal évolutif. Les données génétiques peuvent corroborer les hypothèses d'espèces basées sur d'autres données (par exemple la morphologie), à condition que soit prise en compte la dimension temporelle qui influence le degré de congruence entre les données génétiques et les autres informations, et donc les limites d'espèces (Knowles et Carstens, 2007). Il est alors particulièrement recommandé en délimitation d'espèces, de confronter les résultats obtenus sur la base moléculaire à des données non génétiques, correspondant ici à des données morphologiques. Les résultats de la confrontation et de la vérification des SSHs avec des données morpho-anatomiques observées dans cette étude sont discutés dans le paragraphe suivant (A.III.3.a).

A.III.3. La morphologie, toujours indispensable en phycologie

Dans cette étude, les observations morpho-anatomiques ont été utilisées à la fois pour assigner à l'espèce les différents SSHs définis au sein des deux familles, mais également pour documenter la diversité morphologique des différentes espèces et genres.

3.a. Efficacité et limites de la morphologie pour valider et assigner les SSHs

Plusieurs SSHs ont été assignés sans ambiguïtés au niveau spécifique grâce aux observations morpho-anatomiques menées, et d'autres n'ont pu être seulement rapprochés à une espèce par leur morphologie et notés « cf. », notamment en cas de doutes au regard des localités types. Enfin d'autres SSHs n'ont pu être associés à des espèces décrites, et pourraient être de nouvelles espèces.

Dans le contexte de ces études, où l'identification des SSHs est confrontée à l'absence et à la fragmentation des données génétiques disponibles pour les espèces, ou encore à des erreurs dans les assignations aux espèces des séquences publiées, le recours à l'étude morphologique est une étape essentielle. Elle permet de corriger les erreurs d'identification et d'assigner correctement les SSHs aux espèces correspondantes par l'examen direct des spécimens séquencés.

Néanmoins, outre le fait qu'il s'agit d'un travail de longue haleine et chronophage, certaines difficultés ont été rencontrées :

1) L'absence de séquence disponible pour les holotypes ne nous a pas permis de conclure sur le statut de spécimens lorsque l'identification à l'espèce laissait un doute, même minime. Nous n'avons pu décider si les variations morpho-anatomiques subtiles représentaient de réelles différences interspécifiques et témoignaient d'espèces différentes, ou s'il s'agissait de variabilité phénotypique intraspécifique ;

2) Pour certains SSHs, le matériel n'était pas toujours en quantité suffisante ou disponible pour réaliser les observations morphologiques. Cela dépend directement des protocoles de collecte. La routine basée sur la constitution de collection de *vouchers* (spécimens de référence conservés en herbier pressé) accompagnés d'une collection de tissus conservés au formol s'est révélée primordiale, mais elle n'est pas toujours appliquée notamment lors de collectes opportunistes ou de collectes réalisées par des non-spécialistes. Ainsi, les séquences provenant d'échantillons qui ne sont plus disponibles pour en observer la morphologie perdent de leur valeur voire ne seront pas intégrées dans les analyses si elles sont source d'ambiguïtés ;

3) Pour certains taxons, notamment pour les espèces filamenteuses de très petites tailles, le matériel disponible est souvent limité pour réaliser des analyses morpho-anatomiques *ah doc*, sans compter que, souvent, plusieurs espèces sont présentes dans un même échantillon. Pour ces cas, un tri préalable à l'appui d'observations microscopiques doit être appliqué pour s'assurer que l'espèce séquencée est bien celle étudiée en morphologie, ce qui n'est pas toujours possible avec le matériel disponible ;

4) Dans le cas d'espèces cryptiques, la recherche de caractères morpho-anatomiques discriminants nous a parfois conduits à devoir reconsidérer des synonymisations antérieures et de proposer la résurrection d'épithètes révélées par la génétique comme des espèces à part entière (par exemple, *Rhipilia orientalis* et *R. diaphana*, *Tydemania expeditionis* et *T. gardineri*). Pour certaines espèces, il ne sera pas possible de statuer en toute confiance en l'absence de consultation ou de référence génétique des spécimens des localités types (par. ex. pour les espèces *Glaukea argentea 1 et 2*) ;

5) Les caractères morpho-anatomiques eux-mêmes ont parfois causé quelques difficultés, soit par leur variabilité, soit par les différentes interprétations possibles et propres à l'observateur. Certaines assignations n'étaient pas intuitives compte tenu de la plasticité morphologique, notamment lorsque certaines formes de thalle n'étaient pas signalées dans les descriptions des espèces (souvent vue chez des spécimens de *Rhipilia penicilloides* ou encore *Udotea flabellum*). Il a en effet été montré qu'un large échantillon de spécimens est nécessaire pour couvrir le polymorphisme au sein d'une espèce (voir Wiens et Servedio, 2000) et renseigner alors de manière précise sa diversité morphologique. Ceci n'a sans doute pas été le cas pour les descriptions ou diagnoses d'espèces de

nombreuses Udoteaceae et Rhipiliaceae. Par ailleurs, certains caractères quantitatifs (par ex. ici, le diamètre des siphons) révèlent davantage un continuum, où les gammes de valeurs se superposent entre différentes espèces, plutôt qu'un ensemble de classes de valeurs clairement distinctes (voir également l'étude de Collado-Vides et al. (2009) sur les espèces d'*Udotea*). Des études de morphométrie, telles que celles réalisées sur le genre *Halimeda* par Verbruggen et al. (2005 a et b), pourraient être appliquées pour définir plus précisément les limites des gammes de valeurs associées à chaque caractère (continu ou quantitatif) pour chacune des espèces et observer le recouvrement entre espèces. Mais ce type d'approche reste chronophage et sans certitude d'obtenir des résultats pertinents. Enfin, d'autres caractères qualitatifs (traits discrets) peuvent être interprétés de différentes manières selon l'observateur (Fujita and Leache, 2011) et la définition d'une forme (par ex. pour les appendices ou les apex) peut vite devenir subjective. Cela entraîne d'autant plus de confusion dans les cas où l'identification d'une espèce dépend uniquement de ce caractère ou lorsque celui-ci varie entre les spécimens d'une même espèce (par ex. pour *Udotea dotyi* et *U. dixonii*);

6) Enfin, pour les espèces référencées « cf. », essentiellement en lien avec la répartition géographique, il faudra se référer au spécimen type (s'il est localisé et consultable). La réalisation d'analyses morpho-anatomiques et la comparaison avec nos observations, ou mieux encore, leur séquençage permettraient de déterminer s'il s'agit de deux espèces cryptiques à distributions distinctes ou bien d'une seule et même espèce à large répartition géographique (à l'instar du travail réalisé sur les types des espèces de *Lobophora* (Vieira et al., 2016)). Néanmoins, plusieurs espèces types ne sont pas localisées, et il est probable qu'un important travail de retypification soit à réaliser.

3.b. Pertinence et pouvoir discriminant des caractères morpho-anatomiques

Le débat sur la pertinence relative des caractères de morphologie externe et de celle des caractères microscopiques et anatomiques est récurrent au sein des Bryopsidales et les derniers sont souvent privilégiés pour les Rhipiliaceae (Millar et Kraft, 2001) et les Udoteaceae (Farghaly, 1980 ; Littler et Littler, 1990a ; Kooistra, 2002). Bien que les caractères de morphologie externe aient souvent porté en erreur les identifications d'espèces d'Udoteaceae ou de Rhipiliaceae, les observations réalisées dans le cadre de notre étude, sur un abondant matériel biologique, nous amènent à considérer ces derniers comme pertinents.

Par ailleurs, d'autres auteurs privilégient les caractères anatomiques pour la discrimination au niveau générique et ceux de morphologie externe pour le niveau spécifique. Dans notre étude, l'anatomie permet de distinguer certains genres (par ex. la présence d'appendices, de tenacules, ou de papilles), mais ces caractères ne sont pas diagnostiques à eux seuls (car souvent partagés par plusieurs genres). De même, la morphologie externe n'est pas toujours pertinente à l'échelle spécifique (cf. la forme de la fronde similaire chez toutes les espèces des genres *Ventalia*, *Rhipidosiphon* *Chlorodesmis* voire même *Rhipiliopsis*) alors qu'elle est discriminante à l'échelle du genre. Ainsi, et de manière générale pour les deux familles, les caractères de morphologie externe et interne sont variablement pertinents à l'échelle des genres ou des espèces, et aucun schéma général de discrimination en fonction du type de caractères ne peut être dressé.

Enfin, chez certains genres tels que *Chlorodesmis* ou *Rhipilia*, c'est la combinaison de différents types de caractères qui permet de distinguer les espèces entre elles et de les identifier, plutôt que le recours à des caractères pris séparément.

Quoi qu'il en soit, cette étude souligne l'utilité et la pertinence des caractères morpho-anatomiques pour distinguer les espèces entre elles, que ce soit pour la famille Udoteaceae ou Rhipiliaceae. Le pouvoir discriminant des caractères morpho-anatomiques a déjà été mis en évidence chez les espèces d'*Udotea* des Caraïbes (Lagourgue et al., 2018) et confirmé par des analyses statistiques et de *clustering* sur les données morphologiques.

3.c. La place de la morphologie en taxonomie et délimitation d'espèces

Par cette étude, nous voulons souligner la place de la morphologie et la valeur systématique des caractères morpho-anatomiques dans une approche de taxonomie intégrative comme déjà affirmé par plusieurs auteurs (Cianciola et al., 2010 ; Vieira et al., 2014, Lagourgue et al., 2018).

Finalement sans l'application de la délimitation d'espèces, certaines espèces n'auraient pu être distinguées par la seule analyse morphologique. Et inversement, sans les observations morpho-anatomiques, la majorité des SSHs définis par la délimitation d'espèces n'auraient pas pu être assignés à une espèce (du fait des lacunes dans les données génétiques d'espèces valides) et certaines hypothèses d'espèces n'auraient pas pu être vérifiées et confirmées.

De plus, en phycologie, l'essentiel des études taxonomiques a été réalisé à partir de la morphologie produisant une quantité inestimable d'informations. La majorité des caractères mis en avant par les différents phycologues aident à l'identification des espèces, néanmoins, leur pertinence et robustesse diagnostique nécessitent d'être vérifiées, notamment dans un contexte de révision taxonomique.

La combinaison des approches morphologiques et moléculaires s'est révélée pertinente, voire indispensable, pour évaluer aussi correctement que possible la diversité spécifique et identifier les spécimens à l'espèce, en limitant les erreurs courantes d'assignations. Pourtant, ces méthodes ne sont pas systématiquement associées en phycologie.

Finalement nous avons suivi les recommandations des auteurs précédents en confrontant des hypothèses d'espèces établies sur la base génétique à d'autres types de données pour éviter la validation de la seule « histoire » génétique, voire celle d'un compartiment (ici chloroplastique), plutôt que l'histoire de l'espèce. Cela correspond à privilégier les analyses multicaractères à celles monocaractère, recommandations qui constituent la base de l'approche en taxonomie intégrative.

PARTIE B.
DIVERSIFICATION, ÉVOLUTION ET
BIOGÉOGRAPHIE
DES UDOTACEAE ET RHIPILIACEAE

PARTIE B. DIVERSIFICATION, ÉVOLUTION ET BIOGÉOGRAPHIE DES UDOTEACEAE ET RHIPILIACEAE

À la lumière des résultats des chapitres précédents, cette partie s'intéresse sur les aspects de diversification et d'évolution des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae s. s.. Les prochains chapitres se présentent sous un format plus succinct que les précédents, avec un rapide rappel du contexte, suivi du matériel et méthodes spécifiques aux analyses exposées, les résultats obtenus, à la suite desquels une discussion est proposée puis une conclusion. Les deux premiers chapitres traitent des aspects de diversification et de biogéographie ciblés à l'échelle des deux familles. Le troisième chapitre, s'intéresse à la diversité morphologique des Udoteaceae et propose une inférence de caractères morfo-anatomiques sur la phylogénie calibrée de la famille. Les jeux de données initiaux utilisés dans ces trois chapitres ont été réalisés directement sur la base des résultats obtenus dans la partie A, notamment issus de la délimitation des espèces et de la révision des genres propres à ces deux familles.

B.I. DIVERSIFICATION ET BIOGÉOGRAPHIE DES UDOTEACEAE

B.I.1. Contexte

La famille Udoteaceae présente une répartition pantropicale, et est observée dans l'océan Atlantique (Caraïbes) et la Méditerranée ainsi que dans les océans Indien et le Pacifique. Alors que certains genres et espèces sont considérés comme cosmopolites, d'autres ne sont présents que dans une seule région comme *Rhipocephalus* aux Caraïbes ou encore *Flabellia petiolata* en Méditerranée. De plus, les Udoteaceae sont particulièrement présentes dans la zone des Caraïbes, avec certains genres très diversifiés (par ex. *Udotea*), contrairement aux Rhipiliaceae. Ces contrastes dans la répartition des taxons interrogent sur la nature des événements et des mécanismes de spéciation à l'origine de telles distributions géographiques. Pourtant, les schémas de diversification dans le temps et dans l'espace des Udoteaceae n'ont encore jamais fait l'objet d'une étude particulière.

Par ailleurs, la révision de la diversité spécifique ainsi que la redéfinition des genres abordée au chapitre A.I modifient les schémas de distribution au sein de la famille. De même, plusieurs espèces à large répartition, telle que *Udotea flabellum*, se sont révélées être un complexe d'espèces dont chaque taxon a finalement une répartition géographique plus restreinte. Ce constat est récurrent et retrouvé dans de nombreuses études, que ce soit chez les algues brunes (*Padina*, Silberfield et al., 2014) ou *Lobophora* (Vieria et al., 2017)) ou rouges (*Portieria* (Leliaert et al., 2018)).

Ainsi, ce chapitre vise à combiner les données géographiques des différentes espèces avec les données génétiques afin (1) de déterminer leur aire de distribution ; (2) de reconstruire une phylogénie calibrée et datée afin d'étudier la diversification de la famille dans le temps et d'observer de potentiels liens avec des événements paléontologiques majeurs ; et (3) estimer l'histoire biogéographique de la famille afin, cette fois, d'identifier le rôle des différentes barrières marines ou encore des différents mécanismes de spéciation afin de mieux comprendre la distribution actuelle des espèces d'Udoteaceae.

B.1.2. Suppléments matériels et méthodes

2.a. Reconstruction phylogénétique multimarqueurs et calibrée dans le temps

Sur la base des résultats de délimitation d'espèce exposés au chapitre A.I, un représentant par espèce a été sélectionné. Une matrice concaténée multimarqueurs (*tufA*, *rbcL* et 18S rDNA) a été construite (3338 bp) et intègre les espèces pour lesquelles *a minima* les séquences de deux des trois marqueurs étaient disponibles. Les séquences *tufA* et *rbcL* de « *Rhipidosiphon* sp HADL08566 » et « *Poropsis* sp HADL08526 » de Hawaii disponibles sur GenBank ont été ajoutées à la sélection, alors qu'elles n'étaient pas intégrées dans l'analyse taxonomique du chapitre A.I en l'absence d'information morphologique. Au total, 45 espèces d'Udoteaceae ont été considérées dans cette étude, auxquelles une sélection de dix espèces représentant les *outgroups* et permettant la calibration, a été ajoutée : *Codium duthieae*, *C. platylobium*, *Caulerpa sertularioides*, *C. taxifolia*, *C. verticillata*, *Avrainvillea lacerata*, *A. nigricans*, *Halimeda discoidea*, *H. incrassata*, *H. opuntia*, *Pseudocodium floridanum* et *P. natalense*. Le programme Partition Finder v1.1.0 (Lanfear, Calcott, Ho, et Guindon, 2012) a été utilisé afin de déterminer les meilleurs schémas de partition au sein de l'alignement et les modèles d'évolution à y associer. Sous le critère BIC, sept partitions sont favorisées, c'est-à-dire par gène, mais également par position de codons pour les deux marqueurs chloroplastiques. Les modèles d'évolution ont été associés comme suit : GTR+I+G, GTR+G, GTR+I+G pour *tufA*, GTR+I+G, GTR+I, K80+I pour *rbcL*, et TrN+I+G pour 18S rDNA.

Les analyses ML ont été réalisées sur RAXML (Stamatakis, 2014) sur le serveur CIPRES 1.5 (Miller et al., 2010) sous le modèle GTR+I+G, avec l'algorithme « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree* » et les supports des nœuds ont été estimés à partir de 1 000 itérations de *bootstrap* (Stamatakis et al., 2008).

La reconstruction phylogénétique calibrée dans le temps a été réalisée par inférence bayésienne avec le logiciel BEAST v2.5.0 (Bouckaert et al., 2014) également sur le serveur CIPRES. Différents points de calibration ont été utilisés afin d'estimer les âges aux nœuds : trois proviennent d'informations de datation des fossiles *Halimeda soltanesis* (Poncet, 1989), *Caulerpa* sp. (Gustavson et Delevoryas, 1992) et *Pseudopenicillus aegaeicus* (Dragastan et al, 1997). Des analyses préliminaires ont également testé l'intégration du fossile *Udotea palmetta* (Fiore, 1936) sans toutefois être concluantes. Ces points de calibration ont été paramétrés pour suivre une loi uniforme, avec l'âge du fossile comme limite minimale et l'âge de l'ère comme limite maximale afin d'intégrer les potentielles incertitudes. Les autres points de calibrations correspondent aux estimations de l'étude de Verbruggen et al. (2009a) et ont été inférés pour l'âge de la racine de l'arbre, l'âge de la couronne du sous-ordre Halimedineae ou encore l'âge de la divergence entre la famille Halimedaceae d'une part et les familles Udoteaceae et Pseudocodiaceae d'autre part. Ces points ont été paramétrés pour suivre une loi normale dont les limites minimales et maximales recouvrent l'ensemble de l'ère paléontologique intégrant la date estimée, ce qui permet un large intervalle d'incertitude. Ces points de calibration ainsi que leurs paramétrages sont détaillés au tableau 30.

Le jeu de données a été analysé sous le modèle « *Calibrated Yule* » (Heled et Drummond, 2012) avec une horloge relâchée, non corrélée et suivant une loi log-normale (Drummond et al., 2006). Deux *runs* indépendants de 75 M générations ont été lancés avec un échantillonnage toutes les 10 000 générations. Les premiers 7,5M générations ont été écartés en tant que *burn-in*. La vérification de la convergence et de la taille d'échantillonnage effective (supérieure à 200 pour les distributions

postérieures de chaque paramètre) pour chaque *run* a été effectuée avec Tracer 1.5 (Rambaut et Drummond, 2007) avant leur assemblage sous Log Combiner et la reconstruction du « *Maximum Clade Credibility Tree* » (MCCT) avec Tree Annotator.

L'analyse de diversification a été réalisée par la reconstruction d'un « *Lineage-through time* » (LTT) basé sur un sous-échantillonnage de 1 000 arbres issus de l'analyse BEAST. Une analyse BAMM (« *Bayesian analysis of macroevolutionary mixtures* ») a également été menée avec cinq millions de générations MCMC, basée directement sur le MCCT et sur une estimation des paramètres *a priori* par la fonction « *setBAMMpriors* » du package « *BAMMtools* » sur R (R Development Core Team, 2018).

Tableau 30 : Ensemble des points de calibration utilisés pour la reconstruction de la phylogénie calibrée dans le temps des Udoteaceae. Les références sources et les détails d'informations sont indiqués, accompagnés du placement et des paramètres attribués à chacun de ces points au cours de l'analyse.

Points de calibration	Type ; source	Date (Ma) ; Période	Placement	Type de distribution	Paramétrage
Racine Bryopsidales (excepté <i>Ostreobium</i>)	Estimation ; Verbruggen et al. (2009)	456 ; Ordovicien	Racine de l'arbre	Normale	Moyenne : 456 Sigma : 0,09
Sous-ordre Halimadinaeae	Estimation ; Verbruggen et al. (2009)	391 ; Dévonien	Couronne du sous-ordre Halimadinaeae	Normale	Moyenne : 3,91 Sigma : 0,09
Divergence famille Halimedaceae et Udoteaceae + Pseudocodiaceae	Estimation ; Verbruggen et al. (2009)	273; Permien	Couronne Halimedaceae +Udoteaceae+ Pseudocodiaceae	Normale	Moyenne : 273 Sigma : 0,09
<i>Caulerpa</i> sp.	Fossile ; Gustavson et Delevoryas (1992)	280 ; Permien	Couronne <i>Caulerpa</i>	Uniforme	Min : 280 Max : 298
<i>Halimeda soltanensis</i>	Fossile ; Poncet (1989)	250 ; Triassic supérieur	Couronne <i>Halimeda</i>	Uniforme	Min : 250 Max : 272
<i>Pseudopenicillus aegaeicus</i>	Fossile ; Dragastan et al. (1997)	Trias inférieur	Couronne des Udoteaceae	Uniforme	Min : 201 Max : 237

2.b. Données géographiques et inférence biogéographique

Les données de distributions ont été extraites des métadonnées associées aux spécimens traités génétiquement (notre collection et séquences Genbank). Lorsque l'identification a pu être faite jusqu'à l'espèce, les localités types de ces dernières ont été intégrées. De nombreuses données de répartition disponibles sur Algaebase n'ont pas été intégrées compte tenu des potentielles erreurs dans l'identification des espèces, comme souligné au chapitre A.I. Cela, afin d'éviter une surestimation des aires de répartition.

Trois échelles géographiques ont été considérées pour la famille Udoteaceae : les régions *sensu* Vieira et al. (2017), les domaines et les provinces *sensu* Spalding et al. (2007). Néanmoins, les limites informatives ne nous ont pas permis de réaliser l'inférence biogéographique à l'échelle de la province (compte tenu du nombre trop important de provinces occupées par certaines espèces). Une analyse alternative, subdivisant l'Indo-Pacifique central en différents sous-domaines (Triangle de Corail, Micronésie, Sud du Japon, Mélanésie) a tout de même été réalisée afin d'affiner les informations concernant cette zone géographique. Cette analyse est donnée à titre de supplément d'information, car elle présente un biais dans le découpage des aires, demeurant celui des domaines pour les autres zones géographiques. La correspondance entre les différentes zones géographiques est présentée au tableau 31 et le découpage à l'échelle des domaines est présenté en figure 42. Le détail des zones occupées par chaque espèce est disponible en annexe 15.

L'inférence biogéographique a été réalisée avec le package « BioGeoBEARS » (Matze, 2013) sous R en considérant les trois modèles disponibles (DEC, DIVALIKE et BAYEAREALIKE) et avec ou sans le paramètre +J. Les analyses ont été réalisées directement sur le MCCT de la famille issu de l'analyse BEAST. Le modèle adéquat en fonction de chaque échelle géographique a été estimé statistiquement sous le critère AIC. Les tailles maximales de répartition ont été fixées à quatre zones pour les échelles de la région et du domaine et à cinq pour l'analyse complémentaire en sous-domaines. Les reconstructions en « *Bayesian Stochastic mapping* » (BSM) ont été réalisées sur le modèle d'inférence biogéographique favorisé par le critère AIC et les analyses ont été répétées 50 fois afin d'obtenir la fréquence des différents événements expliquant l'histoire de la famille.

Tableau 31 : Différentes aires géographiques considérées pour l'étude biogéographique des Udoteaceae en fonction des trois échelles d'analyse, région, domaine et provinces, ainsi que leur correspondance.

Régions	DOMAINES	PROVINCES
Océan Atlantique	À : Atlantique tropical Nord	Caraïbes
	D : Atlantique tempéré Nord	Méditerranée
Océan Indien	B : Indo Pacifique Ouest ⁵	Ouest de l'océan Indien
		Mer Rouge
		Ouest et sud du plateau Indien
		Iles de l'océan Indien central (Maldives)
Archipel Indo-Australien (IAA) <i>sensu</i> Vieira et al. (2017)	E : Indo-Pacifique central	Sud de Kuroshio
		Pacifique tropical Nord-Ouest (Micronésie)
		Triangle de Corail Ouest
		Triangle de Corail Est
		Nord-est de l'Australie
		Pacifique tropical Sud-Ouest
Pacifique Central	C : Est de l'Indo-Pacifique	Plateau de Sunda
		Polynésie Centrale
		Hawaii
Pacifique Est	F : Pacifique Est	Sud-est de la Polynésie
		Pacifique Est tropical

⁵ Au sein du domaine Indo-Pacifique Ouest, la majorité des observations pour les espèces intégrées dans cette étude proviennent de l'ouest de l'océan Indien, et ce dernier terme sera préférentiellement utilisé pour la suite, afin de mieux situer les propos.

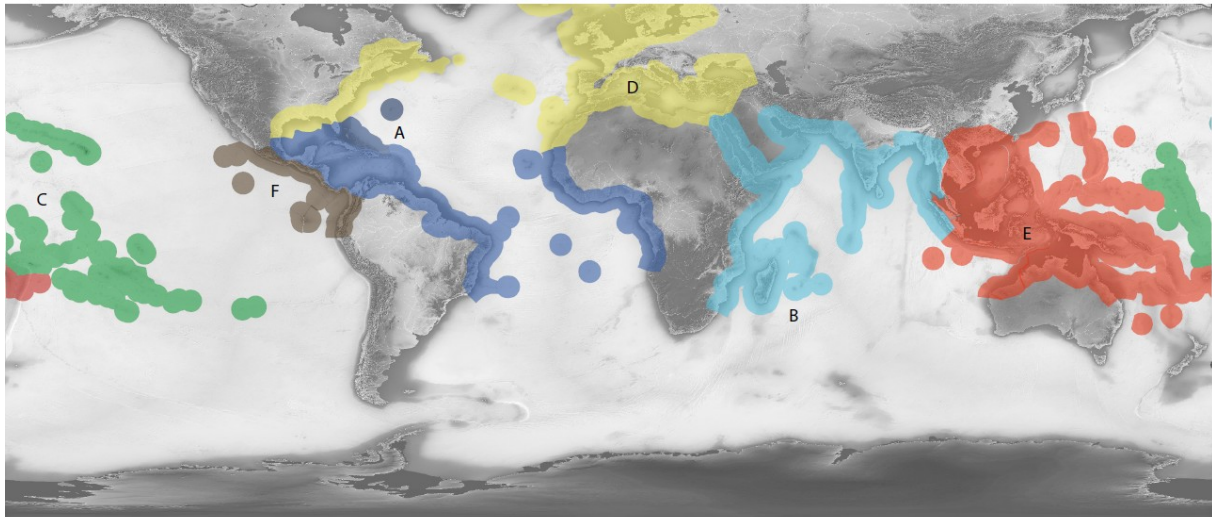


Figure 42: Représentation du découpage des aires géographiques à l'échelle des domaines. Les six domaines (A-F) se réfèrent à ceux indiqués en tableau 31.

B.1.3. Résultats

3.a. Phylogénie calibrée dans le temps des Udoteaceae

La reconstruction phylogénétique calibrée dans le temps de la famille Udoteaceae à partir de la matrice concaténée multimarqueurs (*tufA*, *rbcL* et 18S rDNA) est présentée en figure 43. La topologie est similaire à celle donnée au chapitre A.1, à l'exception de la position du genre *Rhipidosiphon* s.s. Les supports aux nœuds sont plus soutenus sous la méthode en inférence bayésienne qu'avec la reconstruction en maximum de vraisemblance. Les genres (re)définis au chapitre A.1 (*Chlorodesmis*, *Rhipidosiphon*, *Udotea*, *Glaukea*, et *Ventalia*) apparaissent tous monophylétiques et présentent de forts supports aux nœuds (bs > 90 ; PP > 98).

L'inférence phylogénétique indique une divergence entre la famille Halimedaceae d'une part et Pseudocodiaceae et Udoteaceae d'autre part datant de 291 Ma (Permien, Paléozoïque). Quant à la divergence entre les familles Pseudocodiaceae et Udoteaceae, elle est estimée ici à 251 Ma (Trias inférieur, Mésozoïque). Enfin, l'origine de la famille Udoteaceae est datée à 204 Ma, soit au Trias supérieur avec une incertitude allant jusqu'au Jurassique inférieur (Mésozoïque). Une première divergence menant au genre *Tydemanina* et une seconde à *Flabellia* (172 Ma) peuvent être observées, mais la diversification plus marquée des espèces ancestrales n'est vue qu'à partir du Crétacé inférieur (112 Ma) et la plus récente spéciation date de 3,7 Ma. La majorité des espèces actuelles n'apparaissent néanmoins qu'à partir du Paléogène, Cénozoïque (63 Ma).

La reconstruction de la diversification au cours du temps (LTT) montre des variations dans la diversification avec une alternance entre des phases d'intensification et de diminution du taux de diversification (Figure 43). Une première phase se distingue entre 200 et 160 Ma suivie d'une diminution du rythme de diversification entre 160 et 110 Ma. À partir du Crétacé inférieur (110 Ma), la diversification s'intensifie à nouveau jusqu'à 100 Ma puis une seconde phase de ralentissement de la diversification est observée durant le Crétacé supérieur jusqu'à 75 Ma. La diversification s'intensifie à nouveau de manière exponentielle entre 75 et 20 Ma, avec un léger ralentissement à la

fin de l'Éocène (~42-34 Ma), puis à nouveau une accélération de la diversification durant l'Oligocène jusqu'au Miocène (20 Ma). Le taux de diversification semble alors diminuer durant le Miocène pour atteindre un plateau final (à partir du Pliocène) qui s'étend sur les cinq derniers millions d'années.

Tandis que la crise K/T (66 Ma) ne semble pas avoir impacté (du moins négativement) la diversification des Udoteaceae, d'autres événements peuvent être corrélés aux inflexions de la courbe. Le refroidissement de l'E/O (34 Ma), précède une nouvelle phase d'intensification de la diversification des Udoteaceae, tandis que la dernière période de la Mer de Téthys (à partir de 18Ma) correspond à une phase de diminution du taux de diversification, bien que celle-ci ait été amorcée dès 20 Ma. Quant à la fermeture de l'Isthme de Panama (3 Ma) et l'*upwelling* du Benguela (1-2 Ma), ils semblent trop récents pour avoir influencé le rythme de diversification des Udoteaceae. Les analyses BAMM indiquent un changement dans la diversification au cours du temps de la famille ($P(1) = 0,81$ pour un changement contre $P(0) = 0,0044$ pour aucun changement), mais n'excluent pas qu'il y en ait eu possiblement deux ($P(2) = 0,16$) (Annexe 16).

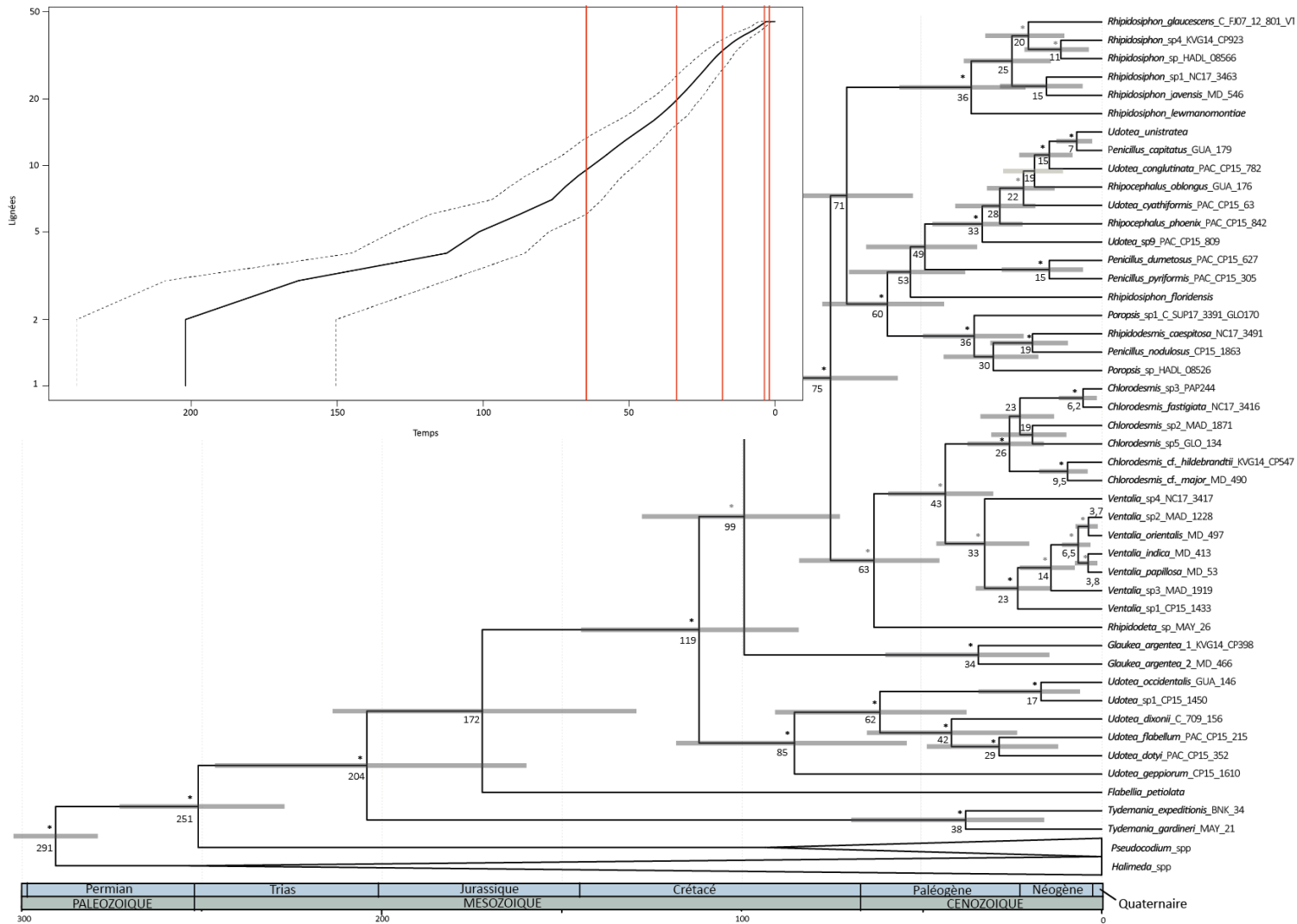


Figure 43 : Phylogénie des Udoteaceae calibrée dans le temps issue de l'analyse BEAST. Les temps de divergence estimés sont indiqués aux nœuds et les barres grises reportent les 95 % HDP (plus fortes densités de probabilités). Les astérisques noirs représentent les nœuds soutenus pour les deux méthodes (bs > 85 ; PP > 0.95) tandis que les grises représentent les nœuds soutenus uniquement en inférence bayésienne (PP > 0.95 ; bs < 0.85). L'analyse LTT sur des Udoteaceae basée sur 1 000 arbres issus de l'analyse BEAST avec un intervalle de confiance à 95 % est également représentée. Les événements ou barrières paléontologiques majeurs sont représentés par les lignes rouges : crise K/T (66Ma), refroidissement E/O (34 Ma), fin de la Mer de Téthys (18 Ma), fermeture Isthme de Panama (3 Ma) et *upwelling* du Benguela (1, 2 Ma)).

3.b. Diversité spécifique géographique

L'analyse de la diversité à l'échelle des domaines géographiques indique que la plus grande richesse spécifique est retrouvée dans l'Indo-Pacifique central (18 espèces) — et plus précisément dans l'arc Mélanésien (16 espèces) —, puis dans l'ouest de l'océan Indien (16 espèces) et les Caraïbes (14 espèces). À l'échelle des provinces, ce sont les Caraïbes et l'ouest de l'océan Indien qui englobent la plus grande diversité avec 14 espèces chacune et sont suivies par le Pacifique tropical Sud-Ouest (11 espèces) et le Triangle de Corail Est (10 espèces) (Tableau 32).

Les Caraïbes, classées comme une des plus riches provinces, montrent également une diversité caractérisée par des espèces toutes exclusives (14/14). Les autres provinces possédant des espèces exclusives sont la Méditerranée (1/1), l'ouest de l'océan Indien (7/14), le Triangle de Corail Est (4/10), et Pacifique tropical Sud-Ouest (3/11).

Par ailleurs, la grande majorité des espèces présente une distribution restreinte à une aire géographique : à l'échelle de la région et du domaine, sur les 45 espèces considérées, 36 espèces sont exclusives d'une seule région ou d'un seul domaine, neuf ne sont présentes que dans deux régions ou domaines et une dans quatre régions ou domaines (Tableau 32, figure 44). De plus, parmi les dix espèces retrouvées uniquement dans l'Indo-Pacifique central, la subdivision de ce dernier en quatre sous-domaines (sud du Japon, Triangle de Corail, Micronésie et Mélanésie) indique que sept d'entre elles n'apparaissent qu'au sein de l'arc mélanésien (Tableau 32).

Les espèces non exclusives sont, elles, communes à des régions et/ou domaines adjacents (par exemple l'Indo-Pacifique central et Est) ou dans les cas extrêmes, leur répartition suit un continuum longitudinal (ouest de l'océan Indien, Indo-Pacifique central, est de l'Indo-Pacifique et Pacifique Est). Le plus grand nombre d'espèces partagées est retrouvé entre l'Indo-Pacifique central et l'ouest de l'océan Indien (7 espèces en commun), puis entre l'Indo-Pacifique central et Est (4 espèces en commun). Aucune espèce n'est commune entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique, mais certaines sont présentes dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique (Figure 44).

Tableau 32 : Diversité spécifique des Udoteaceae (nombre d'espèces total et nombre d'espèces exclusives) au sein des six domaines, et détaillée à l'échelle des quatre sous-domaines pour l'Indo-Pacifique central, ainsi qu'à l'échelle des provinces.

DOMAINES	NOMBRE D'ESPECES TOTAL ; ESPECES EXCLUSIVES
À : CARAÏBES	14 ; 14
D : MEDITERRANEE	1 ; 1
B : OUEST OCEAN INDIEN	16 ; 9
C: INDO-PACIFIQUE CENTRAL	18 ; 10
C.1 :SUD DE KUROSHIO	3 ; 0
C.2 : TROPICAL NORD-OUEST (MICRONESIE)	3 ; 0
C.3 : TRIANGLE DE CORAIL	5 ; 0
C.4 : MELANESIE	16 ; 7
D : INDO-PACIFIQUE EST	6 ; 2
E : PACIFIQUE EST	1 ; 0
PROVINCES	NOMBRE D'ESPECES TOTAL ; ESPECES EXCLUSIVES
CARAÏBES	14 ; 14
MEDITERRANEE	1 ; 1
OUEST DE L'OCEAN INDIEN	14 ; 7
MER ROUGE	1 ; 0
OUEST ET SUD DU PLATEAU INDIEN	2 ; 0
ILES OCEAN INDIEN CENTRAL (MALDIVES)	4 ; 0
SUD DE KUROSHIO	3 ; 0
PACIFIQUE TROPICAL NORD-OUEST (MICRONESIE)	3 ; 0
TRIANGLE DE CORAIL OUEST	4 ; 0
TRIANGLE DE CORAIL EST	10 ; 4
NORD-EST DE L'AUSTRALIE	2 ; 0
PACIFIQUE TROPICAL SUD-OUEST	11 ; 3
PLATEAU DE SUNDA	1 ; 0
POLYNÉSIE CENTRALE	1 ; 0
HAWAII	3 ; 0
SUD-EST DE LA POLYNESIE	1 ; 0
EST PACIFIQUE TROPICAL	1 ; 0

3.c. Histoire biogéographique

Les résultats présentés ci-dessous ne considèrent que les échelles des régions et des domaines. Quelle que soit l'échelle géographique, régions ou domaines, sous un critère AIC, le modèle DIVALIKE + J est celui qui explique le mieux l'histoire biogéographique des Udoteaceae, mettant en évidence l'importance à la fois des phénomènes de vicariance et des effets fondateurs (Tableau 33). La prise en compte du paramètre +J est significative selon le test de vraisemblance à l'échelle de la région et du domaine (annexe 17).

Tableau 33 : Comparaison des valeurs de vraisemblance (LnL) et d'AICc des différents modèles pour l'étude des Udoteaceae aux échelles de la région et du domaine. Le modèle obtenant le meilleur score est indiqué en vert.

Modèles	Région		Domaine	
	LnL	AICc	LnL	AICc
DEC	-96,88	198	-102,3	208,9
DEC+J	-96,81	197,9	-102,2	208,7
DIVALIKE	-97,38	199	-103,3	210,9
DIVALIKE+J	-93,38	193,3	-99,22	205
BAYAREALIKE	-107,3	219	-110,6	225,5
BAYAREALIKE+J	-94,07	194,7	-99,71	206

L'inférence biogéographique à l'échelle du domaine (Figure 19) indique comme aire ancestrale des Udoteaceae une vaste zone regroupant l'Indo-Pacifique Ouest et central et la mer Méditerranée dans leur configuration actuelle, ce qui correspond, dans le contexte géologique de l'époque, à la Mer de Téthys (les résultats sont similaires à l'échelle de la région, cf. annexe 18 ; cf. annexe 20 pour les représentations de la Terre à différentes ères paléontologiques). La diversification est ensuite observée plus distinctivement dans l'Indo-Pacifique central qui fait partie de l'aire d'origine, et qui représente le domaine principal dans l'histoire des Udoteaceae, avec de nombreuses espèces ancestrales exclusives à cette zone. À partir de l'Indo-Pacifique central, d'autres aires géographiques ont été colonisées. L'ouest de l'océan Indien, également compris dans la zone d'origine, représente une aire occupée par des espèces ayant divergé très tôt dans l'histoire des Udoteaceae (*Tydemania* spp). L'ouest de l'océan Indien a, par la suite, connu au minimum sept événements de colonisation, constamment depuis l'Indo-Pacifique central. La Méditerranée, faisant partie de la zone d'origine, ne présente toutefois qu'une seule espèce et n'a pas été recolonisée par la suite. Les Caraïbes ont été colonisées plus tardivement à deux reprises et de manière indépendante, durant le Crétacé (~ 80 Ma) et le Paléogène (~50 Ma). L'est de l'Indo-Pacifique a été colonisé cinq fois indépendamment entre le Crétacé et le Paléogène (80-40 Ma). Enfin, la colonisation du Pacifique Est s'est produite plus récemment entre le Miocène et aujourd'hui (18-0 Ma) mais ne peut être datée avec plus de précision.

Si l'on s'intéresse à l'histoire biogéographique des différents genres d'Udoteaceae, l'analyse indique l'ouest de l'océan Indien comme origine du genre *Tydemania* (38 Ma), et l'Indo-Pacifique central pour les genres *Udotea* s. s. (85 Ma), *Ventalia* (33 Ma), le « complexe PPR » (36 Ma) *Rhipidosiphon* s. s. (36 Ma) et *Chlorodesmis* s. s. (26 Ma). Quant au genre *Glaukea* (34 Ma), son origine géographique englobe l'ouest de l'océan Indien et l'Indo-Pacifique central et enfin, le « complexe Caraïbes » est né dans l'Atlantique (53 Ma) à partir d'un ancêtre de l'Indo-Pacifique central.

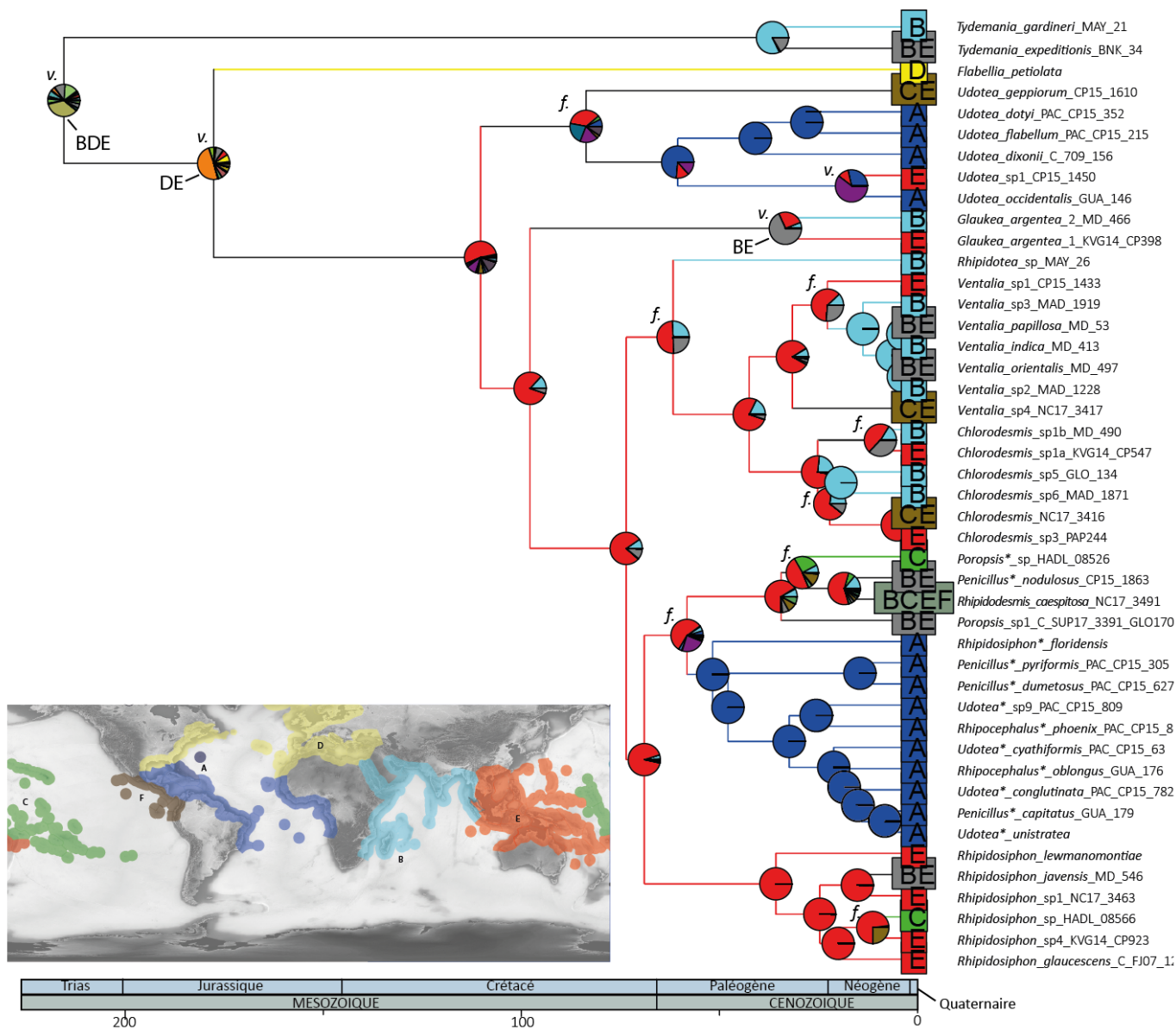


Figure 44 : Reconstruction de l'histoire biogéographique des Udoteaceae à l'échelle des six domaines, sous le modèle DIVALIKE+J. L'estimation des aires ancestrales est représentée aux nœuds, de même que la position des effets fondateurs (f.) et de vicariance (v.). Les branches colorées représentent les aires ancestrales occupées dont la probabilité est supérieure à 50. Les domaines occupés par les espèces actuelles sont indiqués aux branches terminales et se réfèrent à la carte.

3.d. Mécanismes de diversification

L'inférence BSM indique, pour les deux échelles géographiques, un même schéma d'événements expliquant la diversification des Udoteaceae. L'événement prédominant est la spéciation en sympatrie (48 % et 49 % respectivement pour les échelles de la région et du domaine), suivi par des événements de dispersion (28 % pour les deux échelles), puis de manière plus relative les effets fondateurs (14 % et 12 %) et de vicariance (10 % et 11 %) (Tableau 34). La spéciation en « subset » ne semble pas avoir joué un rôle majeur (elle apparaît néanmoins dans l'analyse complémentaire en sous-domaines (cf. annexe 19)).

Tableau 34 : Résumé de l'analyse BSM et des différents événements aux échelles de la région et du domaine (sous DIVALIKE+J). L'événement majeur à chaque échelle est indiqué en gras. a= changement d'aire ; d= dispersion ; e= extinction ;

	Effet fondateur	a	d	e	subset	vicariance	sympatrie
Région	8,24	0	17	0	0	6,38	29,38
Domaine	7,5	0	16,9	0	0	6,52	29,98

Les événements de spéciation ont eu lieu majoritairement dans l'Indo-Pacifique central, l'ouest de l'océan Indien et les Caraïbes. Dans l'Indo-Pacifique central, ils sont suivis d'événements de dispersion ou d'effets fondateurs vers l'ouest ou l'est. Ainsi, l'Indo-Pacifique Est n'a été colonisé que par des dispersions depuis l'Indo-Pacifique central, tandis que l'ouest de l'océan Indien a été colonisé depuis l'Indo-Pacifique central à la fois par des événements de dispersion, mais également par effets fondateurs, suivis d'événements de vicariance. Quelques recolonisations de l'Indo-Pacifique central ont eu lieu depuis notamment l'Indo-Pacifique Est, ou encore l'ouest de l'océan Indien. Un événement de recolonisation de l'Indo-Pacifique central depuis l'Atlantique est également noté, suivi d'un événement de vicariance.

Les effets fondateurs ont été observés pour la colonisation des Caraïbes où ils sont suivis de nombreux événements successifs de spéciation en sympatrie. Les effets fondateurs expliquent aussi par trois fois la colonisation de l'ouest de l'océan Indien et sont deux fois à l'origine de la colonisation de l'est de l'Indo-Pacifique.

Enfin, les événements de vicariance, moins nombreux, sont à l'origine de la première spéciation exclusive et basale de l'espèce ancestrale de *Tydemanina* spp. dans l'ouest de l'Océan Indien (séparation de l'ouest de l'océan Indien de l'Indo-Pacifique central + Méditerranée), de la présence de *Flabellia* en Méditerranée (séparation Méditerranée/Indo-Pacifique central) et sont également à l'origine des espèces sœurs *Udotea occidentalis* et *U. sp1* (Atlantique/Indo-Pacifique central) ainsi que les deux espèces de *Glaukea* (ouest océan Indien/ Indo-Pacifique central).

Les événements entre les différentes aires géographiques sont résumés sous forme schématique en figure 45.

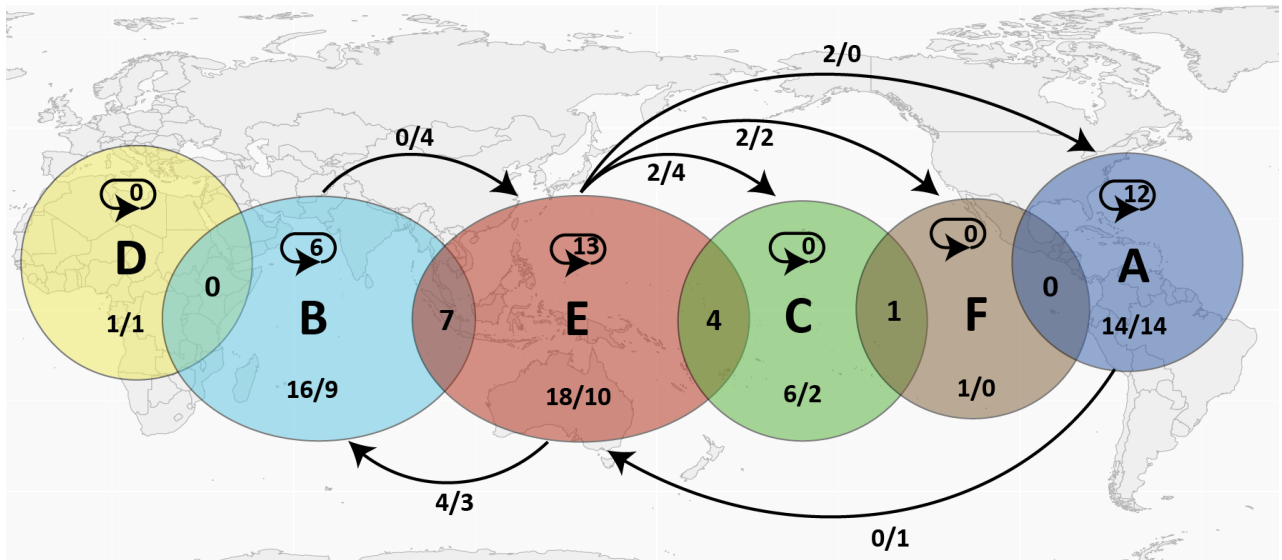


Figure 135 : Résumé des événements biogéographiques de la famille Udoteaceae basé sur les résultats de l'analyse à l'échelle du domaine. Les six domaines (A-F) sont représentés par les cercles colorés où sont indiqués en bas : la diversité spécifique/le nombre d'espèces exclusives ; et en haut dans le cercle fléché, le nombre de spéciations en sympatrie au sein du domaine. Le nombre d'espèces communes est renseigné à l'intersection des domaines. Les nombres associés aux flèches indiquent : le nombre d'effets fondateur/le nombre de dispersion.

B.I.4. Discussion

4.a. Udoteaceae, origine et diversification temporelle

L'origine des Udoteaceae est datée à la fin du Trias-début du Jurassique (~ 204 Ma). Cette estimation corrobore celle proposée par Verbruggen et al. (2009a) mais la famille apparaît ici monophylétique et les âges à la racine et couronne des Udoteaceae sont plus clairement identifiés (291 et 251 Ma respectivement). L'ère du Trias est reconnue comme une période où la vie se diversifie à nouveau et les organismes des eaux chaudes se répandent à travers la Mer de Téthys. Cette ère se termine avec la crise Trias/Jurassique au cours de laquelle les océans ont connu une extinction importante de leur biodiversité. Il est donc intéressant de noter que l'origine des Udoteaceae soit estimée à cette période de crise paléontologique correspondant à la quatrième extinction, et cela laisse supposer que l'espèce ancestrale est probablement apparue par opportunisme ou par adaptation évolutive. La diversification, qui s'ensuit depuis cet ancêtre, indique également que les différentes crises paléontologiques et climatiques n'ont pas influencé négativement l'histoire de la famille. En effet, même si la diversification apparaît faible et lente durant les 90 premiers millions d'années (jusqu'au Crétacé inférieur), une intensification est ensuite observée, et ce de manière exponentielle (Figure 43). Le Crétacé supérieur (100-66 Ma) est notamment une période à laquelle les océans s'étendent, et se termine par la crise K/T (66 Ma), caractérisée par un changement climatique global et la disparition de nombreuses formes de vies. Néanmoins, les Udoteaceae affichent une seconde intensification de la diversification dès 75 Ma et la crise ne semble donc pas avoir impacté cette dernière (Figure 43). Une dernière inflation dans la courbe de diversification apparaît suite au refroidissement de l'E/O (34 Ma) avant d'observer une diminution de la diversification vers 20 Ma, pouvant être corrélée à la phase terminale de la Mer de Téthys. Il apparaît fort probable que depuis leur origine, les Udoteaceae n'ont cessé de se diversifier de manière adaptative ou par diversification écologique en colonisant les nouveaux habitats libérés durant ces crises paléoenvironnementales.

Une explication alternative à l'intensification de la diversification des Udoteaceae, principalement localisée dans l'Indo-Pacifique central, serait la plus grande complexité géographique consécutive aux mouvements tectoniques dans cette zone durant le Crétacé supérieur ou encore l'Oligo/Miocène, proposée par plusieurs auteurs pour des études touchant divers groupes biologiques (Wilson et Rosen, 1998 (coraux) ; Williams et Duda, 2008 (gastéropodes) ; Leprieur et al., 2016 (coraux et poissons) ; Leliaert et al., 2018 (algues rouges)). Quoi qu'il en soit, la présence d'au moins un changement important au cours de l'histoire de diversification des Udoteaceae est soutenue par l'analyse BAMM, ce qui est également observé chez les animaux marins tropicaux, et daté au Crétacé supérieur (Leprieur et al., 2016) ou à l'Oligo/Miocène (Williams et Duda, 2008 ; Wilson et Rosen, 1998).

Les autres grands évènements paléontologiques ne semblent pas avoir impacté la diversification de la famille, et la plupart sont récents en comparaison au schéma temporel de la famille, les derniers évènements de spéciation datant de 3, 8 et 3, 7 millions d'années. L'origine des espèces d'Udoteaceae actuelles peut être considérée, pour la majorité d'entre elles, comme relativement récente et datant de la période Paléogène/Éocène, mais certaines espèces sont apparues durant le Crétacé (*Udotea geppiorum*, 85 Ma) voire même au Jurassique pour l'espèce relique *Flabellia petiolata* (172 Ma). Par ailleurs, aucune « nouvelle » spéciation n'est constatée depuis ou durant le Quaternaire et cela pourrait indiquer une perte ou stagnation de la richesse spécifique, retrouvée sous forme de plateau sur la courbe LTT (Figure 43). Cette période est marquée par un abaissement du niveau des océans et l'enclavement des mers, provoquant à la fois un isolement géographique prolongé, mais également la libération de niches écologiques, expliquant des accélérations de diversification chez d'autres organismes à cette période (poissons (Carpenter et Springer, 2005 ; Tornabene et al., 2015), gastéropodes (Crandall et al., 2008), ou serpents de mer (Ukuwela et al., 2016)), mais les Udoteaceae ne semblent pas avoir bénéficié de ces opportunités.

Enfin, pour la calibration de la famille, l'intégration du fossile *Pseudopenicillus aegaeicus* de l'île d'Hydra (Grèce, Méditerranée) daté du Trias supérieur fait sens, que ce soit en termes de datation comme de géographie (la Méditerranée étant comprise dans la Mer de Téthys à l'époque) et coïncident avec les calibrations utilisées. Ce fossile permet notamment une meilleure calibration de la famille qui n'avait jusque-là aucun point de référence propre. Il pourra désormais être utilisé comme un bon indicateur paléontologique de la famille Udoteaceae. En revanche, les tests réalisés avec le fossile *Udotea palmetta* (Flora, 1936), qui n'avait jamais été intégré dans les calibrations non plus, n'ont pas donné de résultats probants, en raison sans doute de biais dans la datation paléontologique et/ou d'un mauvais placement phylogénétique.

4.b. Schémas particuliers dans la diversité géographique des Udoteaceae

L'origine géographique la plus probable des Udoteaceae est la Mer de Téthys. L'Indo-Pacifique central représente la zone géographique clé pour les Udoteaceae, à partir de laquelle sont colonisées les autres régions et domaines, notamment les Caraïbes et l'ouest de l'océan Indien, où s'ensuivent de multiples évènements de spéciations (Figure 44). Ainsi, ces trois domaines représentent les zones à plus forte richesse spécifique en Udoteaceae, schéma qui n'est pas retrouvé chez les familles voisines (Halimedaceae, Codiaceae, Pseudocodiaceae, etc.) ni même chez les algues de manière générale. Alors que les Caraïbes présentent uniquement des espèces exclusives, l'Indopacifique

central comprend à la fois des espèces exclusives et partagées, de même que l'ouest de l'océan Indien, mais dans une moindre mesure. De plus, aucune recolonisation n'est perçue depuis les Caraïbes et elles restent limitées en provenance de l'ouest de l'océan Indien. Ce schéma peut être expliqué par des barrières géographiques : isthme de Panama, barrière de l'est du Pacifique (« *Eastern Pacific Barrier* ») ou tout simplement la fermeture de la mer de Téthys, pour les Caraïbes ; et par le détachement de l'Australie et la formation des archipels indo-australasiens (IAA) entre le Paléogène et le Néogène (50-14 Ma) ou encore l'*upwelling* du Benguela pour l'ouest de l'océan Indien.

D'autres aires géographiques ont été colonisées, mais présentent une diversité plus faible d'espèces d'Udoteaceae. Les zones tempérées chaudes comme le sud du Japon, la Micronésie (Guam) ont été colonisées depuis les régions tropicales plusieurs fois de manière indépendante entre le Paléogène et le Néogène (Annexe 19). Ces périodes correspondent à un abaissement global des températures (Zachos et al., 2001), qui a pu entraîner une atténuation des contrastes de température entre zones tropicales et zones tempérées. Ce franchissement des barrières de températures tropicales (actuelles) est également constaté aux mêmes périodes dans l'histoire d'autres espèces d'algues vertes siphonnées (*Halimeda*, Verbruggen et al., 2009), brunes (*Lobophora*, Vieira et al., 2017) ou rouges (*Portieria*) (Leliaert et al., 2018). Néanmoins, chez les Udoteaceae, aucune spéciation n'a lieu ensuite, ce qui pourrait indiquer des conditions de température non favorables à la diversification. Quant à l'occupation de la Méditerranée, milieu également tempéré, elle remonte à l'origine téthysienne des Udoteaceae, et ultérieurement, une spéciation par vicariance de *Flabellia petiolata* (172 Ma) est constatée. Aucune diversification postérieure n'est constatée dans l'aire méditerranéenne et l'impact des différents événements paléontologiques, comme la crise de salinité messénienne (5,9-5,3 Ma) ou la submersion du Pliocène, est difficile à évaluer.

L'est de l'Indo-Pacifique a été colonisé plusieurs fois plus récemment (entre 25 et 5 Ma) et de manière indépendante, suite à des événements fondateurs ou dispersions depuis l'Indo-Pacifique central (Figure 44 et 45). Néanmoins, il est possible que la colonisation de ces îles soit en réalité le résultat de dispersions successives à courtes distances, mais dont les îles intermédiaires auraient disparues au cours de l'évolution comme proposé par Leliaert et al. (2018) dans leur étude du genre *Portieria*. En effet, l'histoire géologique des îles du nord du Pacifique demeure récente et leur schéma paléogéographique reste encore mal connu. Quoi qu'il en soit, aucune diversification subséquente des Udoteaceae ni même de recolonisation vers l'Indo-Pacifique central n'est observée dans ces régions et ces dernières affichent une faible diversité d'espèces pour cette famille. Ces observations contrastent avec les études menées sur les poissons de récifs et qui montrent l'archipel des Hawaï comme un centre de diversification et de dispersion d'espèces (Bowen et al., 2013 ; Eble et al., 2011), mais sont concordantes avec le schéma retrouvé pour le genre *Portieria* par Leliaert et al. (2018).

L'est du Pacifique apparaît également pauvre en espèce d'Udoteaceae et les espèces observées (à Clipperton) ne sont pas liées à celles de l'Atlantique ; leur spéciation n'est donc pas corrélée à la fermeture de l'Isthme de Panama (Figure 44).

Par ailleurs, la majeure partie des espèces présente une répartition géographique réduite et la plupart d'entre elles ne sont présentes qu'au sein d'une région, un domaine ou une province. Certaines espèces sont observées dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique, mais aucune n'est partagée entre l'Atlantique et l'Indo-Pacifique, contrairement à ce qui était suggéré par différents auteurs (voir

Guiry et Guiry, 2019). Bien que nos résultats puissent être expliqués en partie par un échantillonnage insuffisamment étendu, nous pensons qu'il s'agit plutôt d'erreur dans l'assignation des espèces dans les travaux antérieurs au vu des difficultés de délimitation et d'identification d'espèces discutées au chapitre A.I.

Quoi qu'il en soit, la plus forte richesse spécifique des Udoteaceae est retrouvée dans les eaux tropicales, comme observé pour les Bryopsidales (Kerswell, 2006) et notamment *Halimeda* (Verbruggen et al., 2005c et 2009c) et *Codium* (Verbruggen et al., 2007) ou encore chez les algues brunes Dictyotales (Silberfeld et al., 2013 ; Vieira et al., 2017), et ce, contrairement à la majorité des macroalgues. Néanmoins, les Udoteaceae présentent plusieurs centres de diversité et ne suivent donc pas le modèle d'une décroissance de la diversité par éloignement longitudinal et latitudinal depuis l'Indo-Pacifique central comme observé chez les groupes précédemment cités.

4.c. Barrières paléontologiques, des rôles contrastés

Les différentes barrières géographiques ont joué des rôles contrastés au cours de l'histoire des Udoteaceae. Les barrières représentées par la fermeture de l'Isthme de Panama (3 Ma) et l'*upwelling* du Benguela (1-2 Ma) sont apparues trop récemment pour entraîner des événements de vicariance au sein des Udoteaceae, mais elles demeurent néanmoins des barrières contre la dispersion des espèces. En conséquence, aucune espèce n'est commune entre l'Atlantique (voire même les Caraïbes) et (1) le Pacifique avec l'Isthme de Panama ou (2) l'ouest de l'océan Indien en raison de la présence de l'*upwelling* du Benguela. En réalité, aucun événement de dispersion ou effet fondateur n'a eu lieu entre les Caraïbes et l'ouest de l'océan Indien. Il semble que d'autres conditions paléogéographiques aient empêché le lien entre ces deux régions, avant l'apparition de l'*upwelling* du Benguela. La fermeture de la Mer de Théthys peut également expliquer ce clivage, mais en partie seulement. Par ailleurs, la barrière Est du Pacifique (« *Eastern Pacific Barrier* ») semble avoir joué un rôle paradoxal. Il apparaît plus vraisemblable que la colonisation des Caraïbes entre le Crétacé et l'Éocène (83-50Ma) depuis l'Indo-Pacifique central se soit faite par la traversée de l'océan Pacifique actuel (dispersion vers l'est), alors que l'Isthme de Panama était encore ouvert, plutôt que par une dispersion vers l'Ouest. La barrière de l'est du Pacifique a donc été franchie plusieurs fois indépendamment pour coloniser les Caraïbes. Néanmoins, la région du Pacifique Est demeure très pauvre en nombre d'espèces d'Udoteaceae, avec le seul *Rhipidodesmis caespitosa*, et cela pourrait indiquer un rôle actuel de la barrière de l'est du Pacifique contre la dispersion des espèces entre l'Indo-Pacifique central ou Est et le Pacifique Est. Par ailleurs, curieusement, aucune espèce des Caraïbes n'est présente à l'ouest de l'Isthme de Panama alors même que les événements de spéciation dans cette région précèdent la fermeture de l'isthme. L'absence d'espèce commune de part et d'autre de l'isthme, ou encore le faible nombre d'espèces observées dans l'est du Pacifique doivent être considérés avec prudence, car ils peuvent résulter d'un faible effort d'échantillonnage dans l'est du Pacifique. Enfin, la présence de *Rhipidodesmis caespitosa* à Clipperton (est du Pacifique) et dans tout l'Indo-Pacifique pourrait être interprétée comme le résultat de multiples dispersions depuis l'Indo-Pacifique central vers l'ouest et l'est au cours des derniers 18 Ma ou résulter d'une erreur dans la délimitation d'espèce et il pourrait s'agir en réalité d'un complexe d'espèces à répartition plus restreintes (Ouest Indien vs Indo-Pacifique central vs Pacifique Est). La dispersion par l'homme, bien que peu probable, ne peut être exclue pour expliquer cette répartition à très grande échelle.

Enfin, la dernière période de la Mer de Téthys (à partir de 18 Ma) puis sa fermeture (12-15 Ma) apparaissent dans une phase de diminution globale de la diversification des Udoteaceae, mais coïncident également avec le début d'une spéciation importante dans l'ouest de l'océan Indien des genres *Ventalia* et *Chlorodesmis* s. s.. De plus, ces événements sont également à l'origine des deux espèces vicariantes observées dans l'Indo-Pacifique central (*Udotea* sp1) et les Caraïbes (*U. occidentalis*).

4.d. L'Indo-Pacifique central, l'ouest de l'océan Indien et les Caraïbes : centres de diversité des Udoteaceae

L'Indo-Pacifique central représente un des centres de diversité majeur dans l'histoire des Udoteaceae et cela est illustré par une intense spéciation en sympatrie dans cette zone géographique, mais également par des recolonisations de zones préalablement colonisées (Figure 44). La datation de ces événements, mais aussi l'âge des espèces actuelles de cette zone sont concordant avec l'âge de formation de l'Indo-Pacifique central, alors représenté par une mosaïque de récifs coralliens et d'eaux plus profondes, et son émergence en tant que point chaud (*hotspot*) de diversité (Hall, 2002 ; Renema et al., 2008, Vieira et al., 2017). Cela est également retrouvé pour plusieurs organismes marins tropicaux et compte tenu de la diversité des traits propres à chaque groupe, ce *hotspot* de diversité est sans doute le résultat de multiples processus (Barber, 2009 ; Halas et Winterbottom, 2009, Leliaert et al., 2018). Néanmoins, l'hypothèse selon laquelle les récifs coralliens auraient un rôle de moteur de cladogenèse, en offrant notamment de nouveaux habitats à coloniser et des opportunités de diversification écologique, et favoriseraient ainsi la diversification des organismes marins associés, peut être avancée ici. À noter également que les milieux coralliens sont souvent associés à une forte pression d'herbivores, et le rôle de ces derniers dans la diversification des macroalgues a déjà été mis en évidence (Vieira et al., 2017). De plus, le modèle de « *biodiversity feedback* » de Bowen et al. (2013) s'applique également ici avec un *hotspot* de diversité jouant à la fois le rôle d'exportateur (par spéciation puis dispersion) et d'importateurs d'espèces (par recolonisations depuis les zones initialement colonisées). Par ailleurs, il est intéressant d'observer que les clades de l'Indo-Pacifique Nord-Ouest (Indonésie et Philippines) sont distincts de ceux du Pacifique Sud-Ouest (Papousie Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie, etc.), selon la ligne de Wallace. Des observations similaires ont été mis en avant chez l'algue rouge *Portieria* par Leliaert et al., (2018) et d'autres organismes, tels que poissons et invertébrés (Carpenter et Springer, 2005 ; Rosen et Smith, 1998). Cette séparation témoigne d'une empreinte géologique, prévalant sur la capacité de dispersion, et laissée par le mouvement tectonique des plaques (durant 50 millions d'années) et l'intégration de nouveaux biotes provenant du Sud (Australie) ou des Philippines (Barber et al., 2000, Renema et al., 2008 ; Santini et Winterbottom, 2002 ; Leliaert et al., 2018,).

Quoi qu'il en soit, l'Indo-Pacifique central représente pour les Udoteaceae un centre d'origine, de superposition et d'accumulation et peut être vu à la fois comme un berceau de biodiversité (en détenant des lignées anciennes d'espèces) et un générateur d'espèces (maintien de la spéciation et apparition de nouvelles espèces).

L'ouest de l'océan Indien, montre un schéma de diversification différent. Bien qu'également compris dans la zone d'origine des Udoteaceae et montrant une spéciation précoce dans leur histoire (divergence des lignées *Tydemania*), cette zone a été recolonisée par la suite (effets fondateurs) et

de nombreuses spéciations en sympatrie ont suivi, expliquant sa richesse spécifique actuelle. Les colonisations ultérieures de la région proviennent principalement de l'Indo-Pacifique central et peu de dispersions depuis les autres régions et domaines sont perçues (aucune depuis l'Atlantique). Des recolonisations de l'Indo-Pacifique central depuis l'ouest de l'océan Indien sont également observées, bien que ces dernières n'atteignent pas la Mélanésie et s'arrêtent au Triangle de Corail (analyses complémentaires, cf. annexe 19). Cela peut être expliqué par la barrière continentale représentée par l'Australie ou encore la mosaïque d'îles au sein de l'Indo-Pacifique central. L'ouest de l'océan Indien possède un nombre non négligeable d'espèces exclusives, et pour les espèces partagées, elles ne sont communes qu'avec l'Indo-Pacifique central ou avec d'autres régions et domaines selon un continuum (par ex. Indo-Pacifique central et Est). La barrière que constitue le centre de l'Océan Indien (« *Middle Indian Ocean Barrier* »), peut expliquer le nombre important d'espèces exclusives dans l'ouest de l'océan Indien, comme pour les poissons (Cowman et Bellwood, 2013 ; Hodge et Bellwood, 2016) ou les coraux (Keith, et al., 2013). Toutefois, compte tenu du nombre de phénomènes de dispersion entre la région et l'Indo-Pacifique central, cette barrière a dû être franchie plusieurs fois indépendamment durant l'histoire des Udoteaceae. Quant aux intenses spéciations perçues dans la zone, elles peuvent être expliquées par le système d'*upwelling* du nord de l'océan Indien qui marque une délimitation biogéographique dans la composition spécifique et qui est souvent considéré comme un générateur de biodiversité (Burt et al., 2011 ; Schils et Wilson, 2006, Leliaert et al., 2018).

Ainsi l'ouest de l'océan Indien représente, pour les Udoteaceae, un centre d'origine et d'accumulation d'espèces (depuis l'Indo-Pacifique central) mais pas de superposition. L'ouest de l'océan Indien peut également être considéré, à l'instar de l'Indo-Pacifique central, comme un berceau (détenant la vieille lignée menant aux *Tydemania* spp) et un générateur d'espèces.

La région des Caraïbes apparaît également comme un centre de diversité des Udoteaceae, mais n'a été colonisée que bien plus tard, à partir du Crétacé supérieur (80 Ma) par des effets fondateurs exclusivement en provenance de l'Indo-Pacifique central, et probablement par franchissement de la barrière de l'est du Pacifique. La colonisation des Caraïbes a eu lieu deux fois de manière indépendante et a été suivie de nombreux événements de spéciation expliquant la diversité actuelle de la région. Aucune autre colonisation de la zone n'a été relevée ensuite, et aucune recolonisation vers d'autres régions n'est observée ultérieurement. Cela peut être expliqué actuellement par les barrières de dispersion représentées par l'Isthme de Panama ou encore l'*upwelling* du Benguela.

Ainsi, la région des Caraïbes représente un centre d'origine pour les Udoteaceae, mais ne correspond ni à un centre de superposition ni à un centre d'accumulation.

4.e. Espèces sœurs et lignées reliques

L'inférence biogéographique et l'application du cadre temporel à la phylogénie des Udoteaceae permettent également de poser des hypothèses expliquant les espèces sœurs, dont l'existence avait été soulignée chez le genre *Udotea* par différents auteurs (Gepp et Gepp, 1911 ; Littler et Littler, 1990a) et présentées au chapitre A.I. Pour *Udotea* sp1 (Indo-Pacifique) et *U. occidentalis* (Caraïbes), un événement de vicariance explique leur séparation géographique au cours du Miocène, et pourrait correspondre à la fin de la Mer de Téthys, mais précède de loin la fermeture de l'Isthme de Panama.

De même les deux espèces du complexe *Glaukea argentea* apparaissent par vicariance entre l'Indo-Pacifique central et l'ouest de l'océan Indien durant le Paléogène supérieur (Oligocène) alors que se détache l'Australie et que se forme les archipels indo-australasiens (IAA). Ces événements créent alors une barrière au sein du domaine océanique indopacifique, favorisant la spéciation allopatrique.

Deux espèces de *Chlorodesmis* apparaissent également en espèces sœurs, *C. sp1b* cf. *hildebrandtii* (Indo-Pacifique central) et *C. sp1a* cf. *major* (ouest de l'océan Indien), proches phylogénétiquement, mais réparties sur des aires géographiques distinctes. Elles ont une histoire évolutive beaucoup plus récente que les espèces précédentes avec un effet fondateur survenu il y a moins de 10 Ma depuis l'Indo-Pacifique central vers l'ouest de l'océan Indien. Ce cas est intéressant, puisque la barrière IAA était déjà en place. D'autres prospections devront être effectuées dans l'est de l'océan Indien afin de vérifier s'il s'agit bien d'un événement unique (effet fondateur) ou plutôt graduel et par sauts de dispersion, pouvant indiquer le rôle du Triangle de Corail en tant que relais de dispersion. Par ailleurs, la littérature reporte ces espèces dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique (Guiry et Guiry, 2019), mais sans aucune assurance sur la validité des identités des espèces.

Enfin, la famille Udoteaceae contient des lignées —et même une espèce— reliques. Les taxons reliques correspondent à des espèces qui apparaissent tôt et de manière basale dans la phylogénie. La première lignée relique des Udoteaceae diverge à la racine de la famille depuis le centre d'origine (Mer de Téthys) pour s'implanter dans l'ouest de l'océan Indien et est représentée par les actuelles *Tydemanina gardineri* et *Tydemanina expeditionis*. *T. expeditionis* s'est ensuite dispersée vers l'Est (Indo-Pacifique central) tandis que *T. gardineri* reste circonscrite à l'ouest de l'océan Indien. L'occurrence de taxons reliques dans l'ouest de l'océan Indien n'a, à notre connaissance jamais été signalée chez les macroalgues, alors qu'elle est connue pour d'autres groupes tels que les coraux, les poissons et les palétoyeurs, et indiquerait une forte diversité passée dans l'ouest de la Mer de Téthys (Cowman, 2014 ; Leprieur et al., 2016 ; Obura, 2016 ; Renema et al., 2008). L'autre espèce relique est *Flabellia petiolata*, qui provient également de la Mer de Téthys et qui est actuellement présente uniquement en Méditerranée. La localisation de cette espèce soutient une nouvelle fois une forte diversité à l'ouest de la Mer de Téthys.

B.1.5. Conclusion

Cette étude présente, pour la première fois, une phylogénie calibrée dans le temps de la famille Udoteaceae et son histoire biogéographique. Les Udoteaceae sont apparues à la fin du Trias dans la Mer de Téthys et se sont diversifiées de manière exponentielle à partir du Crétacé supérieur.

La famille présente aujourd'hui une répartition globale avec trois centres de diversité tropicaux : l'Indo-Pacifique central, à la fois centre d'origine, de superposition et d'accumulation ; l'ouest de l'océan Indien, centre d'origine et de d'accumulation ; et enfin les Caraïbes, centre d'origine. Néanmoins, les espèces montrent une distribution restreinte à une région ou un domaine géographique, et aucune d'entre elles n'apparaît pantropicale.

Le mécanisme majeur dans la diversification des Udoteaceae est la spéciation en sympatrie suivie de la dispersion, les deux agissant souvent de manière interliée. Les effets fondateurs et les événements de vicariance sont également importants dans l'histoire des Udoteaceae et les premiers expliquent par exemple la colonisation des Caraïbes.

Enfin, le rôle des différents évènements paléontologiques et barrières marines sur la diversification temporelle et spatiale des Udoteaceae est contrasté. Les plus récentes (Isthme de Panama, *upwelling* de Benguela) ne semblent pas avoir joué de rôle dans la diversification, mais restent actuellement des barrières à la dispersion des espèces.

B.II DIVERSIFICATION ET BIOGÉOGRAPHIE DES RHIPIACEAE

B.II.1. Contexte

La famille Rhipiliaceae présente une répartition à large échelle, couvrant les trois océans — Indien, Pacifique et Atlantique— comme d'autres macroalgues à répartition mondiale. Elle représente donc un groupe intéressant à étudier pour mieux comprendre les mécanismes de diversification dans le temps et l'espace et expliquer une telle répartition géographique. Bien qu'intégrée dans l'étude de diversification temporelle des algues vertes siphonnées menée par Verbruggen et al. (2009a), la famille n'a fait l'objet d'aucune étude phylogénétique dédiée en lien avec un cadre temporel.

Par ailleurs, alors que Dragastan et al. (1997) ont proposé comme ancêtre des genres *Rhipilia*, *Rhipiliopsis* et *Rhipiliella* le fossile *Baratangia densituba* Badve et Kundall des îles Andaman (Inde) et daté du Crétacé, aucune reconstruction moléculaire n'a pu confirmer cette hypothèse.

Les espèces de Rhipiliaceae actuelles sont majoritairement tropicales avec seulement deux espèces réparties dans les eaux chaudes tempérées du sud de l'Australie. Certaines espèces sont considérées comme pantropicales et retrouvées dans les trois océans, à l'image de *R. tomentosa*. Fait intéressant, le genre *Rhipilia* a une répartition restreinte aux régions Ouest des différents océans (Millar et Kraft, 2001). Sa limite Est de distribution actuelle dans le Pacifique est Fidji et il n'est connu ni de l'Atlantique Est ni de la Méditerranée. Il a néanmoins été signalé dans l'ouest de l'Australie (voir Guiry et Guiry, 2019), mais cela pourrait correspondre au continuum d'une aire de répartition rattachée au Triangle de Corail. Quoi qu'il en soit, aucun autre genre appartenant aux algues vertes siphonnées n'est connu pour avoir une répartition strictement occidentale.

Ainsi, dans le cadre de cette étude, et à partir de la diversité spécifique redéfinie au chapitre A.II, nous proposons de combiner des données génétiques et géographiques afin de 1) examiner la diversité dans la répartition des différentes espèces ; 2) reconstruire la phylogénie calibrée dans le temps de la famille Rhipiliaceae et étudier sa diversification et son évolution temporelle ; et 3) inférer l'histoire biogéographique des Rhipiliaceae à cette phylogénie, afin d'identifier les différents mécanismes et événements ou barrières paléogéographiques pouvant expliquer leur diversification et dispersion spatiales.

B.II.2. Suppléments matériels et méthodes

2.a. Reconstruction phylogénétique multimarqueurs et calibrée dans le temps

La reconstruction phylogénétique considère exclusivement la famille Rhipiliaceae s. s. et a été réalisée à partir d'une matrice concaténée multimarqueurs (*tufA*, *rbcl* et 18S rDNA, 3376 bp). Le jeu de données a été réduit à un représentant par espèce. La sélection a été basée sur les résultats des chapitres précédents et notamment la délimitation d'espèce et la redéfinition de la famille Rhipiliaceae (Chapitre A.II). Seules les espèces pour lesquelles au minimum les séquences étaient disponibles pour deux des trois marqueurs ont été incluses dans l'analyse, à l'exception de *R. tomentosa*, qui a été intégrée bien qu'une seule séquence (marqueur *rbcl*) soit disponible. S'agissant de l'espèce type de *Rhipilia* s. s., et de l'une des deux espèces présentes dans l'Atlantique, nous

avons considéré important qu'elle soit représentée, en s'assurant au préalable, par des analyses préliminaires, que son intégration ne modifiait pas la topologie des arbres ni ne réduisait les supports globaux aux nœuds. Au final, 21 espèces de Rhipiliaceae s.s. ont été intégrées, auxquelles s'ajoutent les quatre taxons *Codium duthieae*, *Codium platylobium*, *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa verticillata* comme *outgroups*. Les schémas de partition et les modèles évolutifs à associer à ces dernières ont été estimés avec Partition Finder v1.1.0 (Lanfear, Calcott, Ho et Guindon, 2012). Sous le critère BIC, dix partitions sont favorisées à savoir une partition par gène et également par position de codons pour les deux marqueurs chloroplastiques. Les modèles d'évolution associés étaient pour *tufA* : HKY+I, HKY+I, GTR+G, pour le fragment *rbcL* fragment 5' : HKY+G, K80+I, K80+I, pour *rbcL* fragment 3' : HKY+I ; TrNf+I ; GTR+I] et enfin pour 18S rDNA » : TrNeF+I+G.

Une analyse en ML a été réalisée par RAXML (Stamatakis, 2014) sur le serveur CIPRES 1.5 (Miller et al., 2010), sous le modèle GTR+I+G, avec l'algorithme « *rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree* » et 1 000 répliqués de *bootstrap* afin d'estimer les supports des nœuds (Stamatakis et al. 2008).

La phylogénie calibrée dans le temps a été reconstruite par BEAST2 v2.5 (Bouckaert et al., 2014) également sur le serveur CIPRES. Les différents points de calibration utilisés regroupaient d'une part deux datations fossiles, à savoir *Caulerpa* sp. (Gustavson et Delevoryas, 1992) et *Baratangia densituba* (Badve et Kundall, 1986 et Dragastan et al., 1997) – l'intégration de ce dernier a été testée sous différents paramétrages afin d'estimer sa pertinence —, inférées sous une loi uniforme dont les limites minimales et maximales recouvrent l'ensemble de l'ère paléontologique dans laquelle le fossile a été estimé. D'autre part, trois points de calibration supplémentaires, issus des estimations de l'étude de Verbruggen et al (2009a), ont été ajoutés pour l'âge de la racine de l'arbre, l'âge à la couronne du sous-ordre Halimedineae et l'âge à la racine des Rhipiliaceae et ont été inférées sous une loi normale paramétrée de manière à intégrer les incertitudes d'estimation et couvrir l'ensemble de l'ère paléontologique concernée. Ces différents points de calibration, leur placement ainsi que leur paramétrage sont détaillés en tableau 35.

L'analyse a été réalisée sous le modèle « *Calibrated Yule* » (Heled et Drummond, 2012) et l'application d'une horloge relâchée, non corrélée et suivant une loi log-normale (Drummond et al., 2006). Deux *runs* indépendants de 50 M de générations MCMC, avec un échantillonnage toutes les 5 000 générations ont été réalisés. Après vérification sous Tracer 1.5 (Rambaut et Drummond, 2007) de la convergence et de la taille d'échantillonnage effective (supérieure à 200 pour les distributions postérieures de chaque paramètre) de chaque *run*, ces derniers ont été combinés sous Log Combiner, après retrait des cinq premiers millions de générations en tant que *burn-in*, et le « *Maximum Clade Credibility Tree* » (MCCT) a été reconstruit sous Tree Annotator.

Enfin, l'analyse de diversification a été réalisée par la reconstruction d'un « *Lineage-through time* » (LTT) et d'une analyse BAMM (« *Bayesian analysis of macroevolutionary mixtures* »). Le LTT a été reconstruit sur un sous-échantillonnage de 1 000 arbres issus de l'analyse BEAST. Tandis que l'analyse BAMM a été menée sur le MCCT avec cinq millions de générations MCMC et basée sur une estimation des paramètres *a priori* par la fonction « *setBAMMpriors* » du package « *BAMMtools* » sur R (R Development Core Team, 2018).

Tableau 35 : Ensemble des points de calibration utilisés pour la reconstruction de la phylogénie calibrée dans le temps des Rhipiliaceae. Les références sources et les détails d'informations sont indiqués, accompagnés du placement et des paramètres attribués à chacun de ces points au cours de l'analyse.

Points calibration	Type ; Source	Date (Ma) ; Période	Placement	Type de distribution	Paramétrage
Racine Bryopsidales (except. <i>Oestrobium</i>)	Estimation ; Verbruggen et al. (2009)	456 ; Ordovicien	Racine de l'arbre	Normale	Moyenne : 456 Sigma : 0,15
Sous-ordre Halimadinaeae	Estimation ; Verbruggen et al. (2009)	391 ; Dévonien	Couronne du sous-ordre Halimadinaeae	Normale	Moyenne : 391 Sigma : 0,09
Racine Rhipiliaceae	Estimation ; Verbruggen et al. (2009)	143 ; Crétacé inférieur	Racine des Rhipiliaceae	Normale	Moyenne : 143 Sigma : 0,4
<i>Caulerpa</i> sp.	Fossile ; Gustavson et Delevoryas (1992)	Min. 280 ; Permien	Couronne <i>Caulerpa</i>	Uniforme	Min : 280 Max : 298
<i>Baratangia densituba</i>	Fossile ; Badve et Kundall (1986) Dragastan et al. (1997)	N.D; Crétacé supérieur	Couronne du clade <i>Rhipiliopsis</i>	Uniforme	Min : 56 Max : 100

2.b. Données géographiques et inférence biogéographique

Les données de distribution ont été extraites des métadonnées associées aux spécimens traités en génétique. Des données additionnelles ont été recueillies depuis Algaebase et Genbank et intégrées à notre analyse quand il n'y avait aucun doute sur leur validité taxonomique.

Trois échelles géographiques ont été considérées, à savoir les régions, les domaines et les provinces. Les aires géographiques ont été définies selon Vieira et al. (2017) pour l'échelle de la région et selon Spalding et al. (2007) pour les échelles du domaine et de la province. À l'échelle de la province, les quelques modifications de découpage proposées par Leliaert et al. (2018) ont également été reprises. Les aires géographiques correspondant aux différentes échelles sont détaillées au tableau 36 et le détail du découpage géographique à l'échelle des provinces est présenté en Figure 46. La distribution des espèces étudiées, ainsi que les aires géographiques occupées sont disponibles en annexe 21. Les tailles maximales de répartition ont été fixées à trois pour l'échelle de la région et quatre pour les échelles du domaine et de la province.

L'inférence biogéographique a été réalisée avec le package « BioGeoBEARS » sous R (R Development Core Team, 2018), basée sur le MCCT de la famille issue de l'analyse BEAST et en considérant les trois modèles (DEC, DIVALIKE et BAYEAREALIKE) avec ou sans le paramètre +J. Le modèle adéquat à chaque échelle géographique a été estimé statistiquement sous le critère AIC. L'étude en « *Biogeographical Stochastic Mapping* » (BSM) a été réalisée à chaque échelle sous le modèle sélectionné par l'analyse précédente, et le nombre et la probabilité de chaque évènement ont été estimés à partir de 50 itérations.

Tableau 36 : Différentes aires géographiques considérées pour l'étude biogéographique des Rhipiliaceae en fonction des trois échelles d'analyse, région, domaine et provinces, ainsi que leur correspondance

RÉGIONS	DOMAINES	PROVINCES
Océan Atlantique	Atlantique tropical Nord	À : Caraïbes
Indo-Pacifique Ouest	Indo-Pacifique Ouest	B : Ouest de l'océan Indien
Archipel Indo-Australasien (IAA)	Indo-Pacifique central	C: Sud de Kuroshio
		D: Pacifique tropical Nord-Ouest
		E : Triangle de Corail Ouest et nord-ouest Australie
		F : Triangle de Corail Est
		G: Nord-est de l'Australie et Pacifique tropical Sud-Ouest ⁶
	Australasie tempérée	J: Sud et Sud-Ouest de l'Australie
Pacifique	Indo-Pacifique Est	H : Îles Marshall, Gilbert et Ellis
		I : Polynésie Centrale

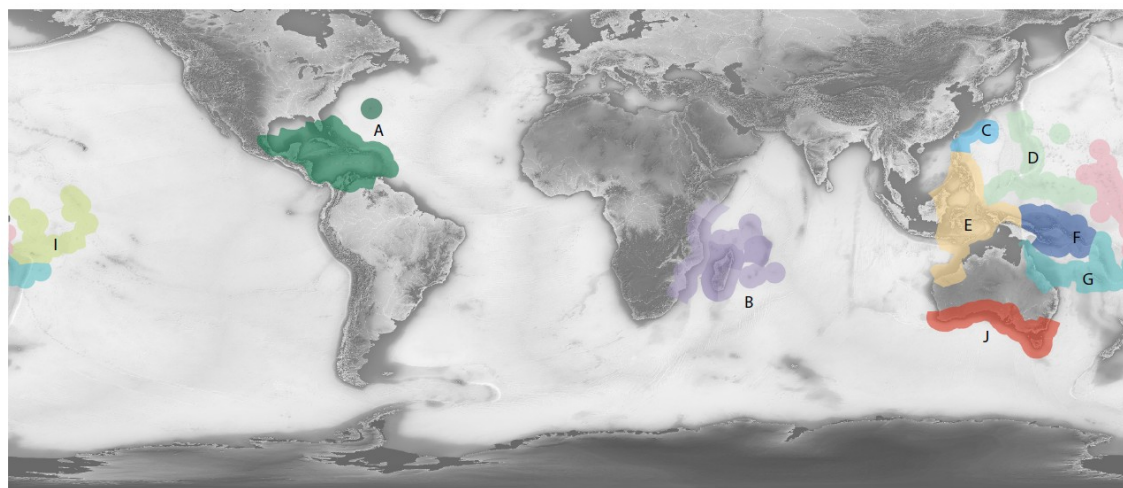


Figure 146 : Représentation du découpage des aires géographiques à l'échelle de la province. Les dix provinces (A-J) se réfèrent à celles indiqués en tableau 36.

⁶ Cette province sera, pour la suite du texte, nommée sous le nom de Pacifique Sud-Ouest tropical, pour une question pratique

B.II.3. Résultats

3.a. Phylogénie de la famille Rhipiliaceae, datation et diversification

La phylogénie calibrée dans le temps reconstruite à partir de la matrice concaténée multimarqueurs est présentée en Figure 47. Les relations phylogénétiques sont globalement soutenues et la topologie est similaire à celle présentée en chapitre A.II, à l'exception de la position de *R. mortensenii* qui apparaît mieux soutenue dans cette reconstruction.

La dichotomie basale des Rhipiliaceae apparaît clairement avec un fort support (bs=99 ; PP=1) et sépare le genre *Rhipilia* s. s. des autres espèces de Rhipiliaceae. Le genre *Rhipilia* s. s. est fortement soutenu (bs : 100 ; PP : 1) et regroupe des espèces de l'Indo-Pacifique et de l'Atlantique (espèce type). Le second groupe est subdivisé en trois clades (soupçonnés représenter des genres distincts en chapitre A.II). La divergence entre le clade 1 et les clades 2+3 est également bien soutenue (bs: 99 ; PP : 1). Le clade 1 soutenu (bs : 85 ; PP :1) regroupe des espèces de *Rhipilia* et de *Rhipiliopsis* exclusivement observées dans l'Indo-Pacifique. La divergence entre le clade 2 (*Rhipiliella verticillata*) de l'Indo-Pacifique, et le clade 3 composé de *Rhipiliopsis profunda* de l'Atlantique et *R. pusilla* du sud de l'Australie n'est soutenu qu'en inférence bayésienne (bs: 73 ; PP : 0,97).

L'estimation temporelle de la phylogénie de la famille Rhipiliaceae indique une divergence avec les Caulerpaceae au Paléozoïque (Dévonien ; 391 Ma). L'origine des Rhipiliaceae date du Crétacé inférieur à l'ère du Mésozoïque (137 Ma), puis la famille a divergé durant le Crétacé supérieur (Figure 47). Les divergences à l'intérieur des genres ont ensuite eu lieu durant le Paléogène entre 57 Ma et les ères suivantes, avec la plus récente spéciation durant le Miocène (Cénozoïque, 5,4 Ma). Quant au genre *Rhipilia* s. s., son origine date de l'Éocène (Paléogène, 42 Ma).

La représentation LTT montre différentes phases dans la diversification des Rhipiliaceae (Figure 47). Une première phase de diversification de la famille s'étend sur les 40 premiers millions d'années, suivi d'une intensification de la diversification durant le Crétacé supérieur, entre 100 et 77 Ma. Une période de ralentissement de la diversification est ensuite observée entre 77 et 60 Ma, avant une nouvelle phase d'intensifications successives et exponentielles durant le Paléogène (à 60, 43 puis 28 Ma), jusqu'au plateau final des 6,5 derniers millions d'années. Les différentes incurvations de la courbe de diversification des Rhipiliaceae ne semblent corrélées à aucun évènement ou barrière paléontologique. La crise K/T (66 Ma) a lieu durant une phase de diminution de la diversification des Rhipiliaceae et est suivie d'une nouvelle intensification de la diversification (dès 60 Ma). Le refroidissement de l'E/O (34 Ma) ou encore la fermeture de la Mer de Thétys (18 Ma) ont eu lieu durant des phases d'intensification de la diversification des Rhipiliaceae et ne semblent pas avoir eu un impact négatif sur cette dernière. Enfin, les évènements paléontologiques les plus récents, tels que la fermeture de l'Isthme de Panama (3 Ma) ou encore l'*upwelling* du Benguela (1-2 Ma), sont postérieurs au dernier évènement de spéciation (5, 7 Ma) (Figure 47), et n'ont pas influencé la diversification des Rhipiliaceae. Par ailleurs, l'analyse BAMM indique que la diversification de la famille est continue au cours du temps (aucun changement : $P(0) = 0,85$ contre $P(1) = 0,12$ et $P(2) = 0,022$ pour un et deux changements respectivement) (Annexe 22).

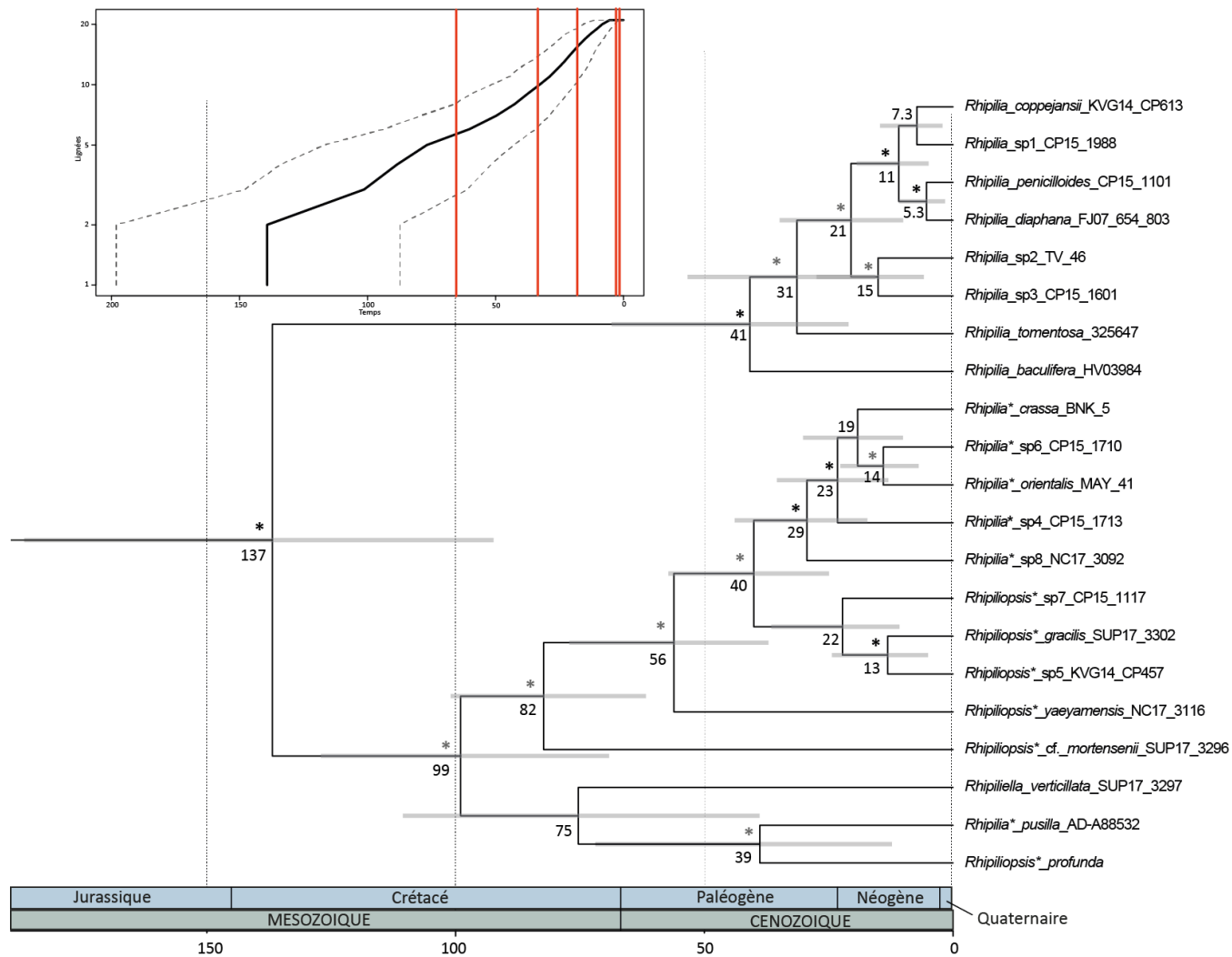


Figure 47 : Phylogénie calibrée dans le temps de la famille Rhipiliaceae issue de l'analyse BEAST. Les barres grises indiquent les 95 % HDP (plus fortes densités de probabilités). Les temps de divergence estimés sont indiqués aux nœuds (en million d'années) et les astérisques noirs représentent les nœuds soutenus ($bs > 85$; $PP > 0.95$) tandis que les gris représentent les nœuds soutenus uniquement en inférence bayésienne ($PP > 0.95$; $bs < 0.85$). L'analyse LTT des Rhipiliaceae avec l'intervalle de confiance à 95 % basé sur 1 000 arbres issus de l'analyse BEAST, est également reportée. Les lignes rouges représentent l'émergence des barrières majeures, à savoir crise K/T (66Ma), refroidissement E/O (34 Ma), fin de la Mer de Téthys (18 Ma), Isthme de Panama (3 Ma) et *upwelling* de Benguela (1-2 Ma). . Les astérisques dans l'intitulé des espèces précisent celles dont le nom de genre n'est plus valide.

3.b. Diversité géographique

La grande majorité des espèces présente une distribution restreinte à une aire géographique : à l'échelle de la région et du domaine, 15 espèces ne sont présentes que dans une région ou un domaine (espèces exclusives), cinq dans deux régions ou domaines adjacents et une présente dans trois régions ou domaines, également adjacents et uniquement dans l'Indo-Pacifique. Même à l'échelle plus fine de la province, 14 espèces sont uniquement présentes dans une seule province, deux sont distribuées sur deux provinces, deux sur trois provinces et trois espèces sont réparties sur quatre provinces. Ces provinces ne sont d'ailleurs pas toujours adjacentes.

La majorité des provinces étudiées possèdent des espèces en commun. Les provinces qui possèdent des espèces exclusives sont : les 1) Caraïbes ; 2) le sud et sud-ouest de l'Australie ; et 3) le Pacifique Sud-Ouest tropical (Tableau 37). Néanmoins, la grande majorité des espèces exclusives appartiennent au Pacifique Sud-Ouest tropical à l'échelle de la province, à l'Indo-Pacifique central à l'échelle du domaine et à l'IAA à l'échelle de la région. Enfin, aucune espèce n'est commune à l'Atlantique et l'Indo-Pacifique.

Tableau 37 : Diversité spécifique des Rhipiliaceae (nombre d'espèces total et nombre d'espèces exclusives) au sein des dix provinces considérées dans l'analyse

PROVINCES	NOMBRE D'ESPECES TOTAL ; DONT EXCLUSIVES
À : CARAÏBES	2 ; 2
B : OUEST OCEAN INDIEN	4 ; 0
C : SUD DE KUROSHIO	2 ; 0
D: PACIFIC TROPICAL NORD-OUEST	1 ; 0
E : TRIANGLE DE CORAIL OUEST	4 ; 0
F : TRIANGLE DE CORAIL EST	5 ; 1
G: PACIFIQUE TROPICAL SUD-OUEST	13 ; 9
J: SUD ET SUD-OUEST DE L'AUSTRALIE	2 ; 2
H : ILES MARSHALL, GILBERT ET ELLIS	1 ; 0
I : POLYNÉSIE CENTRALE	2 ; 0

3.c. Histoire biogéographique

La comparaison des différences de vraisemblance des modèles disponibles basée sur le critère AICc, indique une meilleure correspondance du modèle DEC + J pour l'échelle de la région, DIVALIKE pour l'échelle du domaine et DIVALIKE + J pour l'échelle de la province (Tableau 38). La prise en compte du paramètre des effets fondateurs permet de mieux expliquer l'évolution biogéographique des Rhipiliaceae à l'échelle de la région et de manière significative à celle de la province (cf. annexe 23), mais n'est pas favorisée à l'échelle du domaine, bien que les différences ne soient pas grandes.

De plus, le modèle DIVALIKE est préféré pour les échelles du domaine et de la province (+J pour cette dernière), ce qui indique l'importance des événements de vicariance dans l'histoire biogéographique des Rhipiliaceae.

Tableau 38 : Comparaison des valeurs de vraisemblance (LnL) et d'AICc des différents modèles pour l'étude des Rhipiliaceae aux échelles de la région, du domaine et de la province. Le modèle obtenant le meilleur score est indiqué en vert.

Modèles	Région		Domaine		Province	
	LnL	AICc	LnL	AICc	LnL	AICc
DEC	-36,92	78,5083	-43,6	91,86	-92,94	190,6
DEC+J	-36,92	78,5067	-43,6	91,86	-92,88	190,4
DIVALIKE	-36,93	78,52	-41,91	88,48	-92,17	189
DIVALIKE+J	-36,93	81,27	-41,91	91,23	-89,98	187,4
BAYAREALIKE	-40,73	86,13	-49,4	103,5	-96,2	197,1
BAYAREALIKE+J	-39,15	85,71	-47,76	102,9	-93,42	194,2

L'origine géographique des Rhipiliaceae est située dans l'IAA pour l'échelle de la région, dans l'Indo-Pacifique central pour l'échelle du domaine, et plus précisément dans la province du Pacifique Sud-Ouest tropical (Figure 48). Toutefois, plusieurs autres zones sont représentées dans l'estimation de l'aire ancestrale, mais avec des probabilités plus faibles.

Cette zone d'origine géographique est omniprésente dans l'histoire des Rhipiliaceae (Figure 48, cf. l'annexe 24 pour les analyses à l'échelle de la région et l'annexe 25 pour celles à l'échelle des domaines). Elle représente la plus grande diversité en espèces existantes de la famille, et ces espèces y sont soit exclusives, soit partagées avec l'ouest de l'océan Indien ou encore le Pacifique.

Le MRCA du groupe 2 a également pour origine ces zones tandis que le genre *Rhipilia* s. s. semble avoir une origine géographique regroupant les provinces Caraïbes, sud et sud-ouest de l'Australie et Pacifique tropical Sud-Ouest, qui représentait à l'époque (40 Ma) un continuum océanique dans la Mer de Téthys.

Depuis la zone d'origine de la famille (IAA, Indo-Pacifique central ou Pacifique tropical Sud-ouest), les autres zones géographiques ont été colonisées. L'ouest de l'océan Indien a été colonisé quatre fois (entre -50 Ma et aujourd'hui). Deux événements de colonisation dans l'Atlantique tropical (et plus précisément les Caraïbes) ont eu lieu indépendamment depuis la zone d'origine. Le sud de l'Australie a été colonisé une première fois très tôt dans l'histoire des Rhipiliaceae, datant du MRCA de la famille, puis la colonisation est également retrouvée deux fois de manière indépendante, l'une à partir de l'Atlantique, et la seconde à partir de l'Indo-Pacifique central (=IAA ou Pacifique Sud-Ouest) (Figure 48).

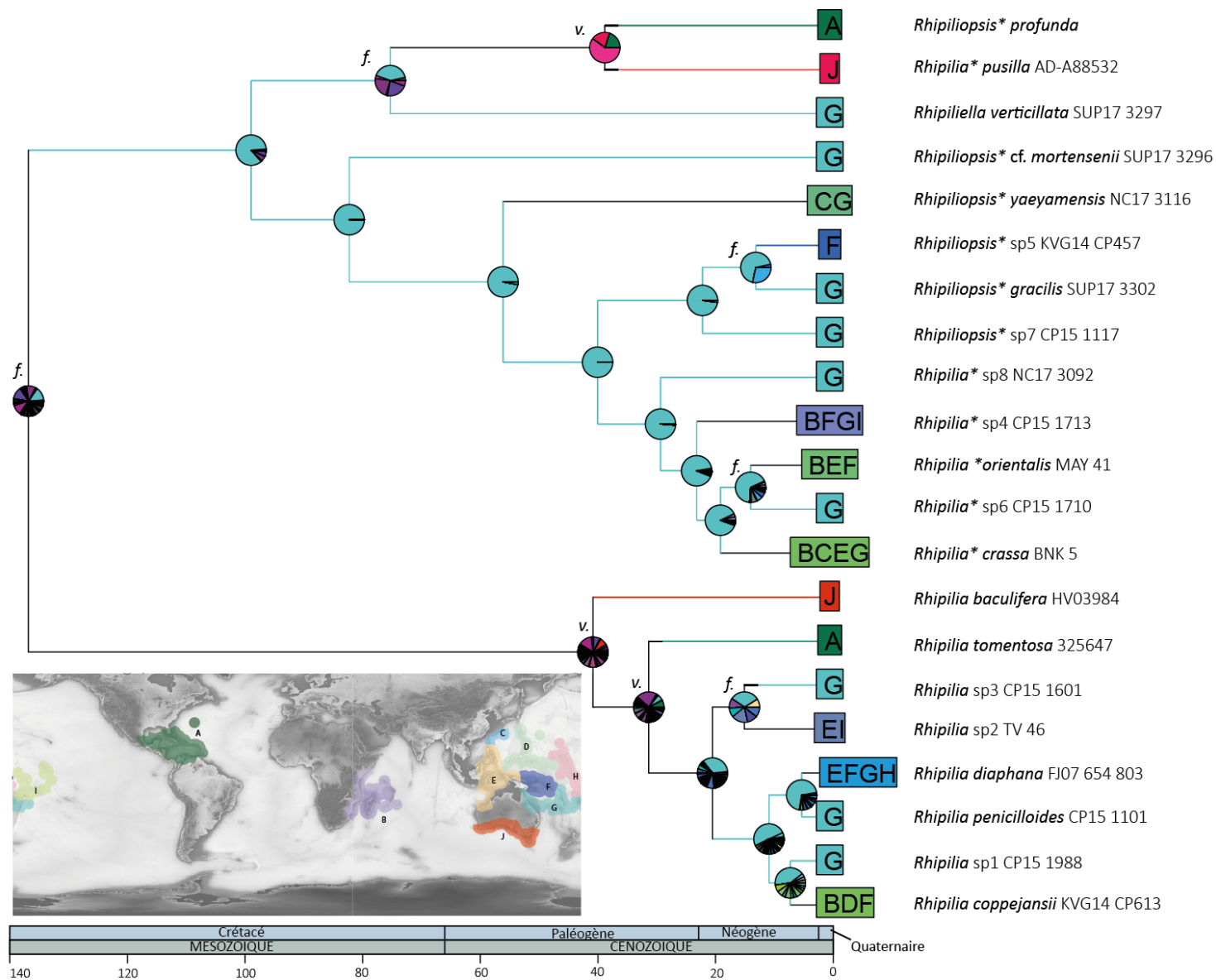


Figure 48 : Reconstruction de l'histoire biogéographique des Rhipiliaceae s. s. à l'échelle de la province sous le modèle DIVALIKE+J. Les provinces occupées par les espèces actuelles sont présentées en branches terminales, les aires ancestrales estimées sont indiquées aux nœuds par les diagrammes en camembert et les couleurs aux branches représentent les zones géographiques ancestrales de probabilité > 50. Les dix provinces géographiques correspondantes sont représentées sur la carte. Les événements fondateurs (f.) et de vicariance (v.) sont indiqués aux nœuds. Les astérisques dans l'intitulé des espèces précisent celles dont le nom de genre n'est plus valide.

3.d. Événements de diversification

Les analyses BSM permettent de mieux expliquer l'histoire biogéographique et la répartition des espèces de Rhipiliaceae.

Aux échelles de la région et du domaine, l'évènement majeur dans l'histoire des Rhipiliaceae est la spéciation en sympatrie (50 % et 48 %) respectivement pour les échelles de la région et du domaine) suivi par des évènements de dispersion anagénétique (30 % et 36 % respectivement) puis en moindre importance des évènements de spéciation en *subset* pour l'échelle régionale (12 %) et enfin, des évènements de vicariance (8 % et 16 %) (Tableau 39). Une autre typologie s'affiche à l'échelle de la province, avec une domination des évènements de dispersion (49 %) suivis par des évènements de spéciation en sympatrie (23 %), puis des évènements de vicariance et effets fondateurs (14 % chaque) (Tableau 39).

Tableau 39 : Résumé des évènements BSM dans l'analyse aux échelles de la région (DEC+J) du domaine (DIVALIKE) et de la province (DIVALIKE+J). L'évènement majeur à chaque échelle est indiqué en gras. a= changement d'aire ; d= dispersion ; e= extinction

	Effet fondateur	a	d	e	subset	vicariance	sympatrie
Région	0	0	8,6	0	3,54	2,28	14,18
Domaine	0	0	11,04	0	0	5,08	14,92
Province	5,3	0	18,98	0	0	5,54	9,16

Un résumé schématique des différents évènements à l'échelle de la province est proposé en figure 49. Le nombre important d'évènements de spéciation est surtout perçu au niveau de la zone d'origine (IAA, Indo-Pacifique central ou Pacifique tropical Sud-Ouest), ce qui peut expliquer que cette dernière soit la plus diversifiée. Toutefois, les évènements de spéciation peuvent également succéder à des évènements de dispersion vers d'autres régions, domaines ou provinces. A l'échelle de la province, depuis la zone d'origine, des dispersions vers l'Est (ouest de l'océan Indien) ou encore vers Triangle de corail Est et Ouest sont notés, de même que vers le Nord (Micronésie ou les îles du sud du Japon) mais également vers l'Ouest (Pacifique). Certaines dispersions multidirections peuvent être relevées, notamment pour le cas de *R. sp2b* et *R. diaphana* (dispersion vers l'Est et l'Ouest) ou encore *R. crassa* (Nord et Ouest).

Suite à des dispersions initiales depuis la zone d'origine de la famille, quelques recolonisations sont observées (Figure 49). L'analyse à l'échelle provinciale nous indique cependant que ces recolonisations n'atteignent pas exactement la province d'origine, mais s'arrêtent au Triangle de Corail Ouest (Indonésie). C'est notamment le cas de *R. orientalis*, provenant initialement d'un effet fondateur depuis la zone d'origine vers l'Ouest Indien, qui se disperse à nouveau vers le Triangle de Corail, mais n'est pas présente dans le sud-ouest du Pacifique ; ou encore *R. sp1f* provenant d'un effet fondateur de la zone d'origine vers le Pacifique central et se dispersant à nouveau vers le Triangle de Corail. Ces deux espèces ne sont cependant pas présentes dans le Pacifique Sud-Ouest tropical, contrairement à leur ancêtre.

Les effets fondateurs sont également observés à l'échelle de la province, et en jeu notamment pour la colonisation du sud de l'Australie, milieu tempéré, ou encore de l'Atlantique, depuis la zone d'origine. Ils sont souvent suivis d'événements de vicariance entraînant une spéciation dans ces zones. D'autres effets fondateurs ont permis la colonisation, depuis le Pacifique Sud-Ouest tropical, de la Papouasie et de l'Indonésie, de l'ouest de l'océan Indien ou encore de la Polynésie.

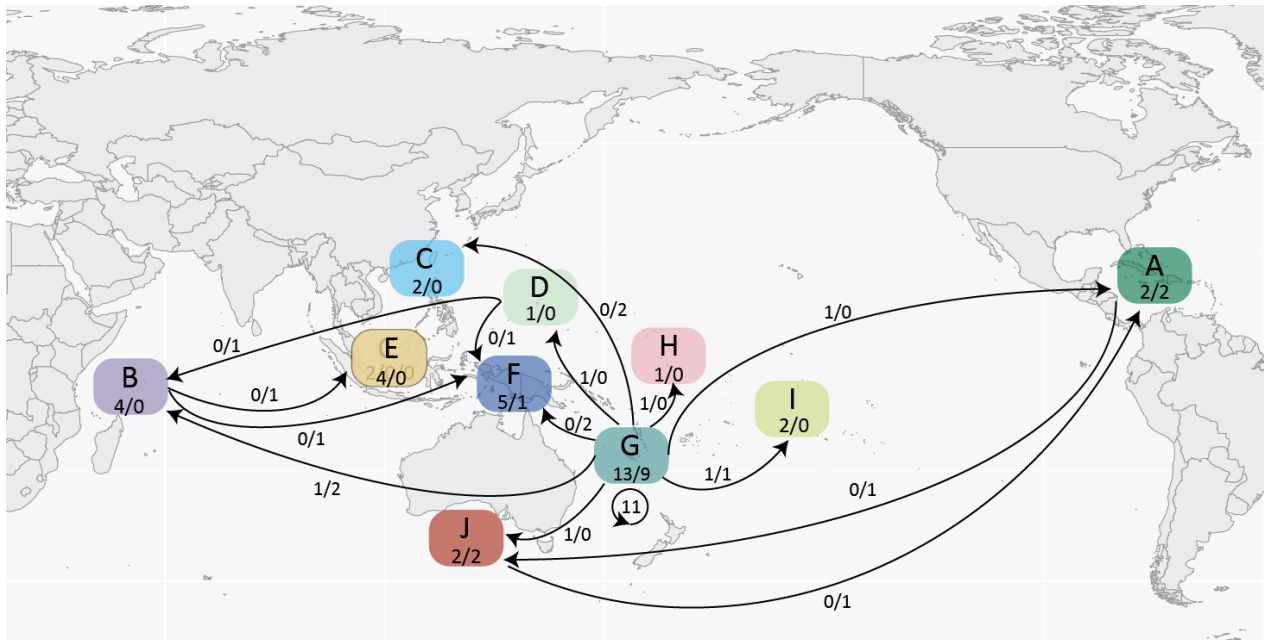


Figure 49 : Résumé des évènements biogéographiques de la famille Rhipiliaceae s. s. basé sur les résultats de l'analyse à l'échelle de la province. Les dix provinces (A-J) sont représentées par des rectangles colorés où sont indiqués : la diversité spécifique/le nombre d'espèces exclusives. La valeur à l'intérieur du cercle fléché indique le nombre de spéciations en sympatrie au sein de la province G. Les nombres associés aux flèches indiquent : le nombre d'effets fondateurs/le nombre de dispersion.

B.II.4. Discussion

4.a. Origine, datation et diversification des Rhipiliaceae

Cette étude présente pour la première fois une phylogénie calibrée dans le temps des Rhipiliaceae. La famille apparaît au Crétacé inférieur (137 Ma), ce qui correspond également à l'origine d'autres familles voisines au sein des Bryopsidales, tel que Codiaceae (153 Ma) et Halimedaceae (147 Ma) (Verbruggen et al., 2009a). Cependant, elle est relativement récente en comparaison aux Udoteaceae datées du Trias supérieur (204 Ma, cette étude). La phylogénie calibrée a été estimée à partir de datations provenant d'études précédentes et, pour la première fois, du fossile *Baratangia densituba* Badve et Kundall. Les analyses préliminaires (sans calibration fossile) nous ont permis de positionner ce fossile avec plus de précision et de confirmer qu'il s'agissait bien d'un ancêtre des espèces de « *Rhipiliopsis* » (représentés par *R. gracilis*, *R. yaeyamensis*, *R. sp5*, *R. sp7* et *R. cf. mortensenii*) comme proposé par Dragastan et al. (1997) (N.B. : ces espèces ne correspondent pas au genre *Rhipiliopsis* s.s. redéfini en partie A.II, et leur nom de genre doit être révisé). Ces résultats suggèrent d'utiliser à l'avenir cette calibration interne pour la datation des Rhipiliaceae.

La diversification des Rhipiliaceae semble avoir été continue dans le temps et sans grand changement d'après l'analyse BAMM, ce qui indiquerait que les événements paléontologiques n'aient pas influencé le taux de diversification des Rhipiliaceae. Néanmoins, différentes histoires de diversification (spéciation sans extinction, extinction avec importante spéciation, etc.) pouvant se traduire par des courbes identiques (Rabosky, 2006, Crisp et Cook, 2009 ; Cusimano et Renner, 2010 ; Antonelli et Sanmartin, 2011), la continuité de la diversification au cours du temps doit être interprétée avec prudence. Pour les Rhipiliaceae, les différents événements paléontologiques, comme la crise K/T (66 Ma), le refroidissement de la fin de l'Éocène (34 Ma) ou encore la fermeture de la Mer de Téthys (18 Ma), ne semblent en effet pas avoir impacté négativement la diversité spécifique des Rhipiliaceae. Quant à la fermeture de l'Isthme de Panama (3 Ma) ou encore l'apparition de l'*upwelling* de Benguela (1-2Ma), ces événements apparaissent trop tardivement par rapport à l'histoire des Rhipiliaceae pour expliquer leur schéma de diversification. Néanmoins, certains événements de vicariance ont pu être mis en évidence notamment lors de spéciation distincte entre la région des Caraïbes et l'Indo-Pacifique et pourraient être directement reliés à l'émergence de barrières paléontologiques. Certaines interprétations des différents événements paléontologiques et leur influence sur l'histoire biogéographique des Rhipiliaceae sont donc proposées dans la discussion qui suit.

4.b. Histoire biogéographique des Rhipiliaceae

La zone d'origine des Rhipiliaceae correspond à l'actuel Indo-Pacifique central ou IAA, qui au Crétacé inférieur (140 Ma) était intégré à la Mer de Téthys. À l'échelle plus fine de la province, il semblerait que la zone d'origine des Rhipiliaceae soit plus précisément la zone Est de la mer de Téthys (Pacifique Sud-Ouest actuel), mais il convient de prendre en considération un éventuel biais d'échantillonnage à l'échelle de la province. Quoi qu'il en soit, l'origine des Rhipiliaceae correspondrait à des eaux tropicales.

Depuis leur apparition les Rhipiliaceae se sont diversifiées de manière continue dans le temps, de manière comparable à ce qui a été mis en évidence chez *Lobophora* (Vieira et al., 2017) ou encore *Portieria* (Leliaert et al., 2018). La diversification de la famille est expliquée par de nombreux événements de spéciation et de dispersion, favorisés par la configuration océanique de l'époque, mais également des effets fondateurs et des événements de vicariance dus aux changements géologiques. Leur diversification n'a pas été ralentie par les grands événements paléontologiques, ce qui peut être interprété comme une capacité d'adaptation de ces espèces qui ont tiré profit de ces conditions défavorables pour d'autres groupes et occupé les niches écologiques laissées vacantes.

D'ailleurs, les Rhipiliaceae ont colonisé des milieux tempérés du sud de l'Australie à deux reprises au cours de leur histoire par des effets fondateurs suivis de vicariance. Ces premières colonisations ont eu lieu durant des périodes de climat chaud et les actuelles « zones tempérées » devaient présenter des températures de l'eau plus favorables aux espèces de Rhipiliaceae. Cependant, la diversité des Rhipiliaceae y reste très réduite et cela peut être expliqué par l'abaissement des températures durant le Paléogène et Néogène (Zachos et al., 2001). Les espèces ayant colonisé ces habitats ont certes pu persister (par adaptation), mais l'absence de spéciation sous-jacente indique un milieu (et des températures) non favorable à la diversification, et ces espèces peuvent être perçues comme en cours d'extinction (Benton et Emerson, 2007).

La diversité des Rhipiliaceae reste essentiellement tropicale et confirme le schéma de richesse spécifique observé chez les Bryopsidales (Kerswell, 2006 ; Verbruggen et al., 2007 et 2009c) et certaines algues brunes (*Lobophora* ou *Padina* ; Vieira et al., 2017 ; Silberfeld et al., 2013) mais s'oppose au schéma de dispersion majoritairement vu chez les macroalgues pour lesquelles le centre de diversité se trouve dans les eaux tempérées (Kerswell, 2006 ;). Les Rhipiliaceae sont retrouvées dans l'ensemble de l'Indo-Pacifique et l'Atlantique et la famille apparaît pantropicale, de même que le genre *Rhipilia* s. s. Cette répartition mondiale est expliquée par de nombreux événements de dispersion et/ou d'effets fondateurs à l'Est, l'Ouest et le Sud depuis le centre d'origine (Indo-Pacifique central ou IAA) et vers le Nord si l'on considère l'échelle provinciale (Pacifique Sud-Ouest comme centre d'origine).

La colonisation de l'Atlantique (et plus précisément de la zone Caraïbes) depuis le centre d'origine a eu lieu deux fois dans l'histoire des Rhipiliaceae, sans aucune spéciation sous-jacente et uniquement deux espèces y sont observées encore actuellement. La première colonisation (75 Ma) est expliquée par un effet fondateur (depuis le centre d'origine), suivi d'une dispersion vers le sud de l'Australie. Un événement de vicariance (38 Ma) est à l'origine de l'apparition de deux espèces distinctes, chacune dans une zone géographique restreinte (*R. tomentosa* dans les Caraïbes et *R. baculifera* en Australie). La deuxième colonisation a eu lieu par dispersion suivie de deux événements successifs de vicariance. Le premier distingue une espèce du sud de l'Australie à une espèce ancestrale retrouvée à la fois aux Caraïbes et au Pacifique Sud-Ouest ; le second sépare une espèce dans les Caraïbes (*R. profunda*) d'un ancêtre Pacifique Sud-Ouest strict qui se diversifia par la suite. Malgré ces deux événements de colonisation des Caraïbes, dont une ancienne (Crétacé inférieur), cette région reste pauvre en espèces de *Rhipilia* (uniquement deux), et ces dernières semblent être isolées géographiquement (pas de dispersion vers les autres régions). Bien que *R. tomentosa* ait été reportée dans l'Indo-Pacifique et d'autres espèces de *Rhipilia* dans l'Atlantique Ouest Tropical, ces signalements doivent être validés. Ici encore, cela pourrait indiquer des espèces en voie d'extinction.

L'ouest de l'océan Indien a, quant à lui, été colonisé plusieurs fois de manière indépendante par dispersions ou effets fondateurs, mais relativement récemment, durant le Miocène (8 Ma) et donc sous une configuration des océans comparable à l'actuelle. A une échelle provinciale, le Pacifique tropical Sud-Ouest et l'ouest de l'océan Indien sont séparés par plusieurs barrières géographiques, telles que celle du milieu de l'océan Indien (« *Middle Indian Ocean barrier* ») ou encore les archipels indo-australasiens et l'Australie. Différentes hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ces colonisations successives: 1) ces espèces ont su franchir ces barrières ; 2) ces dispersions ont été favorisées par un facteur anthropique ; 3) ces dispersions de longue distance correspondraient plutôt à une succession graduelle de dispersions de courte distance que l'échantillonnage génétique et géographique de cette étude ne permet d'illustrer. De plus, quelques recolonisations vers la zone d'origine sont également notées, mais s'arrêtent à l'Indonésie, ce qui indiquerait ici la présence de barrières de dispersion empêchant une expansion au-delà. De plus, aucune spéciation au sein de l'ouest de l'océan Indien n'est perçue suite à sa colonisation et cette province ne paraît donc pas être une zone de diversification pour les Rhipiliaceae.

Enfin, les îles océaniques du Pacifique (Micronésie, Polynésie, Guam) ont été colonisées depuis la région source par des événements de dispersion et d'effets fondateurs qui restent néanmoins peu nombreux et relativement récents (<16 Ma), ce qui est concordant avec l'histoire récente de ces îles.

4.c. Diversité géographique des Rhipiliaceae et barrières de dispersion

Comme démontré récemment dans différentes études, l'inférence de l'histoire biogéographique couplée à une révision taxonomique met en évidence des répartitions géographiques des espèces concernées plus restreintes qu'initialement supposées (par ex. Silberfeld et al., 2013). En effet, à l'issue de nos travaux, les espèces de Rhipiliaceae semblent être confinées au sein d'une même région, d'un même domaine, voire au sein d'une même province pour beaucoup d'entre elles (15 espèces sur les 21). Notamment, les espèces initialement supposées pantropicales (ex. *R. tomentosa*) ne sont en réalité présentes que dans une seule région, domaine et province, sous réserve d'un échantillonnage supplémentaire et d'une vérification taxonomique des signalisations géographiques publiées par ailleurs.

La plus grande diversité des Rhipiliaceae est retrouvée dans l'IAA et l'Indo-Pacifique central pour les échelles de la région et du domaine (13 espèces) loin devant les autres zones géographiques qui ne présentent qu'une à quatre espèces (voir Tableau 37). À l'échelle plus fine de la province, le centre de diversité correspondrait plus précisément au Pacifique Sud-ouest, avec 13 espèces dont 10 exclusives à cette zone. Cependant, ces résultats doivent être interprétés avec précaution, compte tenu à la fois de l'absence de données pour certaines régions et des contrastes dans l'effort d'échantillonnage des régions prospectées. En effet, la Nouvelle-Calédonie est une zone pour laquelle un effort d'échantillonnage particulièrement soutenu a été déployé dans le temps et dans l'espace, alors que pour d'autres zones, les données sont plus fragmentaires. Il n'est pas exclu que les taux de diversité actuels changent avec un effort d'échantillonnage plus important dans les régions peu ou pas prospectées. Néanmoins, à efforts d'échantillonnage comparables (par ex. Chesterfield/récifs d'Entrecasteaux vs Madagascar ou Papouasie-Nouvelle-Guinée), le contraste de diversité est réel et soutenu.

Par ailleurs, la répartition des Rhipiliaceae strictement à l'ouest des différents océans, mise en avant par Millar et Kraft (2001), semble ici moins nette, avec des espèces présentes à l'ouest de l'Australie (est de l'océan Indien). Les espèces apparaissent tout de même majoritairement distribuées de manière occidentale, mais il est possible que cela résulte d'un biais d'échantillonnage. Une prospection des régions à l'est des océans (par ex. l'ouest du Triangle de Corail) pourrait modifier ce schéma qui n'est pas observé dans les familles voisines des Rhipiliaceae et difficilement explicable en l'état actuel.

Enfin, l'existence d'espèces exclusives peut être expliquée par des barrières géographiques limitant la dispersion. Il s'agit notamment de l'Isthme de Panama contribuant à l'isolement des espèces des Caraïbes, l'*upwelling* du Benguela qui agit comme une barrière entre l'Atlantique et l'ouest de l'Indo-Pacifique, la barrière de l'est du Pacifique (« *Eastern Pacific barrier* ») pouvant expliquer l'absence totale d'espèces de Rhipiliaceae dans l'est du Pacifique, la séparation des océans Pacifique et Indien par le détachement de l'Australie au sud et la formation des archipels indo-australasiens au nord durant le Miocène ou encore la barrière du milieu de l'océan Indien, limitant les dispersions entre l'ouest de l'océan Indien et l'Indopacifique central comme également mis en évidence pour d'autres groupes tels que celui des poissons (Cowman et Bellwood, 2013 ; Hodge et Bellwood, 2016) ou coraux (Keith et al. 2013).

4.d. L'Indo-Pacifique central, centre d'origine et d'accumulation des espèces de Rhipiliaceae

Aux échelles de la région et du domaine, l'IAA et l'Indo-Pacifique central apparaissent comme les centres d'origine des Rhipiliaceae et présentent un nombre considérable d'événements de spéciation conduisant à une richesse spécifique largement supérieure aux autres régions (même celles intégrées initialement à la Mer de Téthys). Tandis que les premiers événements de spéciation des Rhipiliaceae au sein de l'Indo-Pacifique central précèdent la formation de l'IAA (100 Ma), l'intensification de la diversification qui suivit (60-10 Ma) correspond à la formation du Triangle de Corail par de grands ensembles de récifs coralliens séparés par des eaux plus profondes et qui constitue un *hotspot* de biodiversité (Hall, 2002 ; Renema et al., 2008). Ainsi, les Rhipiliaceae semblent coloniser préférentiellement des habitats en mosaïque tels que récifs et lagons. Ces milieux riches et complexes offrent des opportunités de diversification écologique ou de colonisation de nouveaux habitats et agissent comme des moteurs de cladogenèse en favorisant la spéciation et la diversification des groupes biologiques associés (Hall, 2002 ; Renema et al., 2008 ; Vieira et al., 2017). Cette hypothèse pourrait expliquer la diversification de la famille dans ces milieux.

Pour les Rhipiliaceae, l'IAA et l'Indo-Pacifique central sont à la fois une zone source depuis laquelle les espèces se dispersent et une zone qui peut être recolonisée secondairement, tandis que des événements de spéciation perdurent en interne. Ainsi la forte diversité observée dans cette région est expliquée par le double rôle de centre d'origine et d'accumulation pour les espèces de Rhipiliaceae et plus relativement de superposition, ce qui est, par ailleurs, en accord avec le modèle de « *biodiversity feedback* » de Bowen et al. (2013). Cette richesse spécifique répond également à l'hypothèse d'un endémisme marqué dans la région, puisque de nombreuses espèces de Rhipiliaceae y sont exclusives, comme chez les poissons par exemple (Carpenter et Springer, 2005 ; Tornabene et al., 2015). Enfin, cette étude ajoute un nouveau groupe pour lequel l'IAA est le centre de diversité.

Néanmoins, si l'on s'intéresse à l'échelle de la province, le centre d'origine et de diversité des Rhipiliaceae est plus précisément localisé au niveau du Pacifique Sud-Ouest tropical. L'analyse à cette échelle révèle qu'il ne s'agit par contre pas d'un centre d'accumulation puisque les recolonisations depuis les provinces préalablement colonisées se limitent au Triangle de Corail, et n'atteignent pas la province d'origine. À cette échelle, la famille des Rhipiliaceae se distinguerait alors des autres algues vertes siphonnées, et notamment des familles proches, Halimedaceae et Udoteaceae, en n'ayant pas un centre de diversité dans le Triangle de Corail. Le Pacifique Sud-Ouest tropical serait pour la première fois révélé comme un centre de diversité et d'origine chez les macroalgues.

Quoi qu'il en soit, et que l'on considère l'Indo-Pacifique central, l'IAA ou encore le Pacifique Sud-Ouest comme le centre de diversité, ce dernier est tropical et cette diversité s'amenuise selon un gradient longitudinal ou latitudinal, confirmant pour une famille supplémentaire, les résultats de Kerswell et al. (2006) à l'échelle des Bryopsidales.

B.II.5. Conclusion

Cette étude présente la première phylogénie calibrée dans le temps de la famille Rhipiliaceae et une inférence biogéographique permettant d'analyser son évolution et sa diversification spatio-temporelle. Les Rhipiliaceae sont apparues au Crétacé supérieur dans la Mer de Téthys et présentent actuellement une répartition globale au sein des océans Pacifique, Indien et Atlantique de l'Ouest. La famille présente un seul centre de diversité qui est tropical et localisé dans l'IAA, ou l'Indo-Pacifique central ou encore plus précisément dans le Pacifique Sud-Ouest tropical. La diversité décroît avec la distance par rapport à ce centre de manière longitudinale et latitudinale. La forte diversité des Rhipiliaceae observée dans cette zone peut être expliquée par les théories du centre d'origine et d'accumulation (sauf à l'échelle plus fine de la province). Les mécanismes majeurs expliquant la diversification spatiale de la famille sont la spéciation en sympatrie et la dispersion, mais également les effets fondateurs à l'échelle de la province. Aucune espèce n'est observée à très large échelle et la majorité des espèces sont restreintes à une zone géographique (que ce soit une région, un domaine ou une province). Dans cette étude, de nombreuses espèces nouvelles et exclusives sont particulièrement mises en évidence au sud-ouest du Pacifique et plus précisément en Nouvelle-Calédonie. Un plus fort échantillonnage des zones adjacentes pourrait peut-être étendre la distribution de ces espèces nouvelles, mais à ce jour, elles paraissent endémiques aux Chesterfield (*Rhipilia* sp1a, *Rhipilia* sp2c), aux îles Surprises (*Rhipiliopsis* sp1 cf. *R. mortensenii*), ou à la Nouvelle-Calédonie (*Rhipilia* sp2e) et ne sont pas même retrouvées en commun entre ces localités.

Quant aux barrières biogéographiques marines majeures, elles ne semblent pas avoir joué un rôle décisif dans l'histoire de diversification des Rhipiliaceae, mais restent néanmoins des barrières à la dispersion des espèces.

Certaines limites de l'étude apparaissent néanmoins, et sont liées à la décision de ne pas intégrer les données de répartition géographique des espèces lorsque des doutes sur leur identification des spécimens étaient émis. En effet, certaines espèces des Rhipiliaceae sont cryptiques ou forment des complexes non résolus et un important travail de vérification taxonomique des spécimens reportés dans les différentes zones géographiques devra être réalisé, avant de pouvoir intégrer ces données dans des études de biogéographie. De plus, les résultats souffrent également d'un biais d'échantillonnage avec un effort soutenu dans le Pacifique Sud-Ouest tropical, l'ouest de l'océan Indien ou encore l'est du Triangle de Corail, tandis que les données sont plus fragmentaires, voire inexistantes, pour d'autres régions. Il est donc probable qu'une plus forte richesse spécifique soit révélée avec l'acquisition de nouvelles données dans ces autres régions.

B.III INFÉRENCE DE TRAITS MORPHOLOGIQUES SUR LA PHYLOGÉNIE CALBRÉE DES UDOTEACEAE

B.III.1. Contexte

Un des principaux objectifs de l'étude de la diversité biologique est d'identifier les processus évolutifs qui sous-tendent la diversification spécifique (Givnish et Sytsma, 1997; Schluter, 2000; Givnish et al., 2000; Cox et Moore, 2000). L'origine d'une forte diversité morphologique et les processus évolutifs associés pour certaines lignées ou dans certaines régions ont attiré l'attention de nombreux chercheurs, notamment en botanique, pour l'étude de plantes terrestres (Harvey et al., 1994; Nee et al., 1995; Hou et al., 2011). Des processus explicatifs particuliers ont été proposés, comme les diversifications spécifiques rapides faisant suite à des événements paléontologiques et qui ont elles-mêmes conduit à de nombreuses espèces distinctes morphologiquement, pour lesquelles les traits expriment des adaptations écologiques (Givnish et Sytsma, 1997; Wang et al., 2009; Arakaki et al., 2011). Cependant, l'étude d'un grand nombre de taxons est nécessaire pour une meilleure compréhension globale des radiations rapides et des évolutions parallèles de traits morphologiques associées.

Les algues sont un modèle intéressant d'étude, en raison de leur ancienneté et de la longue période de temps au cours de laquelle l'évolution a produit une diversité morphologique et génétique considérable en comparaison à d'autres lignées de plantes plus récentes (Gunderson et al., 1987 ; Cedergren et al., 1988 ; Zechman et al., 1990 ; Bhattacharya et al., 1992 ; Olsen et al., 1994 ; Ragan et al., 1994 ; Saunders et al., 1995). Au sein des Chlorophyta, et plus précisément des Bryopsidales, les Udoteaceae présentent un schéma de diversification particulier, avec une variabilité morpho-anatomique élevée malgré une simplicité anatomique — rappelons que ces algues siphonnées formées à partir d'une seule cellule ont des morphologies très diversifiées, allant de formes filamenteuses simples ou en touffes de siphons libres jusqu'à des formes plus complexes en lames, capitules ou composées de différentes structures (glomérules et flabellules), certaines d'entre-elles étant calcifiées d'autres non. De plus, cette diversité morphologique, mais également les différents cas de convergence ou de similarité morphologiques ont complexifié les travaux taxonomiques et généré de nombreuses erreurs d'identification. Plusieurs travaux ont été consacrés à l'étude de cette famille en s'intéressant notamment aux différents caractères morphologiques, à des fins de taxonomie comme la monographie de référence de Gepp et Gepp (1911) ou les travaux sur les *Udotea* de la région Caraïbes de Littler et Littler (1990a), ou pour des analyses en cladistique (Vroom et al., 1998), ou encore en les combinant avec des approches de phylogénie moléculaire (Kooistra, 2002). Ces études ont permis d'identifier les caractères pertinents pour la discrimination entre espèces et ceux, au contraire, homoplastiques, et d'émettre des hypothèses concernant l'ancêtre de cette famille. Cependant, l'association entre le phénotype et le génotype au sein des Udoteaceae reste encore à ce jour inexplicée, et cela fait de la famille un cas très intéressant pour l'étude de l'évolution des traits inférés sur un cadre moléculaire.

L'étude présentée au chapitre A.I, notamment basée sur des méthodes de délimitation d'espèces, a permis d'émettre de premières propositions de révision taxonomiques. Néanmoins, quelques cas plus complexes n'ont pu être résolus (par ex. le « complexe Caraïbes »), en raison notamment de la diversification très récente et rapide des espèces et des convergences morphologiques observées au

sein de ce clade. Une analyse en inférence de caractères morpho-anatomiques (incluant notamment ceux considérés par les auteurs précédents) sur la phylogénie calibrée des Udoteaceae apparaissait donc ici pertinente pour identifier ceux qui sont discriminants pour les différents genres redéfinis et ainsi documenter leur diagnose. Cela permet également d'explorer l'évolution de ces différents traits au cours de l'histoire des Udoteaceae, de tester les différentes hypothèses émises, notamment relatives aux états ancestraux des Udoteaceae (par ex. concernant la calcification ou la cortication), et ainsi, tenter d'identifier l'origine d'une telle diversité morphologique au sein de cette famille.

Les approches permettant l'étude conjointe des génotypes et phénotype ont connu un récent essor grâce aux nouvelles méthodes d'analyse disponibles, notamment statistiques (Dubois, 2007, Rabosky et al., 2013). Ces dernières permettent de proposer des hypothèses taxonomiques basées sur des données variées (données moléculaires, traits morphologiques, écologiques, fonctionnels, temps de divergence, etc.) qui seront analysées dans une approche de taxonomie intégrative (Dayrat, 2005 ; Schlick-Steiner et al., 2010 ; Garbino, 2018).

Ainsi, ce volet de notre étude a pour objectifs de : 1) produire une phylogénie calibrée dans le temps basée sur un échantillonnage le plus riche et complet à ce jour ; 2) estimer la pertinence des caractères morphologiques en quantifiant leur signal phylogénétique ; 3) reconstruire les états ancestraux de ces caractères afin d'examiner leurs trajectoires évolutives au cours de l'histoire des Udoteaceae ; 4) vérifier les différentes hypothèses émises par les précédents auteurs, et illustrer la morphologie de l'ancêtre des Udoteaceae ; 5) identifier les potentielles synapomorphies définissant des groupes monophylétiques, mais également relever les caractères homoplastiques et ainsi aider à la résolution taxonomique tout en permettant de documenter la diagnose des genres.

III.2. Suppléments matériels et méthodes

2.a. Reconstructions phylogénétiques et datation

La reconstruction phylogénétique calibrée dans le temps a été réalisée selon la méthode et les points de calibration présentés au chapitre B.I. Le nombre d'espèces considérées dans cette étude s'élève à 43 — les deux espèces « *Rhipidosiphon* sp HADL08566 » et « *Poropsis* sp HADL08526 » d'Hawaii n'ont pas été considérées par manque de données morphologiques associées. Les résultats concernant la phylogénie et la datation des Udoteaceae (Annexe 26) étant similaires à ceux présentés au chapitre B.I, ils ne seront pas repris ici.

2.b. Traits étudiés

Une sélection de 30 traits a été analysée dans le cadre de cette étude. Elle englobe des aspects de morphologie externe relatifs à la forme générale du thalle, au stipe, à la fronde ou encore à l'attachement du thalle au substrat, mais également des caractères anatomiques tels que le diamètre et l'aspect des siphons, leur disposition, leur ramification ou encore la présence de structures secondaires.

Ainsi, l'analyse regroupe deux traits quantitatifs continus, dix traits discrets et binaires et 20 traits discrets et multivariés. L'ensemble des caractères étudiés et les différents états considérés sont

détaillés en annexe 27. Les valeurs des caractères associées à chaque espèce ont été reportées au sein d'une matrice encodée. Lorsqu'une espèce présentait du polymorphisme pour un trait donné, le codage a été réalisé de manière à prendre en compte cette variabilité. Par contre, pour les espèces *Penicillus capitatus* et *P. nodulosus*, présentant des phases de vie morphologiquement distinctes, seuls les états de la phase « *Penicillus* » ont été considérés. Les termes et concepts morphologiques considérés dans cette étude, reprenant pour la plupart ceux de Gepp et Gepp (1911), Littler et Littler (1990a) ou Farghaly (1980), sont définis dans le glossaire.

2.c. Analyses du signal phylogénétique et des corrélations entre traits

L'estimation du signal génétique a été réalisée, pour les traits continus, par le calcul des statistiques K de Blomberg (Blomberg et al., 2003) et λ de Pagel (Pagel, 1999). Ces deux statistiques permettent de comparer la variance du trait par rapport à celle attendue selon le modèle de « *Brownian motion* » (BM). Pour la statistique de Blomberg, si $K = 1$ signifie qu'il y a un fort signal phylogénétique et une évolution du trait en accord avec le modèle BM ; si $K < 1$, le signal phylogénétique est plus faible que selon le modèle de BM ; si $K = 0$, il n'y a pas de signal phylogénétique, et le trait a évolué de manière indépendante à la phylogénie (c.-à-d., que les taxons proches phylogénétiquement ne se ressemblent pas plus que ceux éloignés) ; et enfin, si $K > 1$, un signal phylogénétique plus fort qu'attendu par le modèle de BM est observé, et les taxons proches phylogénétiquement sont plus similaires morphologiquement que selon le modèle BM. Le calcul de la *p-value* permet également d'estimer la significativité du signal phylogénétique observé (soit si les proches voisins sont plus similaires pour un trait donné qu'une paire de taxons prise au hasard). Pour la statistique de Pagel, si $\lambda = 0$ ou proche de 0, alors il n'y a pas de signal phylogénétique pour le trait (évolution indépendante de la phylogénie). Si $\lambda = 1$, un fort signal phylogénétique existe et le trait a évolué selon un modèle de BM (la covariance entre des espèces voisines correspond à celle observée sur la phylogénie). Des valeurs de λ comprises entre 0 et 1 indiquent qu'un signal phylogénétique existe, mais que ce dernier n'a pas évolué selon un BM modèle, mais plutôt sous un autre processus. Ces analyses ont été effectuées sur R avec la fonction « *phylosig* » du package « *phytools* » (Revell, 2012).

L'analyse pour les traits discrets a été réalisée par le calcul de la statistique D (Fritz et Purvis, 2010), également liée au modèle de BM. Si $D < 0$, le trait montre un fort signal phylogénétique tandis que si $D > 0$, le trait démontre moins de signal phylogénétique que selon le modèle de BM. Ces calculs ont été menés avec la fonction « *phylo.d* » du package « *caper* » sur R (Orme, 2013).

La corrélation entre les différents traits discrets a été évaluée par le test de Pagel avec la fonction « *fitpagel* » du package « *phytools* » sur R. La corrélation des traits continus a été évaluée par l'analyse des contrastes phylogénétiques indépendants avec le package « *nlme* » sur R. Les taxons avec des valeurs manquantes (ou NA) ont dû être retirés de l'analyse.

Pour les traits discrets, uniquement des traits binaires peuvent être estimés par la statistique D pour le signal phylogénétique et la statistique de Pagel pour la corrélation. Les traits discrets multivariés ont donc été transformés en traits binaires pour répondre à ces exigences (voir annexe 27 pour la transformation).

2.d. Reconstructions ancestrales

Les reconstructions ancestrales ont également été conduites sur R avec le package « phytools ». La fonction « contMap » a été utilisée pour les traits continus. Pour les traits discrets, qu'ils soient binaires ou multivariés, la fonction « make. Simmap » a été employée, avec 1 000 simulations. Pour les traits avec des valeurs manquantes (ou NA) pour certaines espèces (par ex. les traits concernant le stipe chez les espèces sessiles), une égale probabilité à chaque valeur du trait a été attribuée afin de ne pas biaiser l'analyse.

B.III.3. Résultats

3.a. Signal phylogénétique

L'analyse du signal phylogénétique sur les deux traits continus par le test de Pagel (λ) indique la présence d'un fort signal phylogénétique selon un modèle de BM pour le diamètre des siphons du stipe et un signal phylogénétique suivant un modèle autre que le BM pour les siphons de la fronde. Le test de Bloomberg (K) retrouve également un signal phylogénétique pour les deux traits, mais plus faible que selon un modèle de BM. (Tableau 40)

Tableau 40 : Résultats de l'analyse du signal phylogénétique (PS) pour les traits continus par calcul de la statistique de Bloomberg (K) et de Pagel (λ). Le signal phylogénétique est estimé fort si $K > 1$ ou $\lambda \geq 1$ et faible si $0 < K < 1$. Si $0 < \lambda < 1$, le PS ne suit pas le modèle de BM.

Traits continus	K	pval	Lambda	LogL	LogO	Pval	Fitting Model
Diamètre de siphons du stipe	0,6399857	0,001	1,013083	-191,0174	-200 737	1,038523 e-05	BM
Diamètre de siphons de la fronde	0,3273027	0,059	0,8986201	-253,3328	-257,5056	0,003866038	OU

Pour les traits discrets, un signal phylogénétique est relevé pour 17 des 27 traits étudiés (Tableau 41). Parmi eux, le type de constrictions (-1,25), le mode de croissance (-2,05) ou encore la présence ou l'absence d'un stipe (-0,96) montrent les valeurs de signal phylogénétique les plus élevées. À l'inverse, dix autres traits ne montrent pas de signal phylogénétique (ou très faible) et parmi les valeurs les plus faibles de signal phylogénétique se trouvent la ramification du stipe (1,04), le type de dichotomies (1,36) ou encore l'aspect des siphons du stipe (1,79).

3.b. Reconstructions ancestrales et corrélations

L'analyse globale des corrélations entre les différents caractères morphologiques est disponible en annexe 28. Les résultats de la reconstruction ancestrale pour chaque caractère sont présentés en annexe 29 et un résumé détaillant leur corrélation avec les autres caractères, la condition ancestrale pour ledit caractère ainsi que les potentiels cas de synapomorphie, homoplasie ou simplésiomorphie est également proposé.

Tableau 41 : Résultats des analyses de signal phylogénétique sur les caractères discrets. Les traits indiqués en gras présentent un fort signal phylogénétique ($D < 0$).

Traits	D estimé	P (D) par rapport à processus aléatoire	P (D) par rapport à BM
Traits binaires			
Stipe (présence ou absence)	-0,9551923	0	0,957
Calcification	-0,8089821	0	0,938
Présence ou absence de pores sur la surface calcifiée des siphons	-0,3444704	0	0,775
Type de stipe (mono ou multisiphonné)	-0,7550428	0,004	0,824
Forme du stipe (simple ou ramifié)	1,035196	0,496	0,035
Taille dégressive des siphons	0,9387927	0,375	0,005
Disposition des siphons primaires	-0,2950258	0	0,762
Type de dichotomies des siphons	1,357264	0,846	0,003
Présence ou absence de constrictions supra-dichotomiques	0,9476334	0,303	0
Port extérieur	-2,054558	0	0,961
Traits multivariés (transformés en binaires)			
Cortication du thalle	-0,344621	0	0,789
Forme de la fronde	-0,4172899	0	0,826
Épaisseur de la fronde	-0,07478216	0,001	0,571
Composition de la fronde	0,4464018	0,049	0,181
Attachement du thalle au substrat	-0,2934843	0	0,735
Jonction stipe-fronde	-0,2149205	0,003	0,661
Diamètre des siphons de la fronde (classes)	-0,2177721	0	0,691
Aspect des siphons de la fronde	0,949624	0,394	0,005
Arrangement des siphons de la fronde	0,1973884	0,003	0,315
Structures secondaires sur les siphons de la fronde	-0,7253357	0	0,947
Alignement des dichotomies	-0,5198916	0,001	0,839
Type de constrictions supra-dichotomiques	-1,252544	0	1
Cortication de la fronde	-1,046853	0	0,981
Structures secondaires sur les siphons du stipe	-0,3462864	0	0,8
Cortication du stipe	-0,3634745	0	0,801
Mode de ramification des siphons	0,6545989	0,168	0,287
Diamètre des siphons du stipe (classes)	0,04368749	0,004	0,472
Aspect des siphons du stipe	1,786454	0,852	0,021

De manière générale, l'état ancestral (plésiomorphie) a pu être identifié pour la majorité des traits, à l'exception de six d'entre eux (indiqués par des « X » en tableau 42). De même, de nombreux cas d'homoplasie (par convergence ou parallélisme), de régression ou encore des synapomorphies ont pu être relevés et documentent les trajectoires évolutives des différents traits étudiés. Le tableau 3 reporte pour chaque trait la pertinence phylogénétique et taxonomique ainsi que l'état estimé pour l'ancêtre des Udoteaceae.

Par la suite, seuls quelques caractères, considérés comme remarquables pour leur pertinence taxonomique ou les schémas macroévolutifs qu'ils traduisent, seront détaillés.

Tableau 42 : Résumé du signal phylogénétique, de la pertinence taxonomique et de l'état ancestral pour chacun des traits étudiés. L'absence de résultats probants pour le caractère donné est indiquée par un « X ».

CARACTÈRES	SIGNAL PHYLOGÉNÉTIQUE	STATUT ET PERTINENCE TAXONOMIQUE	ESTIMATION DE L'ÉTAT POUR L'ANCÊTRE DES UDOTEACEAE
Stipe (présence ou absence)	oui	Présence : simplésiomorphie Absence : homoplasie/synapomorphie	Présence
Calcification (présence ou absence)	oui	Présence : simplésiomorphie Absence : homoplasie/synapomorphie	Calcifié
Surface calcifiée poreuse ou non poreuse	oui	Absence de pores : simplésiomorphie Présence de pores : homoplasie	Non poreuse
Type de stipe	oui	Multisiphonné : simplésiomorphie Monosiphonné : homoplasie	Multisiphonné
Forme du stipe	non	Simple : simplésiomorphie Ramifié : homoplasie	Non ramifié
Taille dégressive des siphons	non	X	X
Disposition des siphons primaires	oui	Sur un plan : simplésiomorphie Sur plusieurs plans : homoplasie/synapomorphie	Sur un plan
Type de dichotomies	non	Isomorphes : simplésiomorphie Anisomorphes : homoplasie/synapomorphie	Isomorphes
Constrictions supra-dichotomiques (présence ou absence)	non	Présence : simplésiomorphie Présence ou absence : homoplasie/synapomorphie	Constrictions au-dessus des dichotomies
Port extérieur	oui	Axe rampant et dressé : simplésiomorphie Axe dressé seul : synapomorphie	Rampant et dressé
Cortication du thalle	oui	Cortication totale : Simplésiomorphie Cortication partielle : homoplasie Absente : homoplasie/synapomorphie	Cortication totale
Forme de la fronde	oui	Flabellée : simplésiomorphie En capitule : homoplasie Cespiteuse : homoplasie/synapomorphie Axe avec différentes structures : synapomorphie Cyathiforme et filiforme : autapomorphie	Flabellée
Épaisseur de la fronde	oui (faible)	Pluristromatique ou en touffe : simplésiomorphie Monostromatique : homoplasie/synapomorphie	Pluristromatique
Composition de la fronde	non	Unique : simplésiomorphie Multiple : homoplasie/synapomorphie	Unique : 1 fronde par individu
Attachement du thalle	oui	Pour les trois états : homoplasies/ synapomorphies	X
Diamètre des siphons de la fronde (classes de taille)	oui	X	X
Aspect des siphons de la fronde	non	X	X

Arrangement des siphons de la fronde	non	Parallèles à subparallèles : simplésiomorphie Entremêlés : homoplasie/synapomorphie Subparallèles à entremêlés : homoplasie	Parallèles à subparallèles
Structures secondaires sur les siphons de la fronde	oui	Appendices : simplésiomorphie Protubérances : homoplasie Aucune : homoplasie/synapomorphie	Appendices
Cortication de la fronde	oui	Cortication complète : simplésiomorphie Cortication incomplète : homoplasie Absence : homoplasie/synapomorphie	Complète
Alignement dichotomies	oui	Non alignées : simplésiomorphie Alignées : homoplasie Alignées à la base : homoplasie/synapomorphie	Non alignées
Type de constriction	oui	Asymétriques : simplésiomorphie Symétriques : homoplasie/synapomorphie	Asymétriques
Structures secondaires sur les siphons du stipe	oui	Appendices : simplésiomorphie Siphons latéraux descendants : homoplasie Aucune : homoplasie/synapomorphie	Appendices
Cortication du stipe	oui	Cortication complète : simplésiomorphie Pseudocortex : homoplasie Absente : homoplasie/synapomorphie	Cortication complète
Mode de ramification des siphons	non	Dichotomie : simplésiomorphie Verticille : synapomorphie (spécifique) Pseudo-verticille : homoplasie/synapomorphie (spécifique)	Dichotomie
Jonction stipe-fronde	oui	Continue : simplésiomorphie Marquée : homoplasie	Continue
Diamètre des siphons du stipe (classes de taille)	non	X	X
Aspect des siphons du stipe	non	Anguleux : apomorphie Autres états : homoplasie	X
Diamètre des siphons de la fronde (quantitatif)	oui	X	95 µm
Diamètre des siphons du stipe (quantitatif)	oui	X	70 µm

(i) Forme de la fronde

La forme de la fronde est corrélée à la présence ou l'absence du stipe, au diamètre des siphons de la fronde, à leur arrangement (par ex. parallèles) et à leur disposition (sur un ou plusieurs plans), au type de constrictions au-dessus des dichotomies, à la présence de structures secondaires et à la cortication (du thalle, du stipe et de la fronde), ainsi qu'à la présence ou l'absence de pores sur la surface calcifiée des siphons.

La forme ancestrale la plus probable est celle en lame (flabellée) (Figure 50). Cette simplésiomorphie est retrouvée chez les genres actuels *Udotea* s. s., *Flabellia*, *Glaukea*, *Ventalia* et *Rhipidosiphon*. Plusieurs autres états dérivés sont observés et sont apparus plus récemment. La forme cespiteuse en touffe de siphons libres est un état dérivé synapomorphe du genre *Chlorodesmis* et est également retrouvé chez *Rhipidodesmis* (ce dernier est monospécifique). La forme filamenteuse est observée chez le genre monospécifique *Poropsis* (autapomorphie). Quant à la forme en capitule, il s'agirait d'une homoplasie de parallélisme retrouvée majoritairement au sein du « complexe Caraïbes » et issue d'évolutions indépendantes depuis la forme en lame (au minimum quatre fois). Cet état apparaît néanmoins en synapomorphie pour les espèces *Penicillus pyriformis* et *P. dumetosus*. La forme cyathiforme n'est apparue qu'une seule fois au sein des Udoteaceae et caractérise l'espèce *Udotea cyathiformis* (autapomorphie). Enfin, la présence de plusieurs structures sur axe est une synapomorphie caractérisant le genre *Tydemania* et est observée chez *Rhipocephalus phoenix*. Aucune régression vers l'état ancestral depuis un état dérivé n'est observée.

Le « complexe Caraïbes » est particulier pour ce caractère puisqu'il dispose à la fois d'espèces de forme ancestrale, et de formes dérivées.

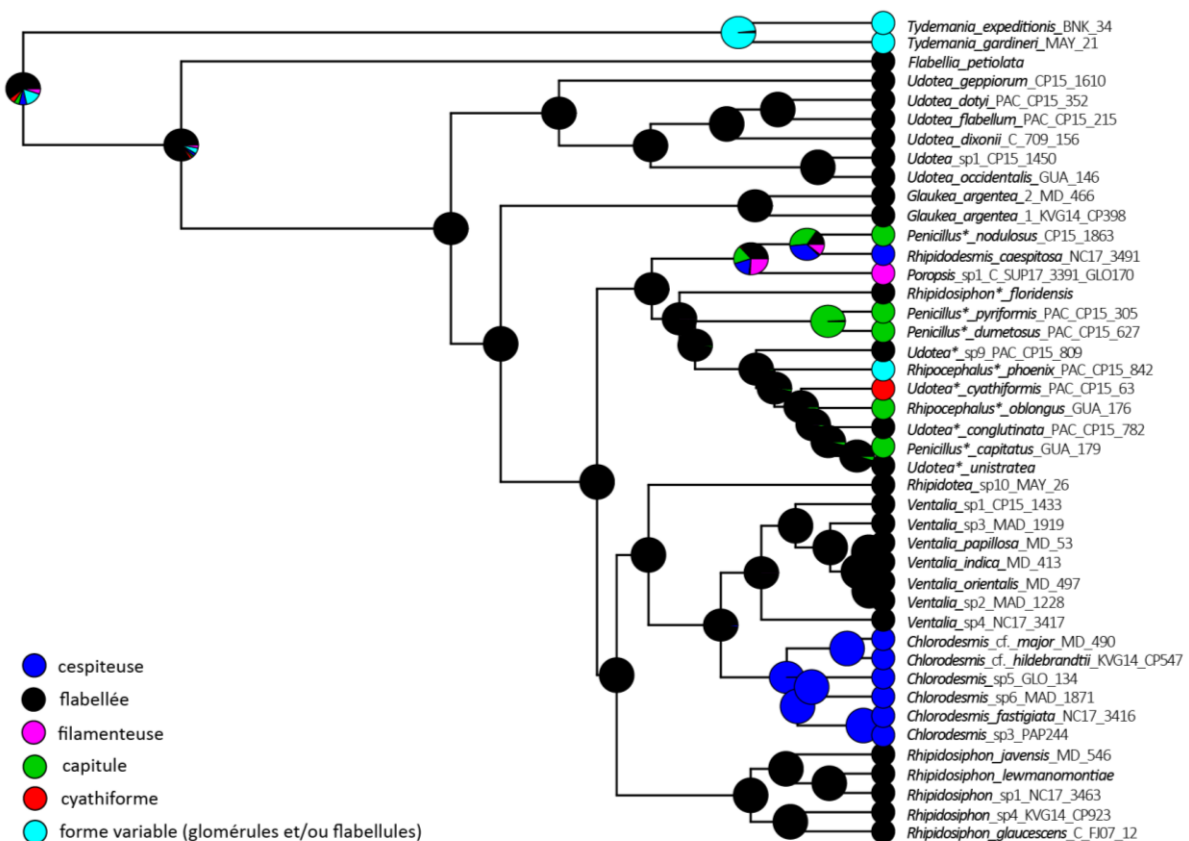


Figure 50 : Résultats des estimations ancestrales pour la forme de la fronde, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud.

(ii) Stipe (présence, absence) et type (mono, multisiphonné)

La présence ou l'absence du stipe est corrélée à la calcification du thalle, à la disposition des siphons (sur un ou plusieurs plans), à la présence de structures secondaires sur les siphons du stipe et à sa cortication.

La condition ancestrale est la présence d'un stipe (Figure 51). Cette symplesiomorphie est retrouvée dans la majorité des genres. L'absence de stipe est un état dérivé apparu *a minima* trois fois de manière indépendante sous forme d'homoplasie de convergence pour les genres *Rhipidodesmis*, *Tydemania* et *Chlorodesmis*. L'absence de stipe est également une synapomorphie pour ces deux derniers.

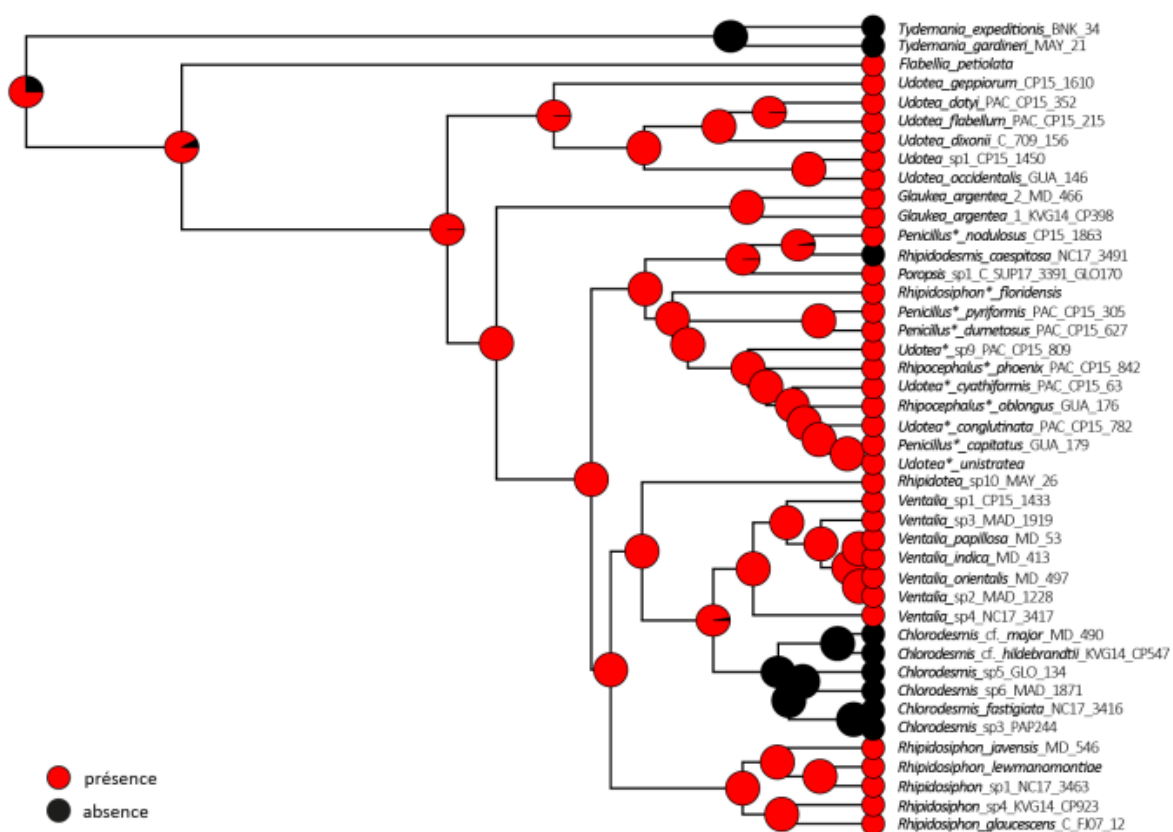


Figure 51 : Résultats des estimations ancestrales pour la présence ou absence du stipe, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud

Le caractère mono ou multisiphonné du stipe est corrélé à sa cortication, à la présence ou l'absence de pores à la surface des siphons, au diamètre des siphons de la fronde, à l'épaisseur de la fronde, ainsi qu'au type d'attachement du thalle.

Le stipe de l'ancêtre des Udoteaceae serait multisiphonné (Figure 52). La majorité des genres actuels ont gardé cet état ancestral (symplesiomorphie). La présence d'un stipe monosiphonné est un état dérivé homoplastique (par convergence) apparu *a minima* trois fois dans l'histoire des Udoteaceae, à l'échelle spécifique au sein du « Complexe Caraïbes » et du genre *Ventalia* et chez l'ancêtre des

espèces du genre *Rhipidosiphon*. Chez ce dernier, un cas de réversion depuis l'état dérivé (monosiphoné) vers l'état ancestral des Udoteaceae (multisiphoné) est aperçu pour l'espèce *R. glaucescens*.

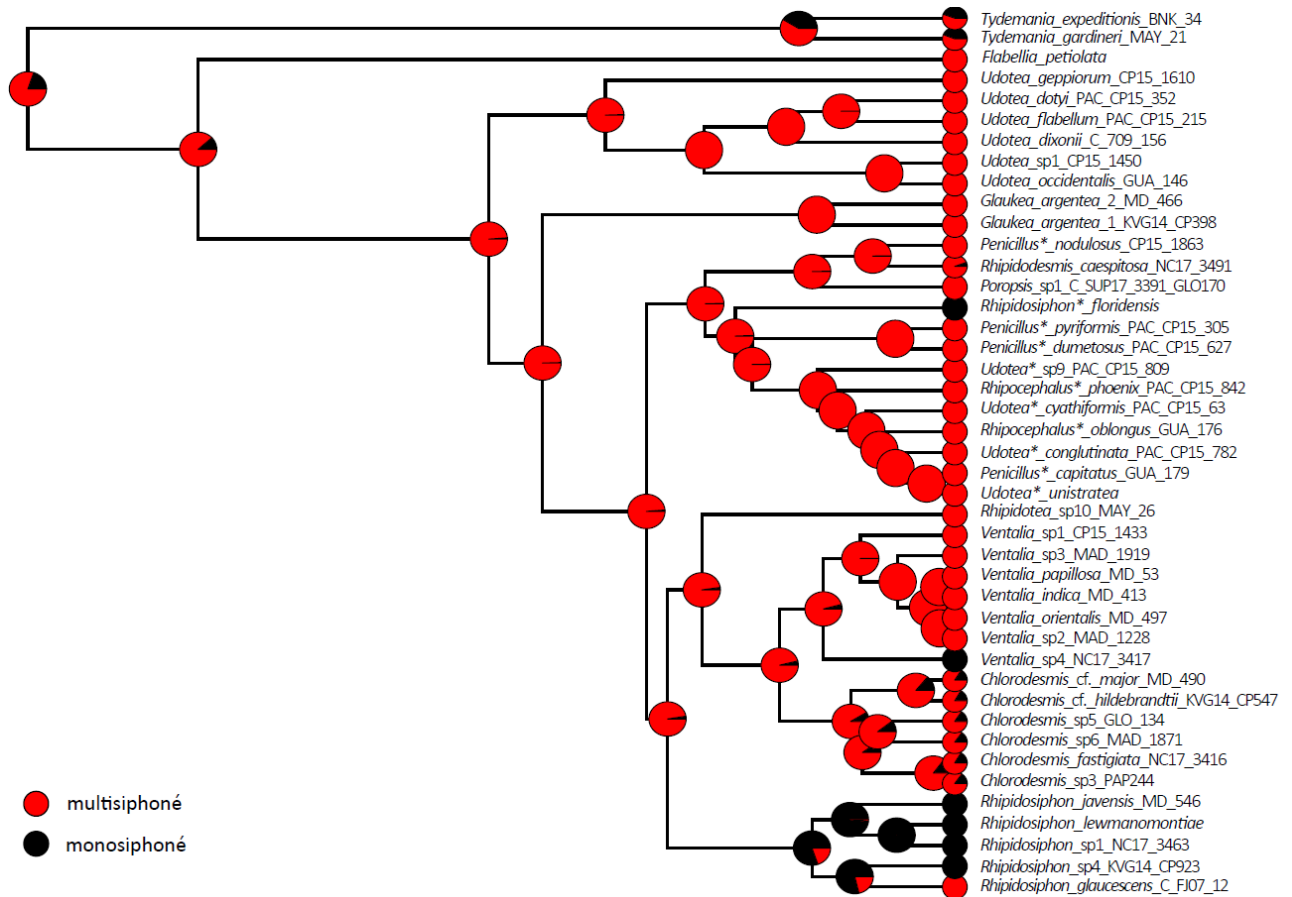


Figure 52 : Résultats des estimations ancestrales pour le type de stipe, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.

(iii) Calcification et présence ou absence de pores

La calcification est corrélée à la présence ou l'absence du stipe.

L'ancêtre des Udoteaceae apparaît comme calcifié (Figure 53). La calcification est une symplesiomorphie partagée par la majorité des genres d'Udoteaceae. L'absence de calcification est un état dérivé apparu trois fois indépendamment dans l'histoire des Udoteaceae, représentant une homoplasie de convergence. L'absence de calcification correspond à une synapomorphie pour le genre *Chlorodesmis* et probablement aussi pour les genres *Flabellia* et *Rhipidodesmis* (monospécifiques). Depuis cet état dérivé, aucune réversion vers un état de calcification n'est observée.

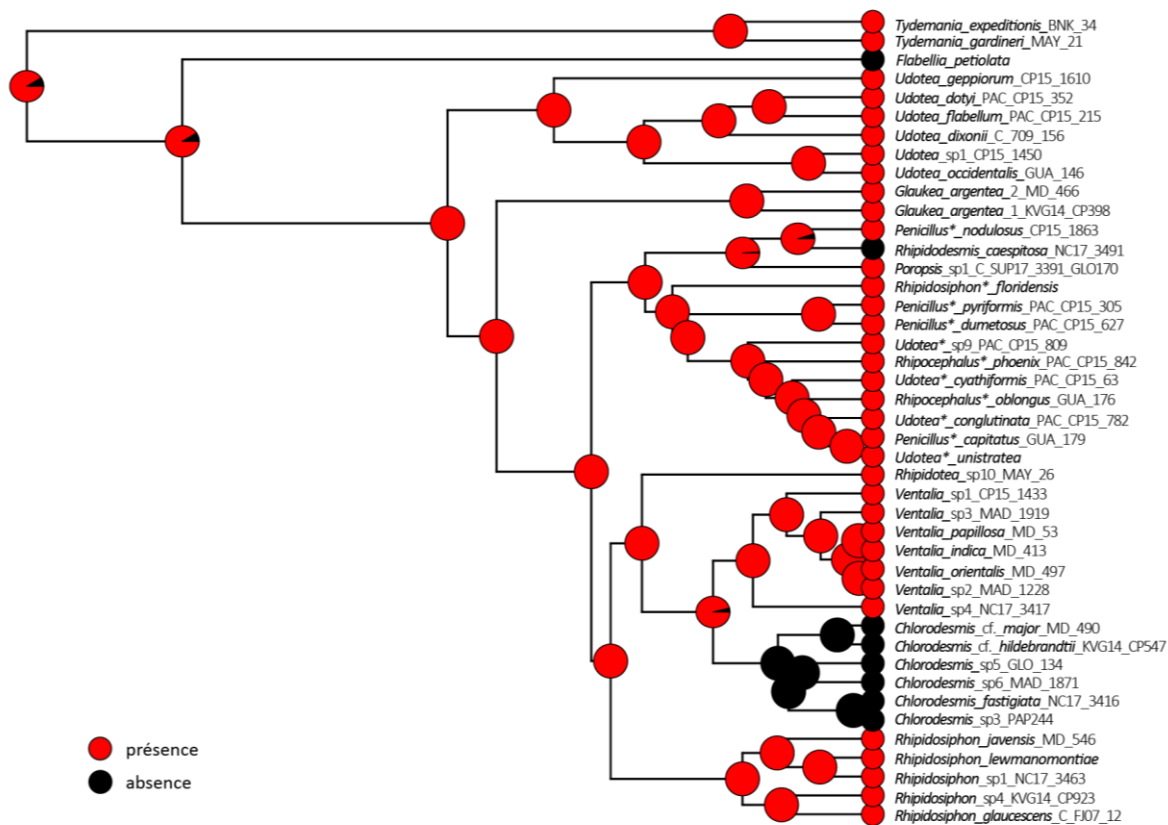


Figure 53 : Résultats des estimations ancestrales pour la présence ou absence de calcification, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.

La présence ou l'absence de pores en surface des siphons calcifiés est, quant à elle, un caractère corrélé à la cortication et à l'épaisseur de la fronde, au diamètre des siphons ainsi qu'aux structures secondaires sur les siphons.

L'estimation ancestrale semble favoriser une surface non-poreuse pour l'ancêtre des Udoteaceae, mais les probabilités des deux états sont proches. (Figure 54). L'absence de pores serait une symplesiomorphie retrouvée pour les genres *Udotea* s. s., *Glaukea* et *Ventalia*, mais avec des schémas évolutifs différents. Pour les deux premiers genres, il s'agit d'un héritage direct, tandis que l'absence de pores est retrouvée chez *Ventalia* à partir d'un événement de réversion depuis un état dérivé vers l'état ancestral. Par ailleurs, l'absence de pores est également retrouvée par réversion à l'échelle spécifique au sein du genre *Rhipidosiphon* (*R. glaucescens* et *R. lewmanomontiae*) et du « complexe Caraïbes » (*Rhipidosiphon floridensis* et *Udotea* sp.).

La présence de pores à la surface des siphons correspondrait à un état dérivé ayant évolué deux fois (ancestralement pour la lignée *Tydemania* puis vers 100 Ma). Cet état dérivé a ensuite été conservé au cours des multiples spéciations subjacentes et retrouvé actuellement dans un grand nombre d'espèces d'Udoteaceae (homoplasie de parallélisme). Une apparition secondaire et plus récente est notée au niveau spécifique au sein du genre *Ventalia* (*V. sp4*) dont l'ancêtre est non-poreux.

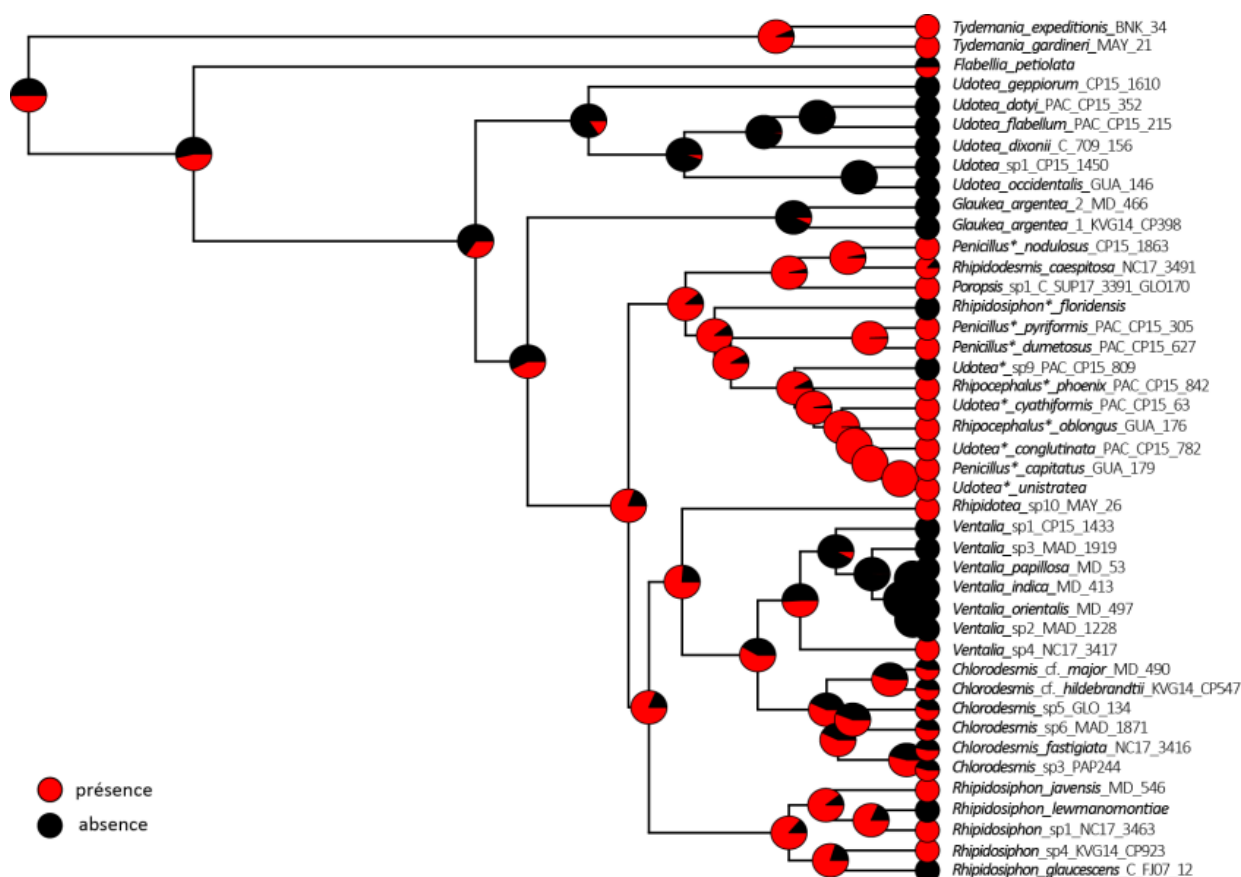


Figure 54 : Résultats des estimations ancestrales pour la présence ou absence de pores en surface calcifiée des siphons, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.

(iv) Cortication de la fronde, du stipe et du thalle

La cortication de la fronde est un caractère corrélé à la cortication du thalle, au diamètre des siphons, aux structures secondaires sur les siphons de la fronde et du stipe, au type de constriction et à la présence ou absence de pores sur la surface calcifiée.

L'état ancestral le plus probable est une cortication complète de la fronde (Figure 55). Les genres *Flabellia*, *Glaukea* et *Udotea* s. s. partagent cette symplesiomorphie.

L'absence de cortication de la fronde est apparue deux fois dans l'histoire des Udoteaceae (homoplasie de convergence) et est l'état le plus répandu aux niveaux générique et spécifique. Il représente notamment une synapomorphie pour les genres *Tydemania*, *Rhipidosiphon*, *Chlorodesmis*, le complexe « PPR » et le « complexe Caraïbes » et est également observé pour *Rhipidotea* (monospécifique). Cet état dérivé est directement issu de l'état de cortication complète. Une évolution depuis un état d'absence de cortication vers une cortication incomplète (protubérances) est observée au sein du genre *Ventalia*, mais aucun retour à l'état ancestral de cortication complète n'est observé.

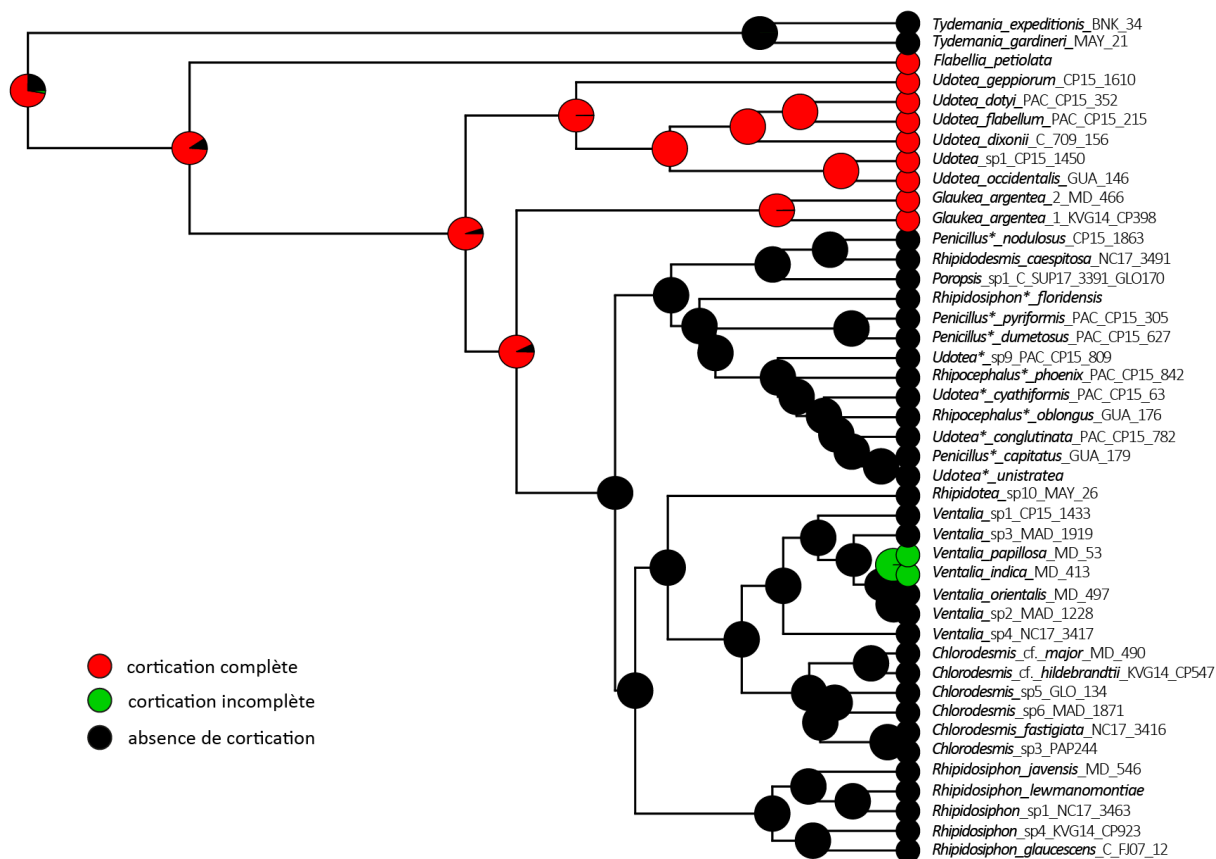


Figure 55 : Résultats des estimations ancestrales pour la cortication de la fronde, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud

La cortication du stipe est corrélée à la cortication du thalle, à la forme et la cortication de la fronde, à l'attachement au substrat, au diamètre et structures secondaires des siphons de la fronde, à la disposition des siphons primaires ou encore à la surface poreuse ou non poreuse des siphons.

L'état ancestral le plus probable semble être la présence d'une cortication complète du stipe (Figure 56). Ce état symplesiomorphe est retrouvé pour les genres *Udotea* s. s., *Flabellia*, *Glaukea*, *Ventalia*, *Rhipidotea* et le « complexe Caraïbes » (excepté pour une espèce).

L'état dérivé d'absence de cortication est une homoplasie de convergence ayant évolué trois fois indépendamment. Elle est retrouvée pour les genres *Poropsis* et *Rhipidosiphon* (bien que des évolutions vers d'autres états dérivés soient observées pour des espèces de ce dernier genre) et une autre fois à l'échelle spécifique au sein du « complexe Caraïbes » (*R. floridensis*).

La présence d'un pseudo-cortex (siphons latéraux descendants) apparait être un état homoplastique par convergence, apparu deux fois indépendamment chez *Rhipidosiphon* et *Ventalia*. L'évolution de cet état est vue à la fois depuis un état de cortication complète et depuis un état d'absence de cortication.

Deux cas de réversion depuis une absence de cortication vers une cortication complète du stipe sont observés à l'échelle spécifique au sein du genre *Rhipidosiphon* et du « complexe PPR ».

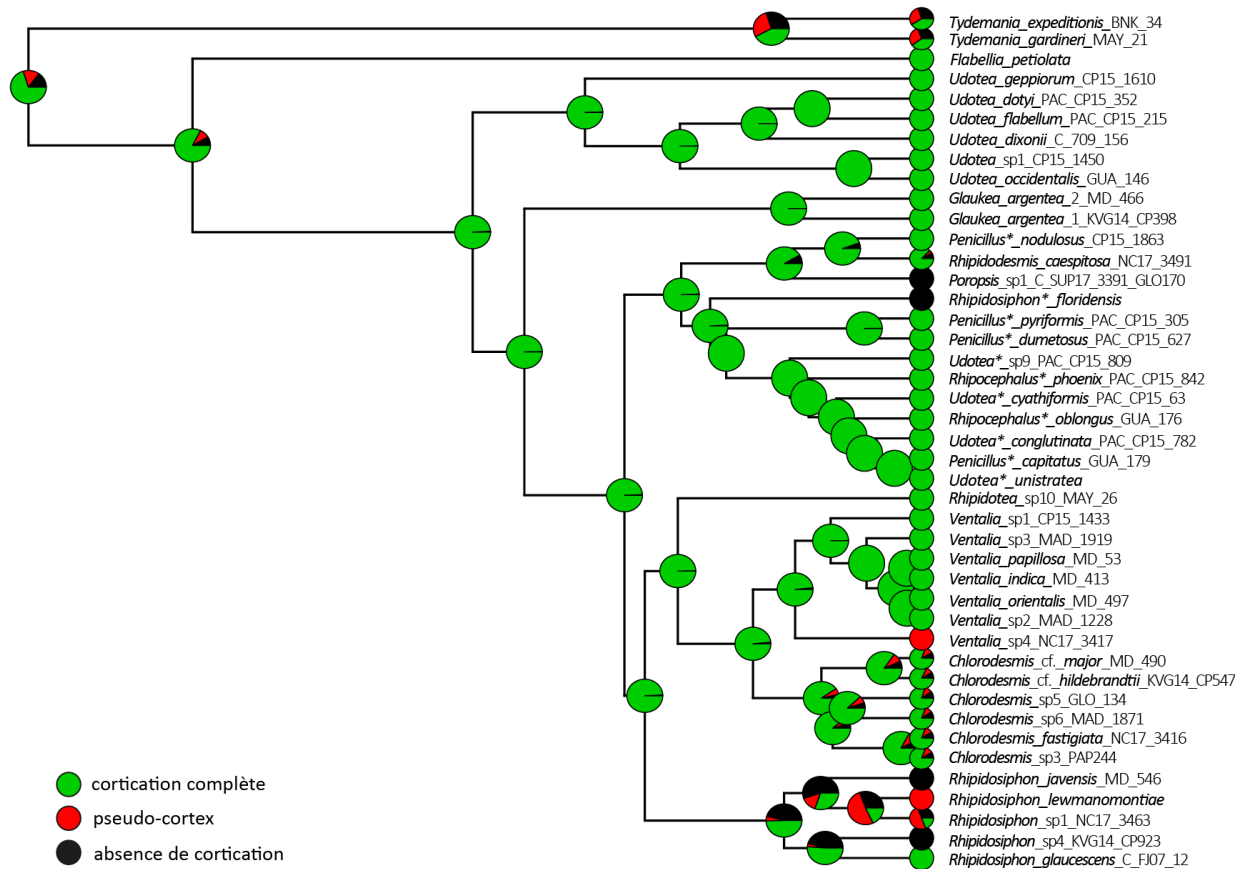


Figure 56 : Résultats des estimations ancestrales pour la cortication du stipe, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud

La cortication du thalle est corrélée à la forme et la cortication de la fronde, à l'attachement du thalle, à la présence ou non d'un stipe et son type (mono- ou multisiphonné), au diamètre des siphons de la fronde, à leur disposition, à la présence ou l'absence de pores à leur surface calcifiée et à la présence de structures secondaires.

La condition ancestrale est estimée à une cortication totale du thalle (Figure 57). Cette simplésiomorphie est retrouvée chez les *Udotea* s. s., *Glaukea*, *Flabellia* ainsi que chez deux espèces du genre *Ventalia*.

L'absence de cortication du thalle est un état dérivé apparu cinq fois indépendamment dans l'histoire des Udoteaceae (homoplasie de convergence) et retrouvé pour les genres *Tydemania*, *Chlorodesmis*, « complexe Caraïbes », *Poropsis*, *Rhipidosesmis* et chez *Rhipidosiphon* (ancêtre et certaines espèces). Cet état est une synapomorphie pour les genres *Chlorodesmis* et *Tydemania* et à confirmer pour les genres *Poropsis* et *Rhipidosesmis*.

Un autre état dérivé de cortication partielle du thalle (uniquement au niveau du stipe) est également apparu plusieurs fois par homoplasie de convergence et/ou de parallélisme et il est retrouvé actuellement chez les ancêtres de *Ventalia* et du « complexe Caraïbes », et la plupart de leurs espèces, ainsi que chez certaines espèces de *Rhipidosiphon* et une espèce au sein du « complexe PPR ».

L'absence de cortication du thalle évolue majoritairement depuis cet état de cortication partielle. Des cas de réversions secondaires vers une cortication partielle depuis un état d'absence de cortication sont vus trois fois indépendamment (deux fois au sein du genre *Rhipidosiphon* et une fois au sein du « complexe PPR »).

Un cas de réversion vers le caractère ancestral de cortication totale depuis un état de cortication partielle du thalle est également perçu au sein de *Ventalia*. Aucun cas de réversion vers une cortication totale depuis un état d'absence de cortication n'est observé.

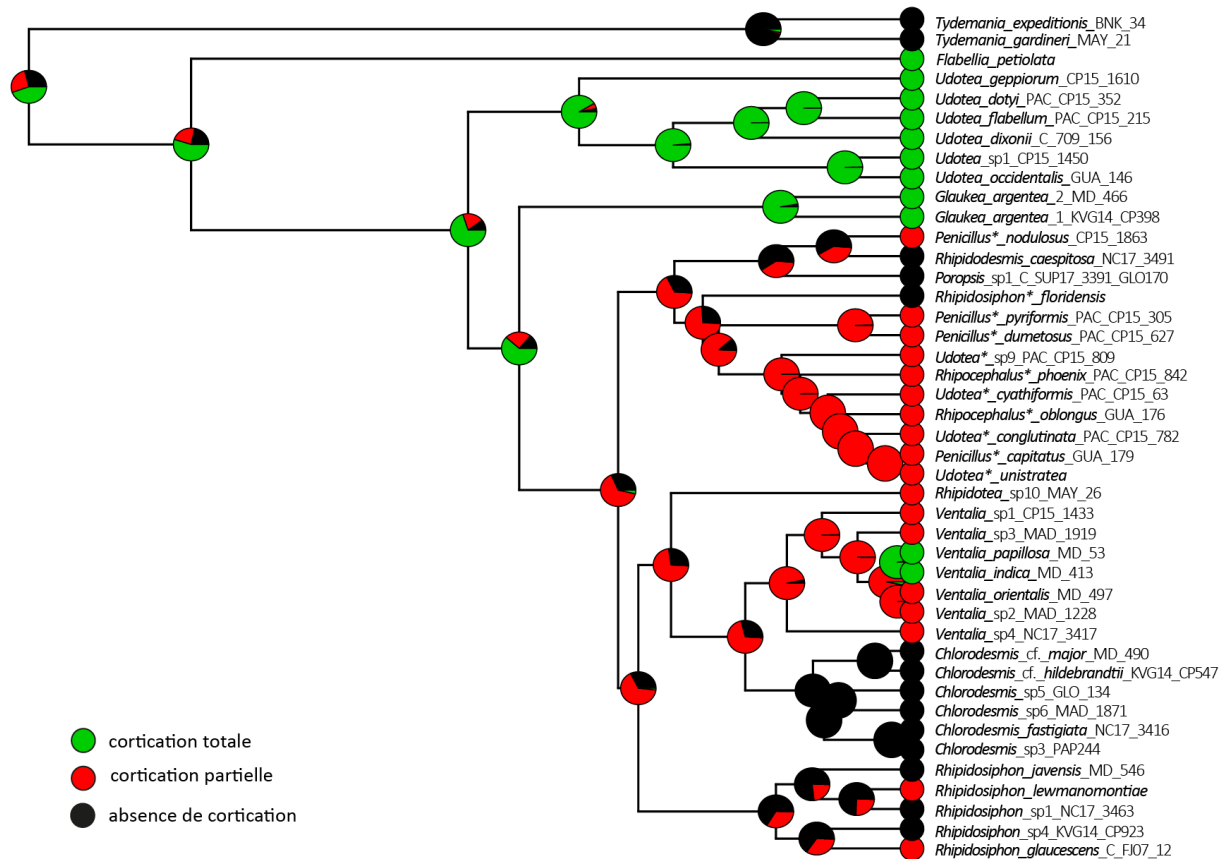


Figure 57 : Résultats des estimations ancestrales pour la cortication du thalle, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud

(v) Disposition des siphons primaires (sur un plan ou plusieurs)

La disposition des siphons primaires est corrélée à la cortication, à la forme de la fronde, à la présence ou l'absence du stipe, au diamètre des siphons de la fronde, à leur arrangement, à la présence de structures secondaires, au type de constriction et à la présence ou l'absence de pores sur leur surface.

La condition ancestrale la plus probable est la disposition des siphons primaires sur un seul plan (Figure 58). Cette symplesiomorphie est retrouvée chez les genres *Rhipidosiphon*, *Ventalia*, *Udotea* s. s. *Glaukea*, *Rhipidotea*, *Flabellia*, et *Poropsis*.

La disposition des siphons en plusieurs plans correspond à une homoplasie de convergence apparue plusieurs fois indépendamment au sein des Udoteaceae. La disposition en plusieurs plans est une synapomorphie pour les genres *Tydemania* et *Chlorodesmis*, et est également retrouvée chez *Rhipidosesmis* (monospécifique).

Au sein du « complexe Caraïbes », dont l'ancêtre semble avoir des siphons disposés sur un plan, le caractère est labile, avec la présence des deux états de caractère. Trois cas de réversion depuis l'état dérivé vers l'état ancestral peuvent d'ailleurs être mis en évidence. Pour ce clade, ce caractère serait davantage informatif et diagnostique à l'échelle spécifique.

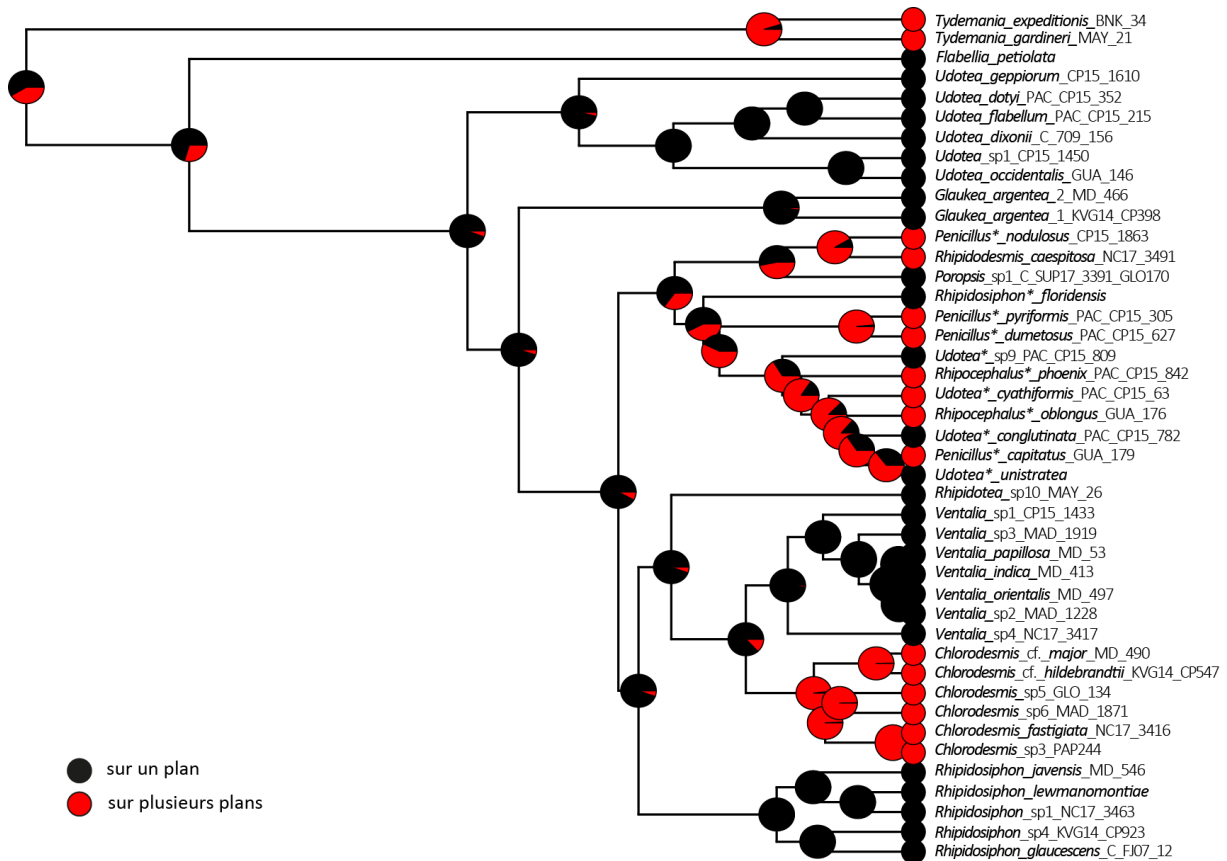


Figure 58 : Résultats des estimations ancestrales pour la disposition des siphons primaires, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.

(vi) Diamètre des siphons

Lorsque considérés en tant que traits continus, les diamètres des siphons ne montrent pas de corrélation entre eux ($r^2 = 0,2578$). Lorsque transformés en caractères discrets, des corrélations avec d'autres traits ont pu être mises en évidence (Annexe 28). Les siphons de la fronde ont un diamètre corrélé à la cortication, à la forme de la fronde, à la disposition des siphons primaires, à la présence ou l'absence de structures secondaires et de pores, ainsi qu'au type de stipe (mono- ou multisiphonné). Quant au diamètre des siphons du stipe, il semble uniquement corrélé à la présence ou l'absence de pores sur la surface calcifiée des siphons.

Les reconstructions ancestrales du diamètre des siphons en tant que trait continu ont permis d'estimer une valeur chez l'ancêtre des Udoteaceae de 95 μm de diamètre pour les siphons de la fronde et de 70 μm pour les siphons du stipe. Pour les deux caractères, des augmentations et

diminutions des diamètres des siphons sont observées (figure 59 pour les siphons de la fronde et annexe 29 pour les siphons du stipe).

Pour les siphons de la fronde, le diamètre diminue chez les ancêtres et espèces actuelles des genres *Flabellia*, *Udotea s. s.*, *Glaukea*, *Ventalia*, *Rhipidotea* et *Rhipidosiphon* (Figure X). Les ancêtres des genres *Tydemania*, « complexe PPR » et « complexe Caraïbes » présentent des siphons de diamètre supérieur à celui de l'ancêtre des Udoteaceae. Néanmoins, des diminutions du diamètre des siphons sont apparues secondairement au niveau spécifique (*Poropsis*, *Rhipidodesmis*, *Udotea. sp9*, *U. conglutinata* et *U. cyathiformis*). Enfin, l'ancêtre et les espèces actuelles du genre *Chlorodesmis* semblent posséder des siphons de diamètre équivalent à celui de l'ancêtre des Udoteaceae.

Concernant le diamètre des siphons du stipe, une diminution de ce dernier est également notée pour les genres *Udotea s. s.*, *Flabellia* et *Glaukea* (annexe 29). Pour le genre *Ventalia*, l'ancêtre a des siphons de diamètre supérieur, mais il diminue à l'échelle spécifique pour la majorité de ses représentants.

Les genres *Rhipidosiphon*, *Rhipidotea* et le « complexe PPR » présentent des diamètres de siphons supérieurs à celui de l'ancêtre des Udoteaceae. L'ancêtre du « complexe Caraïbes » montre également un diamètre supérieur, de même que la majorité de ses espèces, mais des diminutions secondaires de diamètre sont observées pour les espèces *Udotea cyathiformis*, *U. conglutinata* et *U. sp9*, avec un diamètre en deçà de celui de l'ancêtre des Udoteaceae pour la dernière.

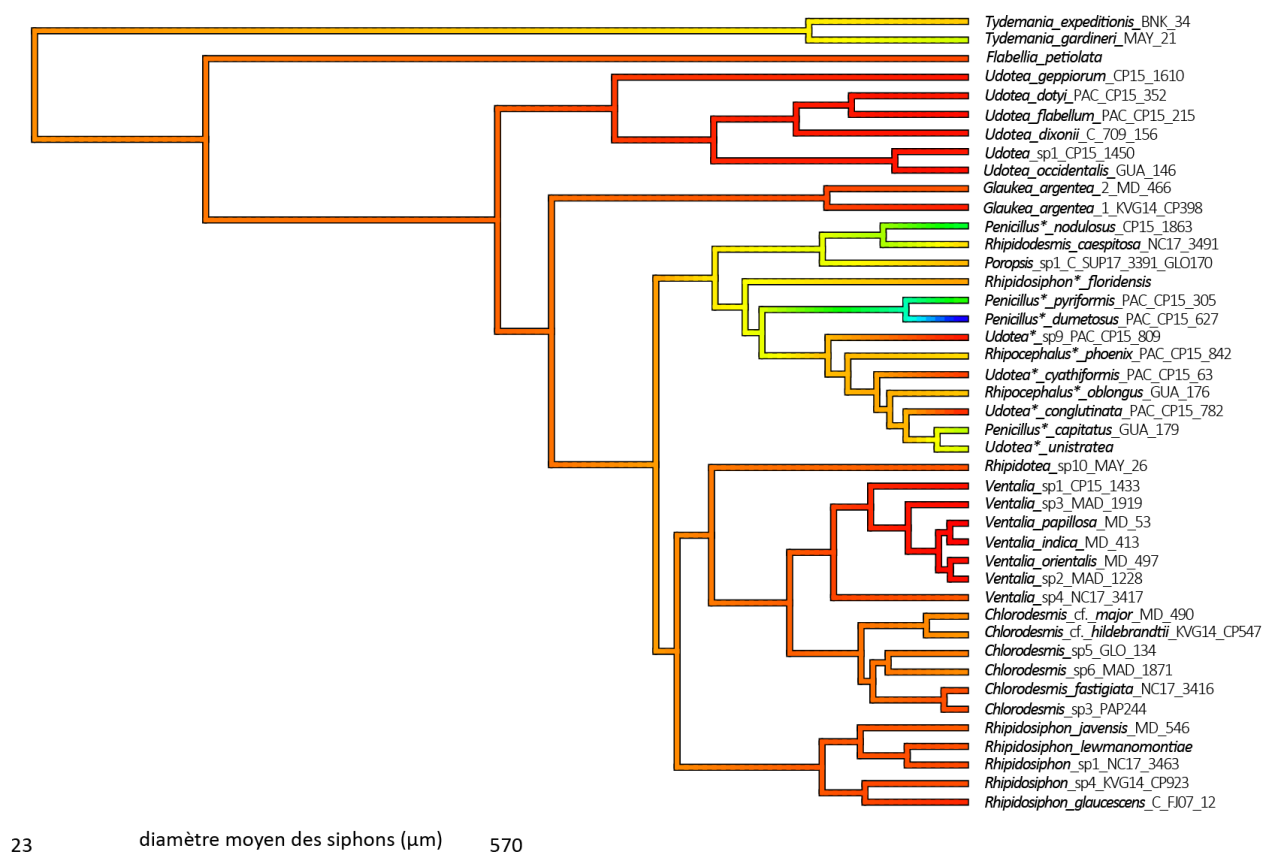


Figure 59 : Résultats de l'inférence du diamètre moyen des siphons de la fronde sur le MCCT de la famille Udoteaceae

(vii) Structures secondaires sur les siphons de la fronde

Le caractère relatif aux structures secondaires sur les siphons de la fronde est corrélé à la forme de la fronde, à la cortication du thalle, au diamètre des siphons et à leur disposition, au type de constriction, à la présence ou l'absence de pores ainsi qu'à la présence ou l'absence de structures secondaires sur les siphons du stipe.

La reconstruction ancestrale de ce caractère favorise la présence d'appendices comme condition ancestrale (figure 60). Cette simplésiomorphie est uniquement retrouvée chez les genres *Udotea*, *Glaukea* et *Flabellia*.

L'absence de structures secondaires est un état dérivé apparu deux fois de manière indépendante (homoplasie de convergence) au sein des Udoteaceae qui a été conservé dans le temps et au cours des spéciations subséquentes. Cet état représente une synapomorphie pour les genres *Tydemanina*, *Chlorodesmis*, le « complexe Caraïbes » et le « complexe PPR » (à confirmer pour *Rhipidotea* monospécifique). Aucune réversion vers l'état ancestral n'est observée depuis cet état dérivé. Cependant, une évolution depuis l'absence de structures secondaires à la présence de protubérances, regroupant trois états dérivés différents (protubérances uniquement à la base ou sur l'ensemble de la fronde et tout autour des siphons ou uniquement sur la face externe), est notée au niveau spécifique au sein des genres *Ventalia* et *Rhipidosiphon*. Pour mémoire, certaines « *Udotea* » des Caraïbes qui possèdent des protubérances n'ont pu être présentées dans cette étude par manque de données génétiques, et il n'est pas exclu qu'elles représentent un troisième cas d'évolution depuis l'absence de structures secondaires vers la présence de protubérances.

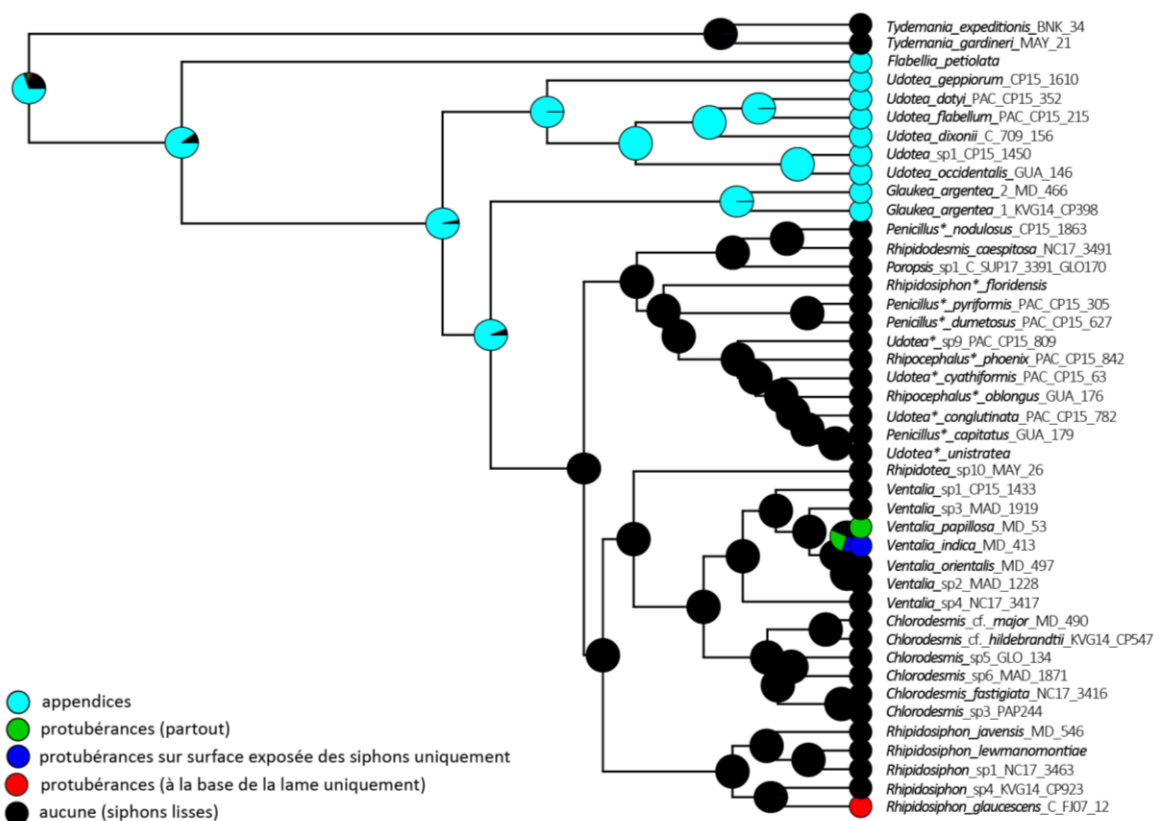


Figure 60 : Résultats des estimations ancestrales pour les structures secondaires sur les siphons de la fronde, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud

(viii) Type de constrictions supra-dichotomiques

Le type de constrictions est corrélé à la forme de la fronde, la disposition des siphons primaires, aux structures secondaires sur les siphons de la fronde et à sa cortication.

L'ancêtre des Udoteaceae présente des constrictions asymétriques au-dessus des dichotomies selon la reconstruction ancestrale (Figure 61). Cette synplésiomorphie est retrouvée pour les genres *Flabellia*, *Udotea* s. s., *Glaukea*, *Ventalia*, *Rhipidosiphon* et *Rhipidotea*.

La symétrie des constrictions est un état dérivé apparu trois fois de manière indépendante au sein des Udoteaceae et représente une homoplasie de convergence. La symétrie est une synapomorphie pour les genres *Tydemania* et le « complexe Caraïbes » et à confirmer pour les genres monospécifiques *Rhipidodesmis* et *Poropsis*.

Chez le genre *Chlorodesmis*, dont l'ancêtre possède des constrictions asymétriques, les deux états de caractère sont observés au niveau spécifique et une espèce est même polymorphe pour ce trait.

Aucune réversion vers l'état ancestral n'est observée depuis un état dérivé.

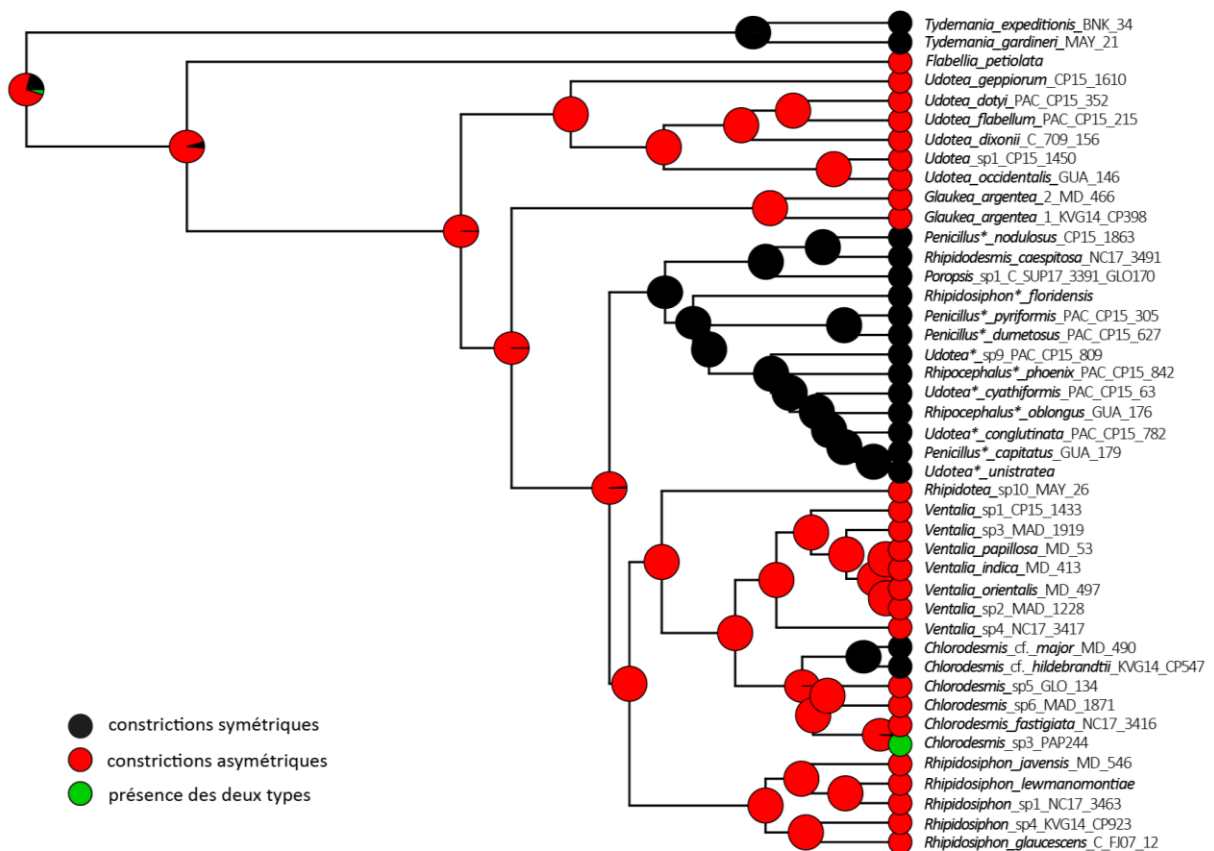


Figure 61 : Résultats des estimations ancestrales pour le type de constrictions supra-dichotomiques, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud

3.d. Résumé des estimations pour l'ancêtre des Udoteaceae

Les reconstructions ancestrales ont permis d'identifier plusieurs caractéristiques morpho-anatomiques de l'ancêtre des Udoteaceae.

La forme ancestrale consisterait en un axe rampant et une partie dressée composée d'un stipe multisiphonné, simple (non ramifié) et d'une fronde unique, flabellée, pluristromatique, avec une zone de jonction continue entre la lame et le stipe (le système d'attachement n'a pu être estimé clairement).

De plus, l'ancêtre des Udoteaceae serait complètement cortiqué (stipe et lame) et calcifié, mais ne présenterait pas de pores à la surface des siphons. La ramification des siphons est dichotome et ces derniers sont disposés sur un plan, avec des dichotomies non alignées, isomorphes et des constriction supra-dichotomiques asymétriques. Les siphons de la lame sont parallèles à subparallèles et possèdent des appendices, au même titre que ceux du stipe. Le diamètre moyen des siphons du stipe est estimé à 70 μm , celui des siphons de la lame à 95 μm .

B.III.4. Discussion

4.a. Morphologie ancestrale des Udoteaceae et lien avec les fossiles

Dragastan et al. (1997) ont proposé de considérer *Pseudopenicillus aegaeicus* comme un représentant fossile des Udoteaceae. Ce dernier présente une morphologie extérieure semblable au genre actuel *Penicillus*, c'est-à-dire composé d'un stipe et d'une fronde en capitule réunissant des siphons libres, avec des « siphons secondaires » (appendices) ramifiés dichotomiquement au niveau du stipe. Bien que la datation fossile (Trias supérieur) coïncide avec l'origine temporelle de l'ancêtre des Udoteaceae, les caractéristiques morphologiques de ce fossile ne correspondent pas, pour la plupart, à ceux estimés pour l'ancêtre des Udoteaceae. Ainsi, *Pseudopenicillus* peut en effet être considéré comme un fossile des Udoteaceae, mais correspondrait davantage à une lignée éteinte de la famille et ne représente pas morphologiquement l'ancêtre des Udoteaceae.

Cette étude a mis en évidence que ce dernier posséderait, entre autres caractères, un stipe, une fronde flabellée pluristromatique, et une cortication totale par le biais d'appendices sur les siphons du stipe et de la fronde, et serait calcifié mais sans pores à la surface des siphons. Cette morphologie se rapproche de celle de *Udotea* s. s., *Glaukea* et *Flabellia*. Toutefois, l'ancêtre possède des siphons de diamètre plus large et un port extérieur en axe rampant et dressé qui le différencie de *Udotea* s. s. et *Glaukea* et la présence de calcification et d'une lame pluristromatique le différencie de *Flabellia*.

Cette morphologie ancestrale pourrait également se rapprocher de la description des espèces fossiles du genre *Pseudoudotea* (calcifiées, fronde flabellée et siphons avec des appendices digités à la marge) décrites par Dragastan et al (1997). Cependant, l'absence de certaines informations pour ces espèces (par ex. système d'attachement au substrat et stipe) ne permet pas une comparaison totale de leur morphologie à celle de l'ancêtre des Udoteaceae. De plus, les auteurs considèrent que

ce genre est inclus dans une autre famille, Pseudoudoteaceae, avec d'autres genres fossiles tels qu'*Hydra* ou *Garwoodia*, et cela ne sera pas remis en question dans cette étude. Enfin, bien que la position phylogénétique de Pseudoudoteaceae, uniquement composée de fossiles, n'ait jamais été inférée, il est possible de formuler l'hypothèse que les caractères morphologiques partagés par *Pseudoudotea* et l'ancêtre des Udoteaceae pourraient correspondre à l'héritage d'un ancêtre commun à ces deux familles.

4.b. Caractères leviers pour la révision taxonomique des Udoteaceae et les diagnoses génériques

L'analyse du signal phylogénétique et de l'histoire évolutive des traits habituellement utilisés pour décrire les espèces et les genres des Udoteaceae a permis de mettre en évidence ceux réellement pertinents pour la classification à l'intérieur de cette famille, par une estimation des corrélations entre traits et phylogénie, tout en identifiant les simplésiomorphies et synapomorphies ou, à l'inverse, en détectant les homoplasies.

Dans cette étude, l'analyse du signal phylogénétique révèle de fortes corrélations avec la phylogénie pour la majorité des traits étudiés. Toutefois, plusieurs caractères tels que la forme du stipe, la composition de fronde, le mode de ramification, l'aspect des siphons, le type de dichotomie ou encore la présence ou absence de constrictions, généralement utilisés pour définir les genres des Udoteaceae montrent un faible signal phylogénétique. À l'inverse, le port extérieur ou encore le type de constriction, caractères peu souvent considérés, apparaissent remarquables par leur fort signal phylogénétique. De même, la calcification montre pour les Udoteaceae un fort signal phylogénétique, alors qu'elle est considérée par plusieurs auteurs comme un caractère non informatif chez les Bryopsidales (Vroom et al., 1998, Egerod, 1952). La cortication a également un fort signal phylogénétique, comme préalablement souligné dans l'étude de Vroom et al. (1998), ce qui confirme sa pertinence pour classer les genres d'Udoteaceae ou encore les espèces d'*Udotea*, aussi bien pour la cortication du thalle, de la fronde ou du stipe. Bien que certains auteurs soulignent que la cortication du stipe est plus informative que la cortication de la fronde considérée seule (Littler et Littler, 1990a), le signal phylogénétique de cette dernière apparaît supérieur dans cette étude à ceux obtenus pour la cortication du thalle et la cortication du stipe.

Les reconstructions ancestrales permettent de mieux visualiser le statut des caractères et de repérer notamment ceux diagnostiques ou pertinents à l'échelle des genres, ce qui est très utile pour la révision taxonomique. Dans cette étude, plusieurs caractères traditionnellement utilisés dans les diagnoses génériques montrent effectivement un fort signal phylogénétique, mais représentent en réalité des homoplasies à des degrés plus ou moins prononcés. C'est notamment le cas de la présence de pores à la surface des siphons calcifiés (apparaissant à la fois pour les genres *Rhipidosiphon*, *Penicillus*, *Poropsis* par exemple), l'alignement des dichotomies (utilisé pour *Rhipidosiphon*), la forme en capitule définissant « *Penicillus* », ou encore certains caractères utilisés pour définir des espèces comme la ramification du stipe (*Flabellia*, *Udotea dixonii*, etc.) et la présence de siphons latéraux descendants (*Udotea glaucescens*, *R. lewmanomontiae*).

Néanmoins, ces homoplasies restent utiles pour définir les différents genres en les combinant avec d'autres caractères et sont pertinentes à l'échelle intragénérique pour discriminer les espèces d'un

même genre. Ces homoplasies sont également le témoin de schémas d'évolution particuliers au cours de la diversification des Udoteaceae, notamment avec la mise en évidence d'évolutions ou adaptations morphologiques parallèles ou convergentes.

Par ailleurs, certaines synapomorphies ont pu être confirmées et de nouvelles ont été révélées. De plus, l'étude révèle, pour la première fois, que de nombreux états de caractère considérés comme pertinents et diagnostiques dans les précédentes études, tels que la présence de calcification, de cortication, d'un stipe, d'une forme en lame, etc., sont en réalité des simplésiomorphies à l'échelle des Udoteaceae, c'est-à-dire des états hérités et conservés depuis l'ancêtre de la famille.

La présence de ces états ancestraux (plésiomorphies) parmi les genres actuels est relativement contrastée, mais ils correspondent encore souvent aux états majoritairement observés. Les genres possédant le plus de simplésiomorphies sont *Flabellia*, *Udotea* s. s. et *Glaukea*. À l'inverse, les genres regroupant le plus d'états dérivés sont *Tydemanina*, *Chlorodesmis* ou encore *Rhipidodesmis*.

L'inférence de ces traits évolutifs sur la phylogénie des Udoteaceae a finalement permis de faire un tri dans les caractères réellement informatifs à l'échelle des genres et permettant de documenter leur diagnose. La délimitation des genres s'est avérée plus délicate dans notre étude que celle des espèces, et il était crucial de réunir et proposer un maximum de caractères permettant d'établir des classifications non ambiguës et intuitives. Néanmoins, celles-ci sont dépendantes des données traitées dans cette étude (tant génétiques que morphologiques) et les propositions taxonomiques pourront être révisées avec de nouvelles informations et l'amélioration des connaissances sur ces taxons.

Ainsi le tableau 43 résume les différentes simplésiomorphies et synapomorphies mises en évidence pour chaque genre proposé au chapitre A.I. Le « complexe Caraïbes », non résolu au plan taxonomique, affiche dans cette étude de fortes discontinuités morphologiques qui ne permettent toujours pas de statuer sur la délimitation générique. Néanmoins et compte tenu du faible nombre de simplésiomorphies et synapomorphies mises en évidence, l'hypothèse de regrouper l'ensemble des taxons sous un seul genre paraît la moins soutenue et donc inadéquate dans l'état actuel des connaissances.

Tableau 43 : Résumé des caractères simplésiomorphes et synapomorphes pour les genres proposés à l'échelle des Udoteaceae

Genres	Simplésiomorphie	Synapomorphie
<i>Tydemania</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Absence de pores • Calcification • Axe rampant et dressé • Présence de constrictions supra-dichotomiques • Fronde pluristromatique (composée) 	<ul style="list-style-type: none"> • Axe principal avec des structures secondaires (glomérules et/ou flabellules) • Absence de cortication du thalle • Frondes multiples • Système rhizoïdal réduit • Absence de stipe • Disposition des siphons primaires sur plusieurs plans • Absence de structures secondaires sur les siphons de la fronde • Alignement des dichotomies • Constrictions symétriques • Absence de cortication de la fronde
<i>Flabellia</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde flabellée • Calcification • Cortication totale du thalle • Stipe • Stipe multisiphonné • Jonction stipe-fronde continue • Axe rampant et dressé • Ramification des siphons par dichotomie • Siphons parallèles à subparallèles • Disposition des siphons primaires sur un plan • Appendices sur les siphons de la fronde • Dichotomies isomorphes • Dichotomies non alignées • Présence de constrictions supra-dichotomiques • Constrictions asymétriques • Cortication complète de la fronde • Appendices sur les siphons du stipe • Cortication complète du stipe 	<ul style="list-style-type: none"> • Absence calcification • Fronde monotromatique • Système rhizoïdal réduit • Stipe pouvant être ramifié
<i>Udotea</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde flabellée • Calcification • Absence de pores • Cortication totale du thalle • Fronde pluristromatique • Stipe • Stipe multisiphonné • Jonction stipe-fronde continue • Ramification des siphons par dichotomie • Disposition des siphons primaires sur un plan • Appendices sur les siphons de la fronde • Dichotomies isomorphes • Dichotomies non alignées • Constrictions asymétriques • Cortication complète de la fronde • Appendices sur les siphons du stipe • Cortication complète du stipe 	<ul style="list-style-type: none"> • Système de fixation bulbeux • Axe dressé

<i>Glaukea</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde flabellée • Calcification • Absence de pores • Cortication totale du thalle • Fronde pluristromatique • Stipe • Stipe multisiphonné • Stipe non ramifié • Jonction stipe-fronde continue • Ramification des siphons par dichotomie • Siphons parallèles à subparallèles • Disposition des siphons primaires sur un plan • Appendices sur les siphons de la fronde • Dichotomies isomorphes • Dichotomies non alignées • Présence de constrictions supra-dichotomiques • Constrictions asymétriques • Cortication complète de la fronde • Appendices sur les siphons du stipe • Cortication complète du stipe 	<ul style="list-style-type: none"> • Système de fixation bulbeux • Axe dressé
<i>Ventalia</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde flabellée • Calcification • Absence de pores • Stipe • Jonction stipe-fronde continue • Ramification des siphons par dichotomie • Siphons parallèles à subparallèles • Disposition des siphons primaires sur un plan • Dichotomies non alignées • Constrictions asymétriques • Appendices sur les siphons du stipe 	<ul style="list-style-type: none"> • Axe dressé
<i>Chlorodesmis</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde individuelle • Fronde pluristromatique (en touffe) • Ramification des siphons par dichotomie • Présence de constrictions supra-dichotomiques 	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde cespiteuse • Absence calcification • Absence de cortication du thalle • Système de fixation discoïde • Absence de stipe • Axe dressé • Siphons entremêlés • Disposition des siphons primaires sur plusieurs plans • Absence de structures secondaires sur les siphons de la fronde • Absence de cortication de la fronde
<i>Rhipidotea</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde flabellée • Calcification • Fronde individuelle • Stipe • Stipe multisiphonné • Jonction stipe-fronde continue • Ramification des siphons par dichotomie • Disposition des siphons primaires sur un plan • Dichotomies isomorphes • Dichotomies non alignées • Constrictions asymétriques • Appendices sur les siphons du stipe • Cortication complète du stipe 	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde monotromatique • Système rhizoïdal réduit • Axe dressé • Présence ou absence de constrictions supra-dichotomiques • Absence de cortication de la fronde

<i>Rhipidosiphon</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde flabellée • Calcification • Stipe • Jonction stipe-fronde continue • Ramification des siphons par dichotomie • Siphons parallèles à subparallèles • Disposition des siphons primaires sur un plan • Dichotomies isomorphes • Présence de constrictions supra-dichotomiques • Constrictions asymétriques 	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde monotromatique • Axe dressé • Absence de cortication de la fronde
<i>Poropsis</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Calcification • Fronde individuelle • Fronde en touffe • Stipe • Stipe multisiphonné • Stipe non ramifié • Jonction stipe-fronde continue • Axe rampant et dressé • Ramification des siphons par dichotomie • Disposition des siphons primaires sur un plan • Dichotomies isomorphes • Présence de constrictions supra-dichotomiques 	<ul style="list-style-type: none"> • Système rhizoïdal réduit • Absence de structures secondaires sur les siphons de la fronde • Alignement des dichotomies • Constrictions symétriques • Absence de cortication de la fronde • Absence de structure secondaire sur les siphons du stipe • Absence de cortication du stipe
<i>Rhipidodesmis</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Fronde individuelle • Fronde pluristromatique (en touffe) • Ramification des siphons par dichotomie • Présence de constrictions supra-dichotomiques 	<ul style="list-style-type: none"> • Absence calcification • Système de fixation discoïde • Absence de stipe • Axe dressé • Siphons entremêlés • Disposition des siphons primaires sur plusieurs plans • Absence de structures secondaires sur les siphons de la fronde • Présence de dichotomies anisomorphes • Alignement des dichotomies • Constrictions symétriques • Absence de cortication de la fronde
« Complexe Caraïbes »	<ul style="list-style-type: none"> • Calcification • Stipe • Présence de constrictions supra-dichotomiques • Constrictions symétriques 	<ul style="list-style-type: none"> • Axe dressé • Constrictions symétriques • Absence de cortication de la fronde

4.c. Hypothèses d'évolution des caractères morphologiques des Udoteaceae, confirmation ou réfutation

Forme ancestrale : Complexité vs simplicité

Différentes hypothèses ont été émises sur la forme de l'ancêtre des Udoteaceae. Tandis que certains auteurs privilégient une forme primitive simple, filamenteuse et uniaxiale (Hillis-Colinvaux, 1984, Meinesz, 1980a) ou en lame non cortiquée (Littler et Littler, 1999 ; Dragastan et al., 1997) à partir de laquelle des genres aux morphologies plus complexes auraient évolué par acquisitions successives d'états dérivés, d'autres suggèrent une forme ancestrale complexe à partir de laquelle les formes plus simples seraient apparues par pertes secondaires successives d'états de caractère (Kooistra, 2002 ; Verbruggen et al., 2009a).

Dans cette étude, les reconstructions ancestrales obtenues soutiennent plutôt la seconde hypothèse, en mettant en évidence un ancêtre des Udoteaceae de forme complexe (forme en lame stipée, cortication totale du thalle par le biais d'appendices sur les siphons de la lame et du stipe, et calcifié, cf. III.3). Les formes plus simples sont composées d'états dérivés, apparaissant souvent de multiples fois au sein des Udoteaceae, mais ces derniers ne correspondent pas à des réversions vers un état ancestral (du moins à l'échelle des Udoteaceae), mais pourraient représenter plutôt des innovations clés ou des adaptations écologiques favorisant une forme simple du thalle.

Par ailleurs, la perte d'états considérés comme « avancés » (par ex. présence d'un stipe, de calcification, de cortication) a été montrée comme un événement évolutif fréquent au sein des Udoteaceae et les formes considérées simples, telles que *Chlorodesmis*, seraient des cas extrêmes de perte secondaire d'états complexes. Par ailleurs, certaines études sur la forme *Chlorodesmis* concluent qu'il s'agirait d'un cas de régression vers un état ancestral primitif simple ou plus encore, d'un cas de néoténie pour lequel les stades non calcifiés « juvéniles » seraient devenus fertiles (Meinesz, 1980a ; Kooistra, 2002).

Cette hypothèse pourrait être validée par l'étude du transcriptome qui permettrait de rechercher si les gènes de développement ont été perdus ou s'ils sont devenus des pseudo-gènes et de vérifier la présence de gènes de reproduction fonctionnels. L'observation de structures de reproduction chez certaines espèces de *Chlorodesmis* (Gepp et Gepp, 1911 ; Ducker, 1965 et 1967) montre d'ores et déjà qu'il s'agit bien de formes fertiles et non de stades de vie filamenteux d'espèces plus complexes, qui n'auraient d'ailleurs jamais été observées.

Enfin, il est difficile d'identifier les états contribuant à la complexité des formes, puisque des formes simplifiées possèdent des états apparaissant comme des innovations clés, souvent héritées durant les spéciations sous-jacentes, ce qui indiquerait qu'elles sont 1) viables et 2) favorisées par la sélection naturelle, et correspondraient probablement à des adaptations écologiques et évolutives avantageuses. Par ailleurs, les Udoteaceae représentent une famille dont la complexité morphologique peut être considérée extrême, mais la majorité des taxons des Bryopsidales présentent une morphologie plus simple.

Calcification

La calcification est un des critères permettant la distinction entre les genres d'Udoteaceae. Tandis que Gepp et Gepp (1911) et Hillis-Collinvaux (1984) considéraient que les genres calcifiés formaient un groupe monophylétique, des études postérieures ont révélé un schéma plus complexe, avec des formes calcifiées présentant dans plusieurs clades au sein de la phylogénie des Udoteaceae (Vroom et al., 1998 ; Kooistra, 2002). De plus, certaines espèces calcifiées possèdent des phases de leur cycle de vie non calcifiées. Basé sur des analyses de cladistiques et des calculs d'index de cohérence, Vroom et al. (1998) concluent que la calcification est un caractère homoplastique au sein des Bryopsidales et qu'il ne peut être un indicateur valide de l'évolution des taxons, confirmant ainsi les travaux d'Egerod (1952). Néanmoins, ce trait a montré, à l'échelle des Udoteaceae, un fort signal phylogénétique et semble donc pertinent pour comprendre les relations entre espèces.

Dans cette étude, les reconstructions ancestrales mettent en évidence que l'ancêtre des Udoteaceae est calcifié et que cette symplesiomorphie a été conservée dans la majorité des genres et espèces existantes. La perte de la calcification apparaît comme un état dérivé observé chez certains genres comme *Chlorodesmis*, *Rhipidodesmis* ou *Flabellia* et confirme les hypothèses émises dans de précédentes études (Kooistra, 2002 ; Curtis et al., 2008 ; Verbruggen et al., 2009a). Cette perte de calcification a eu lieu plusieurs fois indépendamment dans l'histoire de la famille, et correspondrait à une homoplasie de parallélisme.

Néanmoins, il serait judicieux d'inférer ce caractère à une analyse phylogénétique plus large, englobant le sous-ordre Halimedineae ou encore les Bryopsidales, puisque de nombreuses familles voisines des Udoteaceae ne sont pas calcifiées (Codiaceae, Caulerpaceae). De précédentes études ont d'ailleurs souligné qu'un ancêtre des Bryopsidales non calcifié serait le schéma le plus probable et que l'acquisition de la calcification serait un état dérivé issu de deux événements évolutifs indépendants, l'un au niveau du sous-ordre Halimedineae (auquel appartient Udoteaceae) et le second au sein des Bryopsidineae (*Pedobesia*) (Lam et Zechman, 2006 ; Verbruggen et al., 2009a). Une reconstruction ancestrale de ce trait sur l'ensemble des Bryopsidales permettrait de suivre l'évolution de la calcification à plus large échelle taxonomique et de vérifier si la présence de calcification correspond à une plésiomorphie (comme pour les Udoteaceae) et l'absence à un état dérivé homoplastique ou au contraire, à une réversion vers l'état ancestral non pas des Udoteaceae, mais des Bryopsidales.

Par ailleurs, la calcification est considérée dans différentes études comme un avantage écologique contre le broutage des herbivores, en rendant les algues moins attrayantes (Hay et al., 1994, Littler et Littler, 1990a) ou encore contre les pressions physiques du milieu en renforçant la structure des siphons et du thalle dans son ensemble (Littler et Littler, 1990a). La présence de taxons calcifiés et non calcifiés au sein de la même famille Udoteaceae a également été reliée aux conditions du milieu et notamment à la concentration et au type de matière organique présente dans l'environnement et susceptible d'influencer le métabolisme des algues en permettant ou non la précipitation de CaCO_3 (Kooistra, 2002). Cependant, la présence simultanée et à proximité dans les milieux de taxons calcifiés et non calcifiés indique que la calcification ne semble pas dépendre de l'environnement et ce caractère apparaît effectivement stable au sein des genres dans notre étude. Néanmoins, cette hypothèse ne peut être totalement réfutée puisqu'elle pourrait expliquer la présence des deux états (calcifié et non calcifié) chez une même espèce, à l'image de *Penicillus capitatus* et sa forme non calcifiée *f. mediterraneus* (ex. « *Espora* ») observée alternativement en fonction des saisons

(Meinesz, 1980a). Cet état de fait demande plus d'investigation avec des expériences en culture pour tester le lien direct entre calcification et conditions du milieu.

Enfin, la calcification s'est révélée être corrélée à la présence du stipe, ce qui peut être validé par les observations réalisées chez certaines espèces dont la forme calcifiée est pourvue d'un stipe alors que la phase filamenteuse et non calcifiée en est dépourvue (voir les travaux de Friedman et Roth (1977) ou encore de Meinesz (1972b, 1975, 1980a) sur *Penicillus* par exemple).

Cortication

La présence de cortication est un autre caractère mis en avant dans la classification des Udoteaceae. Elle peut être limitée au stipe ou observée dans la totalité du thalle (c'est-à-dire, présente également au niveau de la fronde).

Pour Kooistra (2002), la cortication totale est probablement ancestrale puisque présente dans des lignées basales (*F. petiolata*, *U. dotyi*, *U. norrisii*, *U. flabellum*) et pourrait pré-dater l'ancêtre des Udoteaceae. Par ailleurs, il attribue la cortication totale du thalle à un stade indifférencié (stipe et fronde cortiqués similairement) et « primitif » tandis que la présence de cortication uniquement dans le stipe serait le stade différencié et dérivé. Cette hypothèse est en opposition avec celle d'autres auteurs qui considèrent que la cortication totale du thalle correspondrait à un stade dérivé plus avancé et complexe issu d'un stade primitif non cortiqué (Littler et Littler, 1990a).

Dans notre étude, les caractères relatifs à la cortication et aux types de structures secondaires (du stipe ou de la fronde) montrent tous de forts signaux phylogénétiques, mais les états de cortication totale du thalle sont peu représentés au sein des Udoteaceae. La reconstruction ancestrale indique notamment que la perte de cortication de la fronde a eu lieu plusieurs fois indépendamment dans l'histoire de la famille et correspondrait à une homoplasie de convergence. Cet état est ensuite conservé et transmis au cours des spéciations subséquentes et, bien que l'évolution récente vers un état dérivé de cortication incomplète (avec protubérances) soit observée pour quelques espèces, aucune réversion vers une cortication complète (présence d'appendices) n'est observée depuis un état sans cortication.

Pores et appendices, traits fonctionnels ?

La fonction de « fenêtre » introduite par Gepp et Gepp (1911) concerne les pores visibles sur la surface calcifiée des siphons ou encore les structures secondaires sur les siphons. Ces deux structures sont supposées favoriser et augmenter le contact avec le milieu extérieur et ainsi faciliter le passage des nutriments et de la lumière à l'intérieur du siphon. En effet, les pores représentent des interruptions dans la calcification et les appendices, dont les extrémités sont non calcifiées, augmentent la surface de contact avec le milieu environnant. La présence de pores est interprétée par Littler et Littler (1990a) comme une adaptation pour augmenter l'efficacité d'absorption des nutriments, et correspondrait à un avantage physiologique par rapport aux espèces non poreuses, mais cela n'a jamais été démontré.

Nos observations corroborent celles de Littler et Littler (1990a) car nous constatons que les espèces qui possèdent des appendices ou protubérances sont dépourvues de pores à la surface des siphons

(*Udotea* et espèces de *Ventalia* avec protubérances), tandis que les pores sont présents chez les espèces calcifiées à siphons lisses (ex. *Penicillus*, *Rhipidosiphon*). De plus, le test de corrélation confirme que la présence et l'absence de pores et les structures secondaires des siphons de la fronde sont effectivement deux caractères dépendants. Quant à la reconstruction ancestrale, elle montre que, dans la majorité des cas, ces caractères sont interliés dans l'évolution, et lorsque la perte des appendices est observée, l'apparition de pores est associée.

Néanmoins, certaines espèces calcifiées appartenant à *Ventalia* ne possèdent ni structures secondaires ni pores. La combinaison d'une calcification faible et d'une fronde très fine pourrait expliquer que des structures particulières (pores et appendices), facilitant les échanges avec le milieu, ne soient pas nécessaires (N. B. : le genre *Rhipidosiphon* est, certes, monostromatique, mais davantage calcifié ce qui expliquerait la présence de pores à la surface des siphons).

L'analyse a également révélé que la présence ou l'absence de pores et les structures secondaires (ou cortication) sur les siphons étaient corrélées, entre autres, à la forme de la fronde et à son épaisseur, ou encore au diamètre et à la disposition (sur un ou plusieurs plans) des siphons, ce qui corrobore avec la notion de fenêtres et leurs fonctions de continuité et d'échanges entre l'intérieur et l'extérieur du siphon.

Ainsi, la présence de pores à la surface calcifiée des siphons et la présence d'appendices correspondraient à des homoplasies de fonction.

Type de constrictions, indicateur du rythme de croissance ?

Le type de constrictions aux dichotomies montre également un fort signal phylogénique et la reconstruction ancestrale met en évidence qu'il s'agit d'un caractère important au niveau générique avec une séparation bien marquée entre les genres. La seule exception concerne le genre *Chlorodesmis*, pour lequel les espèces possèdent alternativement l'un, l'autre ou les deux états de caractère, et ce caractère est davantage pertinent pour la différenciation au niveau spécifique.

Le caractère avait déjà été mis en avant dans la séparation géographique entre les *Udotea* des Caraïbes et celles de l'Indo-Pacifique (Gepp et Gepp, 1991, Littler et Littler, 1990a), mais ce schéma apparaît moins évident ici : bien que l'ensemble des espèces du « complexe Caraïbes », tous genres confondus, ont des constrictions symétriques, ce n'est pas le cas des espèces d'*Udotea* s. s. des Caraïbes. Néanmoins, toutes les espèces indopacifiques du genre *Udotea*, tel qu'il était considéré par les auteurs (c.-à.-d. *Udotea* s. s., *Glaukea* et *Ventalia* dans la présente étude) ont effectivement des constrictions asymétriques aux dichotomies. À ce jour, cette évolution d'état de caractères, ainsi que sa répartition géographique restent difficilement explicables, mais ce trait apparaît comme un indicateur fortement corrélé à la phylogénie.

À l'inverse, Farghaly (1980) considérait ce caractère non significatif taxonomiquement, car il associait la disposition des constrictions alignées (symétriques) ou décalées (asymétriques) à des rythmes de croissance différents et davantage indicatrice d'une croissance des siphons (ou branches dichotomiques) régulière ou irrégulière respectivement. D'après nos observations, cette association ne nous semble pas juste, puisque les branches dichotomiques se forment avant l'apparition des constrictions, et c'est pourquoi les dichotomies apicales (sur les siphons de la marge) ne présentent généralement pas (encore) de constrictions.

Par ailleurs, les constriction, en permettant une occlusion rapide des siphons, représentent des systèmes limitant la perte du cytoplasme en cas de broutage par les herbivores (Duffy et Hay, 1990 ; Menzel et al., 1998 ; Vroom et al., 2001). Les espèces d'Udoteaceae se trouvant dans des milieux à différentes pressions herbivores, il est possible que la disposition des constriction (sur un ou deux niveaux) soit le résultat d'adaptations évolutives en fonction de ce facteur.

Quoi qu'il en soit, une étude plus approfondie est nécessaire afin de confirmer ou réfuter les hypothèses exposées — les constriction sont-elles associées au rythme de croissance ? À une fonction ? A un avantage évolutif ?— ou rechercher toute autre explication à l'existence de ces deux états de caractère.

Fronde et diamètre des siphons

Concernant la forme de la fronde, Vroom et al. (1998) soutenaient l'hypothèse d'un ancêtre à fronde flabellée, s'appuyant sur le fait que cette morphologie est la plus partagée entre les genres d'Udoteaceae, et la considéraient comme plus parcimonieuse que celle d'apparitions multiples des formes flabellées proposée par Hillis-Colinvaux (1984). Ces auteurs ont montré par ailleurs que la forme de la fronde présentait un fort index de cohérence, ce qui s'oppose aux opinions de Gepp et Gepp (1911) et Hillis-Colinvaux (1984) qui jugeaient le caractère non informatif car la forme en lame est présente chez de nombreux genres.

Par ailleurs, Vroom et al (1998) proposaient pour les Udoteaceae de considérer l'évolution suivante pour la forme de la fronde : La forme ancestrale serait une fronde unique en lame (*Udotea*), de laquelle dériveraient les formes en lames multiples portées par un seul axe (*Rhipocephalus*), qui, par déconstruction, conduiraient aux formes en siphons libres (*Penicillus*), desquelles, par un dernier saut évolutif, serait réalisée la morphologie segmentée observée chez *Tydemania*.

Dans la présente étude, la forme de la fronde montre un fort signal phylogénétique et confirme les résultats de Vroom et al. (1998) à l'échelle des Bryopsidales. La reconstruction ancestrale souligne en effet que l'état plésiomorphe est une fronde flabellée, et qu'il est, certes, partagé par la majorité des genres, mais que le caractère garde son importance pour différencier les genres. La perte de cohésion entre les siphons est apparue plusieurs fois en tant qu'état dérivé, mais conduit cependant à des formes différentes de manière simultanée et non pas successivement comme proposé par ces auteurs. Par ailleurs, tandis que les formes cespiteuses ou en axe composé de plusieurs frondes sont taxonomiquement informatives et synapomorphes à l'échelle générique, la forme en capitule est davantage homoplastique.

Néanmoins, l'évolution depuis une forme flabellée vers une forme en siphons libres nécessite d'autres analyses afin de déterminer si elle est le reflet d'adaptations environnementales, de changement des conditions du milieu, de colonisation de nouvelles niches écologiques, ou correspond à un avantage évolutif favorisé par les pressions de sélection.

La forme de la fronde est apparue également corrélée à d'autres traits morphologiques, tels que la calcification, l'absence ou la présence de pores sur la surface calcifiée des siphons, la cortication, les structures secondaires, et le diamètre des siphons. Pour ce dernier trait, bien que très variable sur l'ensemble des Udoteaceae, des tendances semblent être bien conservées et distinguent les genres entre eux. Notamment les genres *Flabellia*, *Udotea* et *Glaukea* présentent toujours des siphons (stipe

et fronde) les plus fins au sein de la famille. À l'inverse, au sein du « complexe Caraïbes », les espèces de morphologie « *Penicillus* » ou « *Rhipocephalus* » montrent toujours des siphons de grand diamètre. Ce critère apparaît ici stable, conservé au sein des genres et donc pertinent pour la détermination taxonomique de ces derniers et ne semble pas être sujet à des facteurs externes.

4.d. L'incroyable diversité morphologique, témoin de la radiation des Udoteaceae

De manière générale, la famille Udoteaceae présente une complexité et une diversité morphologique remarquables et les plus fortes au sein des Bryopsidales. Néanmoins, cette dernière est contrastée entre les différents clades. Kooistra (2002) avait déjà souligné des différences dans la diversification génétique et morphologique au sein de la famille, avec : 1) des genres non cortiqués montrant une cladogénèse rapide accompagnée de changements phénotypiques considérables entre des espèces proches ; et 2) à l'inverse, des taxons totalement cortiqués, similaires morphologiquement, et « pauvres » en diversité (génétique et morphologique) et qui correspondraient à des lignées plus anciennes. La forte similarité morphologique pourrait indiquer des changements phénotypiques à rythme plus lent dans ces lignées anciennes contrairement aux clades plus récents.

Cette forte diversification génétique et morphologique est notamment retrouvée au sein du « complexe Caraïbes ». Le complexe est monophylétique et restreint à une zone géographique, et pourtant, il montre de nombreuses homoplasies avec d'autres taxons externes au clade et géographiquement éloignés, témoignant de radiations et évolutions génétiques et morphologiques parallèles.

De manière générale, les nombreux cas de convergence ou similarité entre des taxons éloignés phylogénétiquement au sein des Udoteaceae confirment les résultats d'études précédentes soulignant qu'une évolution parallèle de caractères morphologiques peut mal renseigner l'inférence phylogénétique (Guo et al., 2013 ; Wu et al., 2015) et que ces caractères communs peuvent résulter par exemple d'évolutions parallèles ou d'adaptations écologiques à des habitats similaires. En effet, des traits adaptatifs évoluant en parallèle sous de fortes pressions de sélection ont déjà été mis en évidence chez les plantes (Givnish et al., 2000 ; Kitahara et al., 2010 ; Devecchi et al., 2017).

Par ailleurs, les liens de causalité entre radiations et traits morphologiques restent difficiles à identifier puisque certains traits associés à une radiation dans un clade particulier (par ex. pour le « complexe Caraïbes ») ne le sont pas forcément ailleurs dans la phylogénie. Cela a également été souligné chez les plantes terrestres insulaires ou de différents continents (Linder et al., 2017) et finalement, l'interdépendance entre diversification génétique et morphologique peut être influencée par une multitude de facteurs intrinsèques ou extrinsèques (Bouchenak-Khelladi et al., 2015). Il est donc nécessaire de considérer ces résultats avec prudence, car uniquement basés sur des données moléculaires et morphologiques et n'intégrant pas les multiples facteurs contribuant à la complexité des processus évolutifs. De plus, plusieurs auteurs parlent de « système adaptatif complexe » pour expliquer qu'une connaissance aussi complète soit-elle d'un organisme au sein d'un clade (c.-à.-d., traits biologiques connus, phylogénies robustes et calibrées et échantillonnage génétique complet — conditions rarement remplies) ne suffit pas toujours pour avoir une compréhension claire de l'évolution de ce clade (Miller et Page, 2007, Linder et al., 2017).

Enfin, la forte variabilité morphologique retrouvée au sein des Udoteaceae est un nouveau cas pouvant soutenir l'hypothèse d'une évolutivité phénotypique (c.-à-d., la capacité des lignées à évoluer avec production de nouveautés morphologiques et écologiques) promotrice de spéciation (Pigliucci, 2008 ; Adamowicz et al., 2008). Cette hypothèse est également proposée pour expliquer et illustrer de quelle manière les innovations clés entraînent une diversification durant une radiation adaptative (Rabosky et al., 2013).

B.III.5. Conclusion

Cette étude présente pour la première fois l'application de l'inférence de traits évolutifs sur une phylogénie calibrée dans le temps des Udoteaceae, et combine à la fois les informations moléculaires, le temps de divergence et les caractères morphologiques. Cette famille affichant une forte variabilité morphologique a souvent été un cas complexe et difficile à résoudre d'un point de vue taxonomique. L'étude des différents traits morphologiques a permis d'évaluer leur degré d'information phylogénétique, mais également de révéler les schémas macroévolutifs associés et de confirmer ou réfuter leur importance taxonomique pour la diagnose des différents genres proposés. Ainsi, une forte fréquence d'homoplasies morphologiques a pu être mise en évidence au sein des Udoteaceae. Bien que ce constat complique la classification et la formalisation d'une diagnose unique à chaque genre, ces homoplasies renseignent sur les trajectoires évolutives particulières de certains traits, mettant en évidence des évolutions ou adaptations convergentes ou parallèles, parfois associées à des radiations génétiques. Par ailleurs, d'autres caractères ont pu être confortés en tant que symplesiomorphies et synapomorphies et leur pertinence confirmée pour l'identification des genres. Néanmoins le statut des caractères définis dans cette étude est dépendant de l'échelle taxonomique, ici la famille Udoteaceae, et il serait intéressant de mener une analyse sur l'ensemble des Halimedineae ou des Bryopsidales afin d'observer les schémas d'évolution des différents états de caractère étudiés et leur statut à une plus large échelle.

Enfin, l'état ancestral pour de nombreux traits morphologiques a pu être estimé, ce qui a permis de documenter pour la première fois la morphologie de l'ancêtre hypothétique des Udoteaceae, tout en confirmant ou réfutant les hypothèses antérieures.

Ainsi, ce travail fournit une première réévaluation de la pertinence des caractères morphologiques considérés « de référence » pour les Udoteaceae et nous espérons qu'il facilitera les futurs efforts et travaux taxonomiques portés à cette famille. Néanmoins, il ne représente que les prémices de la révision taxonomique de la famille et il faudra davantage d'informations, notamment sur les stades du cycle de vie, la croissance et la reproduction afin de mieux comprendre et documenter la diversité des Udoteaceae tant à l'échelle générique que spécifique. Par ailleurs, le « complexe Caraïbes » reste encore mal compris et sa taxonomie demeure non-résolue à l'issue de ce travail, et nécessitera une étude plus approfondie.

Enfin, il serait intéressant d'inférer des traits relatifs aux facteurs extrinsèques comme les conditions environnementales (température, profondeur, turbidité de l'eau), ou les pressions de prédation (herbivores, etc.) afin de révéler de potentielles corrélations avec les traits morphologiques (calcification, diamètre des siphons, forme du thalle) et ainsi évaluer leur influence sur la diversification spécifique des Udoteaceae.

CONCLUSION

ET

PERSPECTIVES

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Tout d'abord, les travaux réalisés ont permis de mettre à jour la diversité générique et spécifique des deux familles. Avec cette étude, plusieurs centaines de séquences sont désormais disponibles (sur 573 échantillons d'Udoteaceae et 516 de Rhipiliaceae) au moins sur un des trois marqueurs (*tufA*, *rbcl* ou 18S rDNA), et ces informations génétiques viennent compléter un nombre non négligeable d'espèces valides décrites sur la base morphologique. De nouveaux taxons (un nouveau genre et *a minima* 13 nouvelles espèces pour Udoteaceae ; et *a minima* deux nouveaux genres et 27 nouvelles espèces pour Rhipiliaceae s. l.) ont été révélés et viennent enrichir notre connaissance de la richesse et de la diversité spécifiques de ces familles. Certaines espèces placées en synonymie sur la base morphologique sont proposées comme valides à la suite de étude et sur la base morphologique et moléculaire (*Tydemanina gardineri*, *Rhipilia diaphana*), tandis que d'autres devront être transférées sous d'autres épithètes (transfert de *Chlorodesmis baculifera* au genre *Rhipilia* et de *Chlorodesmis caespitosa* sous le genre *Rhipidodesmis*).

De même, à l'échelle des genres, pour plusieurs d'entre eux, les données génétiques n'étaient pas disponibles (par ex. *Rhipiliella*) ou très fragmentaires (*Rhipiliopsis*, *Callipsygma*). Désormais ces genres sont référencés au plan génétique et leur position phylogénétique est établie. Plusieurs genres jusque-là monospécifiques ont été enrichis d'espèce(s) supplémentaire(s) (*Tydemanina*, *Callipsygma*, *Poropsis*). De nouveaux genres ont également été proposés afin d'accommoder des taxons nouveaux pour la science (*Rhipidotea gen.nov*, *Rhipiliospina gen.nov*). Enfin, de nouvelles lignées de filamenteuses, basales aux Rhipiliaceae s.s. ont été révélées, mais nécessitent plus d'investigation pour les décrire correctement.

Cette étude a permis également de redéfinir les limites taxonomiques de plusieurs genres en écho aux travaux antérieurs qui proposaient divers réaménagements à partir de la morphologie. Ainsi, le genre *Udotea* s. s. a été redéfini, en corollaire à la création de deux nouveaux genres, *Ventalia* et *Glaukea*, pour accommoder les autres espèces initialement placées dans le genre. Seules les espèces du « complexe Caraïbes » référencées sous le genre « *Udotea* » n'ont pu être résolues taxonomiquement. De même, la redéfinition du genre *Chlorodesmis* s. s. s'est accompagnée du transfert de *Chlorodesmis baculifera* au genre *Rhipilia* s. s. et la validation du genre *Rhipidodesmis* proposé par Gepp et Gepp (1911) est proposée pour accueillir l'espèce *Chlorodesmis caespitosa*. *Rhipidosiphon* s. s. a également été redéfini et ne contient plus l'espèce *R. floridensis*, mais inclut *Udotea glaucescens* transférée au genre. Le genre *Rhipilia* s. s. a été révisé autour de l'espèce type *R. tomentosa*, et plusieurs espèces anciennement assignées à *Rhipilia* en sont désormais exclues (à l'image de *R. orientalis* ou *R. crassa*). De même, *Rhipiliopsis* a été révélé comme composé d'*a minima* trois groupes, dont *Rhipiliopsis* s. s. redéfini dans cette étude, le nouveau genre *Rhipiliospina* et d'autres représentants inclus dans « Rhipiliaceae s.s. 2 ». Enfin, nous proposons l'exclusion des genres *Rhipiliella* et *Callipsygma* de la famille Udoteaceae et leur transfert à la famille Rhipiliaceae s. s. pour le premier et très probablement à la famille Halimedaceae pour le second. La famille Halimedaceae, jusque-là monospécifique avec le seul genre *Halimeda*, serait enrichie de trois nouveaux genres : *Rhipiliopsis* s. s., *Callipsygma* et *Rhipiliospina*.

Ainsi, cette étude a mis en évidence pour certains genres, comme *Rhipiliopsis* ou encore *Rhipilia*, une diversité insoupçonnée avec de nombreuses espèces sans doute nouvelles pour la science. Ce constat renvoie aux travaux effectués sur les algues brunes *Lobophora* (Vieira et al., 2014) ou rouges

Asparagopsis (Dijoux et al., 2014), par lesquels la diversité spécifique et cryptique a également été révélée, grâce notamment à un effort d'échantillonnage soutenu. Il est fort probable que d'autres prospections dans les régions peu étudiées, comme la grande région du Triangle de Corail, révèlent une richesse encore plus importante des familles Udoteaceae et Rhipiliaceae.

Cette diversité spécifique se reflète en partie dans la variabilité morphologique, qu'elle soit externe ou interne. Certains caractères pris isolément se sont révélés caractéristiques à l'échelle des espèces ou à l'échelle des genres, comme chez *Rhipiliopsis* où les divers agencements de la lame et la grande variété de formes de papilles traduisent un grand nombre d'espèces, portant la diversité spécifique au-delà de ce qui était attendu. Pour d'autres taxons, c'est la combinaison de caractères qui a permis de les discriminer (par ex. *Chlorodesmis*).

Dans ce contexte, une approche d'inférence de traits morphologiques sur la phylogénie des Udoteaceae a été menée pour observer l'évolution des caractères d'intérêt et réviser leur pouvoir discriminant et leur pertinence taxonomique. Cette approche était d'autant plus intéressante au regard du contexte taxonomique, avec des genres dont la monophylie a été remise en question, et de la reconsidération des taxons proposés dans cette étude.

Ainsi, alors que certains états de caractère se sont avérés toujours pertinents et diagnostiques (symplesiomorphies ou synapomorphies), d'autres correspondent à des homoplasies et apparaissent alors moins diagnostiques que ce qui était admis jusque-là. Par ailleurs, la fréquence d'homoplasies révélée dans cette étude témoigne d'évolutions morphologiques parallèles au sein des taxons de la famille Udoteaceae, qui pourraient correspondre à des réponses adaptatives à des milieux similaires.

Cela corrobore les événements de spéciations successifs qui ont permis à cette famille, originaire de du Trias supérieur, de survivre aux différents événements et crises paléontologiques, avec certaines espèces anciennes toujours représentées de nos jours.

De plus, la morphologie de l'ancêtre de la famille Udoteaceae a pu pour la première fois être documentée par le biais d'estimations ancestrales. Cet ancêtre, constitué d'une fronde flabellée portée par un stipe, calcifié et cortiqué (entre autres caractères), ressemble en divers points à la forme complexe suggérée par certains auteurs. Cette complexité acquise de manière ancestrale se retrouve chez plusieurs taxons actuels ce qui contribue à la forte diversité morphologique de la famille, faisant des Udoteaceae un cas particulier au sein des Bryopsidales.

Aussi, l'inférence des traits réalisée à l'échelle des Udoteaceae devra être étendue à une échelle supérieure, couvrant l'ensemble du sous-ordre Halimedineae ou encore l'ordre des Bryopsidales. Cela permettrait de suivre l'évolution de ces morphologies complexes qui, bien que retrouvées chez le genre proche *Halimeda*, ne sont pas majoritaires au sein des Bryopsidales composés plutôt d'espèces à morphologie simple (cf. *Bryopsis*, *Derbesia*, etc.) se rapprochant de *Chlorodesmis*, *Poropsis* ou des formes filamenteuses parmi les familles étudiées.

Pour les deux familles, la distribution géographique de plusieurs espèces s'est révélée moins étendue que ce qui était décrit dans la littérature (par ex. pour *U. flabellum*, *R. orientalis*, etc.), et aucune espèce n'est apparue pantropicale. Des erreurs dans les assignations à l'espèce, basées

essentiellement sur des critères morphologiques, sont probablement à l'origine de la surestimation des aires de répartition géographique.

Au contraire, la plupart des espèces des deux familles ont une aire géographique réduite à une région, un domaine voire même une province. Dans ces dernières, certaines localités comme les Chesterfield ou encore les îles Surprises (Nouvelle-Calédonie) se sont révélées particulièrement diversifiées avec de nombreuses espèces exclusives à ces zones. D'autres observations dans ces milieux difficiles d'accès devront confirmer l'endémisme probablement lié à ces environnements isolés, loin d'influences continentales et préservés de la plupart des impacts anthropiques. Il est fort probable qu'un effort de collectes étendu à ce type de milieux dans d'autres régions fasse évoluer la composition spécifique de ces familles.

Les études de biogéographie réalisées pour la première fois pour les familles Udoteaceae et Rhipiliaceae ont mis en évidence les centres d'origine et de diversité de ces dernières : la famille Udoteaceae a pour origine la Mer de Téthys et présente trois centres de diversité, l'Indo-Pacifique central, les Caraïbes et l'ouest de l'Océan Indien; la famille Rhipiliaceae a pour origine et centre de diversité l'Indo-Pacifique central (voire plus précisément, le Pacifique tropical Sud-Ouest). Les deux familles présentent donc des centres de diversité strictement tropicaux et se distinguent ainsi de la majorité des macroalgues (Kerswell, 2006). Certaines hypothèses et théories (centre d'origine, d'accumulation et de superposition) ont également été explorées dans cette étude pour expliquer la présence de zones plus riches que d'autres en espèces d'Udoteaceae et Rhipiliaceae, sans écarter les potentiels biais d'échantillonnage.

L'effet des différentes barrières marines est contrasté dans l'histoire biogéographique des deux familles. Les plus récentes (Isthme de Panama ou *upwelling* du Benguela) n'ont pas été un moteur de vicariance, mais représentent sans aucun doute des barrières à la dispersion des espèces, et ce, toujours actuellement. Quoi qu'il en soit, ces deux familles montrent toutes deux une répartition mondiale, ce qui souligne leur capacité de dispersion et d'adaptation aux milieux nouvellement colonisés (tropicaux pour la majorité d'entre-deux, mais également tempérés).

Néanmoins, et malgré l'approche de taxonomie intégrative adoptée dans cette étude et basée sur différents types de données (moléculaire, morphologie et géographique), le statut de certains taxons n'a pu être résolu, comme celui des genres et espèces des Caraïbes, du « complexe PPR », des lignées filamenteuses basales aux Rhipiliaceae s. s. ou encore du groupe « Rhipiliaceae s. s. 2 ». Pour cela, il est nécessaire d'avoir un échantillonnage plus important pour augmenter les chances de trouver les éventuelles espèces intermédiaires manquantes et mieux établir la composition spécifique et les relations phylogénétiques au sein de ces groupes. En attendant, nous avons préféré ne pas statuer sur leur position taxonomique.

Enfin, alors que ce travail s'est concentré sur la révision taxonomique à l'échelle des genres, un important travail de réajustement taxonomique et de description de nouvelles espèces reste à faire et nécessitera, entre autres, la consultation des holotypes pour vérifier la morphologie, voire même tenter de les séquencer.

À l'issue de ce travail, plusieurs voies de réflexion peuvent être mises en perspective :

1) Acquérir d'autres types de données pour une taxonomie mieux définie et une identification des taxons plus performante

Sur le plan de la taxonomie, des questions demeurent et leur résolution nécessite l'acquisition de données supplémentaires sur la biologie des espèces. Plusieurs auteurs ont souligné l'importance des données sur la reproduction et les cycles de vie, lesquelles discriminent mieux les groupes « naturels » que les données morphologiques (Vroom et al., 1998 ; Kooistra, 2002). Pour plusieurs taxons, la question de cycles morphologiques anisomorphes se pose à l'instar de la forme filamenteuse *mediterraneus* (ex. « *Espera* ») décrite chez l'espèce *Penicillus capitatus* ou encore celle de *Penicillus nodulosus* observée et séquencée dans cette étude. Documenter ces différentes phases morphologiques nécessite une meilleure compréhension de la biologie et de la reproduction des espèces et notamment de leurs structures reproductives et du devenir des zygotes après la fécondation. Les structures apparentées à des organes de reproduction ont été observées dans cette étude chez *Rhipiliopsis*, *Rhipiliella* et pour des espèces de « filamenteuses » basales à Rhipiliaceae s.s., mais elles restent fragmentaires et méritent d'être confirmées. En outre, un effort de prospection dans des milieux différents et à des saisons différentes s'avère nécessaire pour augmenter la probabilité de récolter les éventuelles différentes morphologies au sein d'un même taxon. S'intéresser aux cycles de vie des espèces et notamment aux générations morphologiques permettrait d'une part, d'assigner ou non les différents stades de vies et les morphologies associées à des espèces connues, et de manière générale, d'accéder à une meilleure compréhension de la diversité. Cette acquisition de critères supplémentaires est primordiale pour classer les espèces sans ambiguïté, et vient en aide pour les cas de taxonomie non résolus, ou encore lors de décisions relatives au regroupement des espèces en genres et familles.

Le travail d'identification des espèces, voire de description des nouveaux taxons, devra être poursuivi. Notamment, le grand nombre de données morphologiques acquises au cours de cette étude mériterait d'être valorisé pour tous les genres par des analyses statistiques multivariées ou des délimitations basées sur la morphologie (« *morphological clustering* »), comme celles réalisées sur les espèces d'*Udotea* des Caraïbes (Lagourgue et al., 2018). Ces analyses multivariées pourraient également être complétées par des données de morphométrie, à l'instar de ce qui a été fait pour le genre *Halimeda* (voir les travaux de Verbruggen et al., 2005 a et b) et par des observations par microscopie électronique des organelles (chloroplastes) et éventuelles formations cristallines qui peuvent être informatives à l'échelle spécifique (par ex. Coppejans et al., 2011). Cela permettrait notamment de vérifier statistiquement le pouvoir discriminant des différents caractères considérés diagnostiques et mieux définir les limites entre espèces.

2) S'intéresser aux niches écologiques

Avant de débiter ce travail, nous avons projeté d'étudier les niches écologiques des espèces, sans nous douter de la complexité du travail que nous réserverait l'abondant matériel biologique disponible. Les résultats acquis notamment sur les traits fonctionnels remettent en perspective cette approche. La caractérisation des niches écologiques des espèces pourra contribuer à l'estimation de

la diversité et de la distribution de ces espèces dans le futur, notamment selon différents scénarios climatiques et environnementaux (cf. Verbruggen et al. (2009c) sur le genre *Halimeda*). Ceci est particulièrement intéressant puisque ces algues sont majoritairement tropicales et il n'est pas exclu que leurs aires de distribution évoluent avec le réchauffement des océans. Par ailleurs, certaines espèces d'Udoteaceae sont calcifiées, et sont susceptibles d'être plus sensibles à l'acidification des océans que leurs voisines non calcifiées. Il n'est pas exclu que s'opèrent des changements radicaux dans la composition spécifique, voire même que certaines espèces s'éteignent. Il serait spéculatif de proposer des scénarios sans intégrer des données sur l'écologie de ces espèces. Aussi dans le contexte de changement global auxquelles les espèces devront faire face, il serait utile de porter une meilleure attention aux données sur l'habitat, la profondeur, la température de l'eau ou encore l'exposition à la lumière ou à la turbidité du milieu. Les traits écologiques pourraient aider à comprendre la répartition géographique actuelle de la diversité génétique et la richesse spécifiques en Udoteaceae et Rhipiliaceae de certaines zones à travers le monde, et mieux documenter les préférences écologiques de ces espèces.

3) Poursuivre l'étude de l'histoire évolutive de ces familles

L'acquisition d'un échantillon plus large, en termes géographique, spécifique et d'individus par espèces, permettra de compléter la diversité de ces familles, mais également, comme vu plus haut, de corriger les aires de distributions relatives à chaque espèce.

Bien que nous disposions, après ce travail, d'une phylogénie la plus complète à ce jour pour les deux familles, il manque encore des taxons intermédiaires. Pour atteindre le seuil minimum d'une estimation fiable de la diversification (espèces manquantes <20 %) et pouvoir calculer avec plus de précision les taux de spéciation et d'extinction relatifs à chaque lignée, l'effort d'échantillonnage devra être poursuivi dans le temps et l'espace notamment dans les régions de plus forte accumulation de biodiversité (par ex. au niveau du Triangle de Corail).

Par ailleurs, et en lien avec ce qui a été dit précédemment, l'acquisition de données environnementales et écologiques permettrait de tester les corrélations avec les traits morphologiques et de réaliser une inférence de traits évolutifs sur les phylogénies plus complète. Cela permettrait de mieux identifier les facteurs environnementaux à l'origine de la diversification des familles Rhipiliaceae et Udoteaceae et, en particulier pour cette dernière, dans les cas de radiations rapides observées au sein du « complexe Caraïbes » ou pour les espèces de l'ouest de l'océan Indien du genre *Ventalia*.

4) Aller vers d'autres technologies

Les analyses ADN ont été limitées par les marqueurs actuellement disponibles pour l'étude des algues vertes et plus précisément des Bryopsidales. Une étude combinant davantage de marqueurs génétiques permettrait très probablement de renforcer les valeurs de supports aux nœuds, voire de résoudre certaines relations phylogénétiques restées incertaines. Les publications récentes de plusieurs génomes chloroplastiques de Bryopsidales (Lü et al., 2011 ; Leliaert et Lopez-Bautista, 2015 ; Lam et Lopez-Bautista, 2016 ; Marcelino et al., 2016 ; Verbruggen et al., 2017 ; Cremen et al, 2018 et 2019) ouvrent des perspectives pour dessiner d'autres marqueurs sur d'autres régions de

gènes. De même, la recherche de marqueurs du compartiment mitochondrial reste d'actualité et permettrait d'obtenir une histoire génétique indépendante et sans doute complémentaire de celles des marqueurs nucléaires et chloroplastiques, bien que l'utilisation de marqueurs mitochondriaux est parfois controversée (histoire de la lignée maternelle uniquement).

Les nouvelles technologies ou générations de séquençages apporteraient des avancées certaines dans l'étude de ces familles et sont plus que jamais attrayantes, mais leur accès est encore limité (financièrement, technologiquement, connaissances bio-informatiques requises, haute qualité d'ADN nécessaire, ou contraintes d'échantillonnage).

Développer des approches « omiques » complémentaires, permettrait grâce à la génomique d'avoir accès à un très grand nombre de données moléculaires et ainsi mieux référencer la diversité génétique des espèces et résoudre leurs relations phylogénétiques, et par la transcriptomique d'approcher les schémas évolutifs, génétiques et fonctionnels sous-jacents. Les nouvelles générations de séquençage, d'ores et déjà appliquées chez les algues vertes (Melton et al., 2015) et les Bryopsidales (Sauvage et al., 2016 ; Cremen et al., 2019), ont montré leur potentiel pour révéler la diversité spécifique et clarifier les relations phylogénétiques. Il ne fait aucun doute que l'application combinée de ces disciplines aux familles Udoteaceae et Rhipiliaceae permettrait une cartographie plus juste et complète de leur diversité génétique et spécifique et une révision facilitée de leur taxonomie, tout en renseignant davantage sur leurs place, rôle et fonction au sein des écosystèmes.

Finalement, dans la suite de cette étude, la piste la plus accessible à prioriser serait de créer un réseau de travail entre les différents collaborateurs et collecteurs disposant de spécimens de ces deux familles, ou ayant la possibilité d'en acquérir des nouveaux. Le regroupement des informations actuelles sur ces familles, que ce soit les séquences génétiques ou les spécimens, permettrait de recenser le matériel biologique et les données disponibles et d'en analyser les manques. La mise en place d'un protocole d'étude rigoureux uniformisé et standardisé, avec notamment l'acquisition de séquences à partir de mêmes marqueurs génétiques, et *a minima tufA*, *rbcl* et 18S rDNA, accompagnées de données morpho-anatomiques, serait d'ores et déjà une grande avancée. Ce nouveau corpus de données serait intégré aux analyses de délimitation d'espèces initiées dans cette étude, et contribuerait ainsi à des analyses plus robustes de phylogénie et de systématique et permettrait une révision taxonomique des familles plus aboutie.

L'urgence de référencer la biodiversité, et notamment celles des macroalgues, nécessite qu'une collaboration étroite entre phycologues de diverses régions du monde soit mise en place pour optimiser l'acquisition d'informations et obtenir la meilleure cartographie possible de leur diversité.

BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, I.A., Huisman, J.M., 2004. Marine green and brown algae of the Hawaiian Islands. Bishop Museum Press.
- Adamowicz, S.J., Purvis, A., Wills, M.A., 2008. Increasing morphological complexity in multiple parallel lineages of the Crustacea. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 4786–4791. doi:10.1073/pnas.0709378105
- Agardh J.G., 1887. Till a1gernes Systematik, Pt. 6 No. vii. Nya bidrag. *Lunds Universitets Arsskrift* 23: 1-174, pis. 1-5.
- Alroy, J., 2010. The shifting balance of diversity among major marine animal groups. *Science* 329, 1191–4. doi:10.1126/science.1189910
- Antonelli, A., Sanmartín, I., 2011. Mass Extinction, Gradual Cooling, or Rapid Radiation? Reconstructing the Spatiotemporal Evolution of the Ancient Angiosperm Genus *Hedyosmum* (Chloranthaceae) Using Empirical and Simulated Approaches. *Syst. Biol.* 60, 596–615. doi:10.1093/sysbio/syr062
- Arakaki, M., Christin, P.-A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R.M., Spriggs, E., Moore, M.J., Edwards, E.J., 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 8379–84. doi:10.1073/pnas.1100628108
- Ardissone, F., 1866. Enumerazione delle alghe della Marca di Ancona. pp. [1]-32. Fano: Tipografia de Giovanni Lana
- Ariztia, E. V., Andersen, R.A., Sogin, M.L., 1991. A New Phylogeny For Chromophyte Algae Using 16s-Like rRNA Sequences From *Mallomonas Papillosa* (Synurophyceae) And *Tribonema Aequale* (Xanthophyceae). *J. Phycol.* 27, 428–436. doi:10.1111/j.0022-3646.1991.00428.x
- Badve, M. R., Kindal, P., 1986. Marine Cretaceous algae from the Barantagia Formation, Andaman Islands, *Indis. Bull. Geol. Min. Met. Soc. India*, 54 p. 149-158
- Bakker, F.T., Olsen, J.L., Stam, W.T., 1995. Evolution of nuclear rDNA ITS sequences in the *Cladophora albida/sericea* clade (Chlorophyta). *J. Mol. Evol.* 40, 640–51.
- Bakker, F.T., Olsen, J.L., Stam, W.T., van den Hoek, C., 1994. The *Cladophora* complex (Chlorophyta): new views based on 18S rRNA gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 3, 365–82.
- Barber, P.H., 2009. The challenge of understanding the Coral Triangle biodiversity hotspot. *J. Biogeogr.* 36, 1845–1846. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02198.x
- Barber, P.H., Palumbi, S.R., Erdmann, M. V., Moosa, M.K., 2000. A marine Wallace's line? *Nature* 406, 692–693. doi:10.1038/35021135
- Barracough, T.G., Nee, S., 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16, 391–399. doi:10.1016/S0169-5347(01)02161-9
- Barracough, T.G., Vogler, A.P., Harvey, P.H., 1998. Revealing the factors that promote speciation. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 353, 241–249. doi:10.1098/rstb.1998.0206
- Baum, D. A., Shaw, K. L., 1995. Genealogical perspectives on the species problem. Pages 289–303 in *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics* (P. C. Hoch, and A. G. Stephenson, eds.). Missouri Botanical Garden, St. Louis
- Benton, M.J., Emerson, B.C., 2007. How Did Life Become So Diverse ? the Dynamics of Diversification According To the Fossil Record and Molecular Phylogenetics 50, 23–40.
- Bhattacharya, D., Medlin, L., Wainright, P.O., Ariztia, E. V., Bibeau, C., Stickel, S.K., Sogin, M.L., 1992. Algae containing chlorophylls *a + c* are paraphyletic: molecular evolutionary analysis of the Chromophyta. *Evolution* (N. Y.) 46, 1801–1817. doi:10.1111/j.1558-5646.1992.tb01170.x
- Blaxter, M.L., 2004. The promise of a DNA taxonomy. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 359, 669–679. doi:10.1098/rstb.2003.1447
- Blomberg, S.P., Garland, T., Ives, A.R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* (N. Y.) 57, 717–745. doi:10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x
- Bold, H. C. & Wynne, M. J. 1978. *Introduction to the Algae. Structure and Reproduction*. 1st ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 706 pp
- Bond, J.E., Stockman, A.K., 2008. An Integrative Method for Delimiting Cohesion Species: Finding the Population-Species Interface in a Group of Californian Trapdoor Spiders with Extreme Genetic Divergence and Geographic Structuring. *Syst. Biol.* 57, 628–646. doi:10.1080/10635150802302443
- Børgesen, F., 1940. Some marine algae from Mauritius 1. Chlorophyceae. *Det Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Meddel.* 15 (4): 1–81, 26 figs., 3 pls
- Børgesen, F., 1925. Marine algae from the Canary Islands especially Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceae. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Meddelelser*(3): 1-123, 49 figs.

- Bouchenak-Khelladi, Y., Onstein, R.E., Xing, Y., Schwery, O., Linder, H.P., 2015. On the complexity of triggering evolutionary radiations. *New Phytol.* 207, 313–326. doi:10.1111/nph.13331
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C.-H., Xie, D., Suchard, M.A., Rambaut, A., Drummond, A.J., 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Comput. Biol.* 10, e1003537. doi:10.1371/journal.pcbi.1003537
- Boudouresque, C.P., Perret, M., 1977. Inventaire de la Aore marine de Corse (Mediterranee); Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae. *Bib. l. Phycol.*, 25: 1-170.
- Bowen, B.W., Rocha, L.A., Toonen, R.J., Karl, S.A., 2013. The origins of tropical marine biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 28, 359–366. doi:10.1016/J.TREE.2013.01.018
- Buerki, S., Jose, S., Yadav, S.R., Goldblatt, P., Manning, J.C., Forest, F., 2012. Contrasting Biogeographic and Diversification Patterns in Two Mediterranean-Type Ecosystems. *PLoS One* 7, e39377. doi:10.1371/journal.pone.0039377
- Burt, J.A., Feary, D.A., Bauman, A.G., Usseglio, P., Cavalcante, G.H., Sale, P.F., 2011. Biogeographic patterns of reef fish community structure in the northeastern Arabian Peninsula. *ICES J. Mar. Sci.* 68, 1875–1883. doi:10.1093/icesjms/fsr129
- Carpenter, K.E., Springer, V.G., 2005. The center of the center of marine shore fish biodiversity: The Philippine Islands. *Environ. Biol. Fishes* 72, 467–480. doi:10.1007/s10641-004-3154-4
- Carstens, B.C., Knowles, L.L., 2007. Estimating Species Phylogeny from Gene-Tree Probabilities Despite Incomplete Lineage Sorting: An Example from *Melanoplus* Grasshoppers. *Syst. Biol.* 56, 400–411. doi:10.1080/10635150701405560
- Carstens, B.C., Pelletier, T.A., Reid, N.M., Satler, J.D., 2013. How to fail at species delimitation. *Mol. Ecol.* 22, 4369–4383. doi:10.1111/mec.12413
- Cedergren, R., Gray, M.W., Abel, Y., Sankoff, D., 1988. The evolutionary relationships among known life forms. *J. Mol. Evol.* 28, 98–112. doi:10.1007/BF02143501
- Chisholm, J.R.M., Dauga, C., Ageron, E., Grimont, P.A.D., Jaubert, J.M., 1996. "Roots" in mixotrophic algae. *Nature* 381, 382–382. doi:10.1038/381382a0
- Clifton, K.E., 1997. Mass Spawning by Green Algae on Coral Reefs. *Science* (80-.). 275, 1116–1118. doi:10.1126/science.275.5303.1116
- Clifton, K.E., Clifton, L.M., 1999. The phenology of sexual reproduction by green algae (Bryopsidales) on Caribbean coral reefs. *J. Phycol.* 35, 24–34.
- Cohen, K.M., Harper, D.A.T., Gibbard, P.L., 2018. ICS International Chronostratigraphic Chart v2018/08. International Commission on Stratigraphy, IUGS. www.stratigraphy.org
- Collado-Vides, L., Suárez, A., Cabrera, R., 2009. Una revisión taxonómica del género *Udotea* en el Caribe mexicano y cubano. *Rev. Invest. Mar* 30, 145–161.
- Coppejans, E., De Clerck, O., Leliaert, F., 1999. New records of the green-algal genus *Rhipiliopsis* (Udoteaceae, Caulerpaceae) from Papua New Guinea and the Seychelles Islands, including the description of *Rhipiliopsis papuensis* Coppejans, De Clerck and F. Leliaert, sp. nov. *Bot. Mar.* 42, 377–382.
- Coppejans, E., Leliaert, F., Verbruggen, H., Prathep, A., De Clerck, O., 2011. *Rhipidosiphon lewmanomontiae* sp. nov. (Bryopsidales, Chlorophyta), a calcified udoteacean alga from the central Indo-Pacific based on morphological and molecular investigations. *Phycologia* 50, 403–412. doi:10.2216/10-90.1
- Coppejans, E., Prud'homme van Reine, W.F., 1990. A note on *Rhipilia nigrescens* Coppejans & Prud'homme van Reine (Chlorophyta). *Blumea* 261–262.
- Cornwell, W., Nakagawa, S., 2017. Phylogenetic comparative methods. *Curr. Biol.* 27, R333–R336. doi:10.1016/j.cub.2017.03.049
- Cowman, P.F., 2014. Historical factors that have shaped the evolution of tropical reef fishes: a review of phylogenies, biogeography, and remaining questions. *Front. Genet.* 5, 394. doi:10.3389/fgene.2014.00394
- Cowman, P.F., Bellwood, D.R., 2013. The historical biogeography of coral reef fishes: global patterns of origination and dispersal. *J. Biogeogr.* 40, 209–224. doi:10.1111/jbi.12003
- Cox, C.B., Moore, P.D., 2000. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, sixth ed. Blackwell Science Ltd., Oxford
- Crandall, E.D., Frey, M.A., Grosberg, R.K., Barber, P.H., 2008. Contrasting demographic history and phylogeographical patterns in two Indo-Pacific gastropods. *Mol. Ecol.* 17, 611–626. doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03600.x
- Cremen, M.C.M., Leliaert, F., Marcelino, V.R., Verbruggen, H., 2018. Large Diversity of Nonstandard Genes and Dynamic Evolution of Chloroplast Genomes in Siphonous Green Algae (Bryopsidales, Chlorophyta). *Genome Biol. Evol.* 10, 1048–1061. doi:10.1093/gbe/evy063
- Cremen, M.C.M., Leliaert, F., West, J., Lam, D.W., Shimada, S., Lopez-Bautista, J.M., Verbruggen, H., 2019. Reassessment of the classification of Bryopsidales (Chlorophyta) based on chloroplast phylogenomic analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.* 130,

397–405. doi:10.1016/j.ymprev.2018.09.009

- Crisp, M.D., Cook, L.G., 2009. Explosive radiation or cryptic mass extinction? Interpreting signatures in molecular phylogenies. *Evolution* (N. Y). 63, 2257–2265. doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00728.x
- Christensen, T. 1966. Alger. In Bořer, T. W., Lange, M. & Sørensen, T. [Eds.] *Systematisk Botanik*. 2nd ed. Munksgaard, Copenhagen, Denmark, pp. 1–180
- Curtis, N.E., Dawes, C.J., Pierce, S.K., 2008. Phylogenetic analysis of the large subunit rubisco gene supports the exclusion of *Avrainvillea* and *Cladocephalus* from the Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 44, 761–767. doi:10.1111/j.1529-8817.2008.00519.x
- Cusimano, N., Renner, S.S., 2010. Slowdowns in Diversification Rates from Real Phylogenies May Not be Real. *Syst. Biol.* 59, 458–464. doi:10.1093/sysbio/syq032
- Dawes, C.J., Rkamstine, E.L., 1967. An ultrastructural study of the giant green algal coenocyte, *Caulerpa prolifera*. *J. Phycol.* 3, 117–126. doi:10.1111/j.1529-8817.1967.tb04644.x
- Dawson, E. Y., 1959. Marine algae from the 1958 cruise of the *Stella Polaris* in the Gulf of California. Los Angeles County Museum, *Contd. Sci.* 27: 3–39, 9 figs.
- Dawson, E.Y., 1960. New records of marine algae from Pacific Mexico and Central America. *Pacific Naturalist* 1(19/20): 31-52, 7 figs.
- Dayrat, B., 2005. Towards integrative taxonomy. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 85, 407–415.
- Decaisne M.J. 1842. *Essai sur une classification des algues et des polypiers calciferes de Lamouroux*. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Series 2*, 17: 297-380, pis. 14-17; 18: 89-199.
- De Clerck, O., Verbruggen, H., Huisman, J.M., Faye, E.J., Leliaert, F., Schils, T., Coppejans, E., De Clerck, O., Verbruggen, H., Huisman, J.M., Faye, E.J., Leliaert, F., Schils, T., 2008. Systematics and biogeography of the genus *Pseudocodium* (Bryopsidales, Chlorophyta), including the description of *P. natalense* sp. nov. from South Africa. *Phycologia* 47, 225–235. doi:10.2216/07-79.1
- De Toni, J., 1889. *Sylloge Algarum 1-1 Confervoides. Siphonees*. 531 pp.
- Devecchi, M.F., Thomas, W.W., Plunkett, G.M., Pirani, J.R., 2017. Testing the monophyly of *Simaba* (Simaroubaceae): Evidence from five molecular regions and morphology. *Mol. Phylogenet. Evol.* 120, 63–82. doi:10.1016/j.ymprev.2017.11.024
- Dobzhansky, T., n.d. *Mendelian Populations and Their Evolution*. *Am. Nat.* doi:10.2307/2458017
- Douzery, E.J.P., Delsuc, F., Philippe, H., 2006. Les datations moléculaires à l'heure de la génomique. *médecine/sciences* 22, 374–380. doi:10.1051/medsci/2006224374
- Dragastan, O., 1988. Some "Protostoma" algae of the Mesozoic (I). *Revista española de Micropalontologia*, XX, 3, 355-388, Madrid
- Dragastan, O., Richter, D.K., Kube, B., Popa, M., Sarbu, A., Ciugulea, I., 1997. A new family of paleo-mesozoic calcareous green siphons-algae (Order Bryopsidales, Class Bryosidophyceae, Phylum Siphonophyta). *Rev. Esp. Micropaleontol.* 29, 69–135.
- Dragastan, O., Richter, D.K., 1999. Late Jurassic oolites from the Acrocorinth (NE - Peloponnesus): Calcareous micro-algae as an exceptional paleoecologic indicator. *Bochumer geol. u. geotechn. Arb* 53: 149-172.
- Dragastan, O.N., Littler, D.S., Littler, M.M., 2002. Recent vs. fossil *Halimeda* species of Angaur Island, Palau and adjacent western Pacific areas. *Acta Palaeontol. Rom. Special pu*, 1–20, 12 pls.
- Drew, E.A., 1983. *Halimeda* biomass, growth rates and sediment generation on reefs in the central great barrier reef province. *Coral Reefs* 2, 101–110. doi:10.1007/BF02395280
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut, A., 2006. Relaxed Phylogenetics and Dating with Confidence. *PLoS Biol.* 4, e88. doi:10.1371/journal.pbio.0040088
- Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D., Rambaut, A., 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1969–73. doi:10.1093/molbev/mss075
- Dubois, A., 2007. Naming taxa from cladograms: A cautionary tale. *Mol. Phylogenet. Evol.* 42, 317–330. doi:10.1016/j.ymprev.2006.06.007
- Ducker, S.C., 1965. The Structure and Reproduction of the Green Alga *Chlorodesmis bulbosa* 4.
- Ducker S.C. 1967. The genus *Chlorodesmis* (Chlorophyta) in the Indo-Pacific region. *Nova Hedwigia* 13: 145–182.
- Ducker, S.C., 1969. Additions to the genus *Chlorodesmis* (Chlorophyta). *Phycologia* 8, 17–20.
- Duffy, J.E., Hay, M.E., 1990. Seaweed Adaptations to Herbivory. *Bioscience* 40, 368–375. doi:10.2307/1311214
- Dupin, J., Matzke, N.J., Särkinen, T., Knapp, S., Olmstead, R.G., Bohs, L., Smith, S.D., 2017. Bayesian estimation of the global

- biogeographical history of the Solanaceae. *J. Biogeogr.* 44, 887–899. doi:10.1111/jbi.12898
- Dupuis, Ju.R., Roe, A.D., Sperling, F.A.H., 2012. Multi-locus species delimitation in closely related animals and fungi: one marker is not enough. *Mol. Ecol.* 21, 4422–4436. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05642.x
- Eble, J.A., Toonen, R.J., Sorenson, L., Basch, L. V, Papastamatiou, Y.P., Bowen, B.W., 2011. Escaping paradise: Larval export from Hawaii in an Indo-Pacific reef fish, the Yellow Tang (*Zebrasoma flavescens*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 428, 245–258. doi:10.3354/meps09083
- Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32, 1792–1797. doi:10.1093/nar/gkh340
- Egerod, L.E., 1952. An analysis of the siphonous Chlorophycophyta with special reference to the Siphonocladales, Siphonales, and Dasycladales of Hawaii. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 25, 327–367.
- Ellis, J., Solander, D., 1786. The Natural History of many curious and uncommon zoophytes collected by the late John Ellis, systematically arranged and described by the late Daniel Solander. 208. doi:10.5962/bhl.title.2145
- Ernst, A., 1904. Beiträge zur Kenntnis der Codiaceen. Beihefte zum Bot. Cent. 16, 198–236.
- Etienne, R.S., Haegeman, B., Stadler, T., Aze, T., Pearson, P.N., Purvis, A., Phillimore, A.B., 2012. Diversity-dependence brings molecular phylogenies closer to agreement with the fossil record. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 1300–1309. doi:10.1098/rspb.2011.1439
- Famà, P., Wysor, B., Kooistra, W.H.C.F., Zuccarello, G.C., Paula, D., Oliveira, D., 2002. Molecular phylogeny of the genus *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyta) inferred from chloroplast *tufA* gene. *J. Phycol.* 38, 1040–1050.
- Farghaly, M., 1980. Algues Benthiques de la Mer Rouge et du bassin occidental de l'océan Indien. Montpellier. Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- Farghaly, M.S., Denizot, M., 1979. A propos de trois espèces nouvelles d'Udoteacées (Caulerpales, Chlorophycées) considérées comme appartenant au genre *Rhipiliopsis*. *Rev. Algol.* 14, 71–72.
- Feldmann, J., 1937. Recherches sur la végétation marine del la Méditerranée. La côte des Albères. *Revue Algologique* 10: 1-139, 20 plates
- Feldmann, J., 1946. Sur l'hétéroplastie de certaines Siphonales et leur classification. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances de l'Academie des Sciences, Paris* 222: 752–753
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* (N. Y.) 39, 783–791. doi:10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x
- Fiore, M., 1936. Di un'alga fossile nuova per la "Pesciara" di Bolca, Nota
- FitzJohn, R.G., 2010. Quantitative Traits and Diversification. *Syst. Biol.* 59, 619–633. doi:10.1093/sysbio/syq053
- Freile, D., Milliman, J.D., Hillis, L., 1995. Leeward bank margin Halimeda meadows and draperies and their sedimentary importance on the western Great Bahama Bank slope. *Coral Reefs* 14, 27–33. doi:10.1007/BF00304068
- Friedmann, E.I., Roth, W.C., 1977. Development of the siphonous green alga *Penicillus* and the Espera state. *Bot. J. Linn. Soc.* 74, 189–214. doi:10.1111/j.1095-8339.1977.tb01176.x
- Fritsch, F. E. 1948. The Structure and Reproduction of the Algae. Vol. I. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 91 pp.
- Fritz, S.A., Purvis, A., 2010. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: A new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conserv. Biol.* 24, 1042–1051. doi:10.1111/j.1523-1739.2010.01455.x
- Fujita, M.K., Leache, A.D., Burbrink, F.T., Mcguire, J.A., Moritz, C., 2012. Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* 27, 480–488.
- Garbino, G.S.T., Martins-Junior, A.M.G., 2018. Phenotypic evolution in marmoset and tamarin monkeys (Cebidae, Callitrichinae) and a revised genus-level classification. *Mol. Phylogenet. Evol.* 118, 156–171. doi:10.1016/j.ympev.2017.10.002
- Gepp, A., E.S. Gepp., 1904. *Rhipidosiphon* and *Callipsygma*. *J. Bot.* 42: 363-366
- Gepp, A., Gepp, E.S., 1905. Notes on *Penicillus* and *Rhipocephalus*. *Journal of Botany, British and Foreign* 43: 1-5, pl. 468.
- Gepp, A., Gepp, E.S., 1911. The Codiaceae of the Siboga Expedition. Including a Monograph of Flabellariaeae and Udoteae.
- Gilbert, W.J., 1965. Contribution to the marine Chlorophyta of Hawaii, II. *Pacific Science* 19: 482-492, 5 figs.
- Gilbert, W.J., 1978. *Rhipilia sinuosa* sp. nov. (Chlorophyta, Siphonales) from Micronesia. *Phycologia* 17, 311–313.
- Gilmartin, M., 1966. Ecology and morphology of *Tydemania* expeditions, a tropical deep-water siphonous green alga. *J. Phycol.* 2, 100–105. doi:10.1111/j.1529-8817.1966.tb04602.x
- Givnish, T.J., 1997. Adaptive radiation and molecular systematics: issues and approaches. In: Givnish, T.J., Systma, K.J. (Eds.), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, New York, pp. 1–54.

- Givnish, T.J., Evans, T.M., Zjhra, M.L., Patterson, T.B., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2000. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from *ndhF* sequences and morphology. *Evolution* 54, 1915–37.
- Glor, R.E., 2010. Phylogenetic Insights on Adaptive Radiation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41, 251–270. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173447
- Goldstein, P.Z., Desalle, R., Amato, G., Vogler, A.P., 2000. Conservation Genetics at the Species Boundary. *Conserv. Biol.* 14, 120–131. doi:10.1046/j.1523-1739.2000.98122.x
- Goreau, T. F., 1963. Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Annals of the New York Academy of Sciences* 109:127-67.
- Granier, B., 2012. The contribution of calcareous green algae to the production of limestones: a review. *Geodiversitas* 34, 35–60. doi:10.5252/g2012n1a3
- Guillemin, M.-L., Contreras-Porcia, L., Ramirez, M.E., Macaya, E.C., Contador, C.B., Woods, H., Wyatt, C., Brodie, J., 2016. The bladed Bangiales (Rhodophyta) of the South Eastern Pacific: Molecular species delimitation reveals extensive diversity. *Mol. Phylogenet. Evol.* 94, 814–826. doi:10.1016/j.ympev.2015.09.027
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M., 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 13 March 2019
- Gunderson, J.H., Elwood, H., Ingold, A., Kindle, K., Sogin, M.L., 1987. Phylogenetic relationships between chlorophytes, chrysophytes, and oomycetes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 84, 5823–7.
- Guo, X., Wang, R.-J., Simmons, M.P., But, P.P.-H., Yu, J., 2013. Phylogeny of the Asian *Hedyotis*–*Oldenlandia* complex (Spermacoceae, Rubiaceae): Evidence for high levels of polyphyly and the parallel evolution of diplophragmous capsules. *Mol. Phylogenet. Evol.* 67, 110–122. doi:10.1016/j.ympev.2013.01.006
- Gustavson, T.C., Delevoryas, T., 1992. *Caulerpa*-like marine alga from Permian Strata, Palo Duro basin, West Texas. *J. Paleontol.* 66, 160–161
- Halas, D., Winterbottom, R., 2009. A phylogenetic test of multiple proposals for the origins of the East Indies coral reef biota. *J. Biogeogr.* 36, 1847–1860. doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02103.x
- Hall, R., 2002. Cenozoic geological and plate tectonic evolution of SE Asia and the SW Pacific: computer-based reconstructions, model and animations. *J. Asian Earth Sci.* 20, 353–431. doi:10.1016/S1367-9120(01)00069-4
- Hall, J. D. Delwiche, C. F., 2007. In the shadow of giants: systematics of the charophyte green algae. In: *Unravelling the Algae: The Past, Present, and Future of Algal Systematics*, pp. 155–169. Brodie, J. and Lewis, J., Eds., CRC Press, Boca Raton, FL.
- Hamel, G., Lami, R, 1931. Liste préliminaire des algues récoltées dans la région de Saint-Servan. *Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum d'Histoire naturelle de Sant-Servan* 6: 1-34
- Händeler, K., Wägele, H., Wahrmund, U., Rüdinger, M., Knoop, V., 2010. Slugs' last meals: molecular identification of sequestered chloroplasts from different algal origins in *Sacoglossa* (Opisthobranchia, Gastropoda). *Mol. Ecol. Resour.* 10, 968–978. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02853.x
- Hanyuda, T., Arai, S., Ueda, K., 2000. Variability in the *rbcL* Introns of *Caulerpalean* Algae (Chlorophyta, Ulvophyceae). *J. Plant Res.* 113, 403–413. doi:10.1007/PL00013948
- Harmon, L.J., Weir, J.T., Brock, C.D., Glor, R.E., Challenger, W., 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics* 24, 129–131. doi:10.1093/bioinformatics/btm538
- Harvey, W.H., J.W., Bailey., 1851. Description of seventeen new species of algae, collected by the United States Exploring Expedition. *Proc. Boston Soc. Nat. Sci.* 3: 370-373
- Harvey, P.H., May, R.M., Nee, S., 1994. Phylogenies without fossils. *Evolution* (N. Y). 48, 523–529. doi:10.1111/j.1558-5646.1994.tb01341.x
- Hauck, F., Richter, P., 1885-1896. *Phytotheka universalis*. Fasc. I-XV. pp. no. 1-750. Leipzig
- Hay, M.E., 1986. Functional geometry of seaweeds: ecological consequences of thallus layering and shape in contrasting light environments. *Econ. plant form Funct. Proc. Sixth Maria Moors Cabot Symp. Evol. Constraints Prim. Product. Adapt. Patterns Energy Capture Plants*, Harvard For. August 1983.
- Hay, M.E., 1997. Calcified Seaweeds on Coral Reefs: Complex Defenses, Trophic Relationships, and Value As Habitats. *Proc 8th Int Coral Reef Sym* 1, 713–718.
- Hay, M.E., Fenical, W., 1988. Marine Plant-Herbivore Interactions: The Ecology of Chemical Defense. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19, 111–145. doi:10.1146/annurev.es.19.110188.000551
- Hay, M.E., Kappel, Q.E., Fenical, W., 1994. Synergisms in Plant Defenses against Herbivores: Interactions of Chemistry, Calcification, and Plant Quality. *Ecology* 75, 1714–1726. doi:10.2307/1939631
- Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L., de Waard, J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *R. Soc.* 270, 313–321.

- Hebert, P.D.N., Stoeckle, M.Y., Zemlak, T.S., Francis, C.M., 2004. Identification of Birds through DNA Barcodes. *PLoS Biol.* 2, e312. doi:10.1371/journal.pbio.0020312
- Heled, J., Drummond, A.J., 2012. Calibrated Tree Priors for Relaxed Phylogenetics and Divergence Time Estimation. *Syst. Biol.* 61, 138–149. doi:10.1093/sysbio/syr087
- Hillis-Colinvaux L.. 1968. Vegetative reproduction of Halimeda and related Siphonales in laboratory culture. *Journal of Phycology* 4 (Suppl.): 4.
- Hillis-Colinvaux, L. 1980. Ecology and taxonomy of Halimeda: primary producer of coral reefs. *Adv. Mar. Biol.* 17:1–327.
- Hillis-Colinvaux, L., 1984. Systematics of the Siphonales. In Irvine, D. E. G. & John, D. M. [Eds.] *Systematics of the Green Algae*. Academic Press, London and Orlando, Florida, pp. 271–96.
- Hillis-Colinvaux, L., Engman, J.A., Kooistra, W.H.C.F., 1998. Morphological and molecular phylogenies of Halimeda (Chlorophyta, Bryopsidales) identify three evolutionary lineages. *J. Phycol.* 34, 669–681.
- Hodge, J.R., Bellwood, D.R., 2016. The geography of speciation in coral reef fishes: the relative importance of biogeographical barriers in separating sister-species. *J. Biogeogr.* 43, 1324–1335. doi:10.1111/jbi.12729
- Hollingsworth, P.M., Forrest, L. L., Spouge, J.L., et al., 2009. A DNA barcode for land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*,
- Hotaling, S., Foley, M.E., Lawrence, N.M., Bocanegra, J., Blanco, M.B., Rasoloarison, R., Kappeler, P.M., Barrett, M.A., Yoder, A.D., Weisrock, D.W., 2016. Species discovery and validation in a cryptic radiation of endangered primates: coalescent-based species delimitation in Madagascar's mouse lemurs. *Mol. Ecol.* 25, 2029–2045. doi:10.1111/mec.13604
- Hou, Z., Sket, B., Fiser, C., Li, S., 2011. Eocene habitat shift from saline to freshwater promoted Tethyan amphipod diversification. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 14533–8. doi:10.1073/pnas.1104636108
- Howe, M.A., 1904. Notes on the Bahaman algae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 31, 93-100
- Huelsenbeck, J.P., Nielsen, R., Bollback, J.P., Schultz, T., 2003. Stochastic Mapping of Morphological Characters. *Syst. Biol.* 52, 131–158. doi:10.1080/10635150390192780
- Hug, L.A., Roger, A.J., 2007. The Impact of Fossils and Taxon Sampling on Ancient Molecular Dating Analyses. *Mol. Biol. Evol.* 24, 1889–1897. doi:10.1093/molbev/msm115
- Hunter, J.P., 1998. Key innovations and the ecology of macroevolution. *Trends Ecol. Evol.* 13, 31–6.
- Huve, P. H. Huve., 1963. A propose de *Penicellus capitatus* Lamarck forma mediterranea (Decaisne) Comb. nov. (Caulerpale, Udoteaceae). *Proc. 4th Int. Seaweed Symp.*, 99-111
- Huvé, P. et Huvé, H., 1964. A propos de *Penicillus capitatus* Lamarck forma *mediterranea* Decaisne comb. Nov. (Caulerpale-Udoteacée). *C.R. 6ème Congrès International des Algues marines*, 99-111
- Iliopoulou, D., Vagias, C., Harvala, C., Roussis, V., 2000. Udoteal B, A New Linear Diterpenoid from the Green Alga *Udotea petiolata*. *Nat. Prod. Lett.* 14, 373–378. doi:10.1080/10575630008043770
- Itono, H., 1986. New records of marine algae from southern parts of Japan. *Japanese Journal of Phycology (S6rui)* 34: 72-82.
- Jablonski, D., 2008. Species Selection: Theory and Data. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 501–524. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173510
- Jesus, P.B., Nauer, F., Oliveira, M.C., Nunes, M.D.C., Schnadelbach, A.S., 2016. Species-delimitation and phylogenetic analyses of some cosmopolitan species of *Hypnea* (Rhodophyta) reveal synonyms and misapplied names to *H. cervicornis*, including a new species from Brazil. *Vale Jose* 792, 774–792. doi:10.1111/jpy.12436
- Joly, A.B., Cordeiro, M., Ugadim, Y., Yamaguishi, N., Pinheiro, F.C., 1965. New marine algae from Brazil. *Arq. da Estação Biol. Mar. da Univ. Fed. do Ceará* 5, 79–92.
- Joly, A.B., Sazima, M. 1971. Brazilian deep-water marine algae. Additions to the Brazilian Flora. III. *Ciencia e Cultura* 23: 333-336.
- Kamura, S., 1966. On the sexual reproduction of two species of Halimeda (Chlorophyta). *Bull. Arts Sci. Univ. Ryukyus, Math. Nat. Sci.* 9, 302–313.
- Kapli, P., Lutteropp, S., Zhang, J., Kobert, K., Pavlidis, P., Stamatakis, A., Flouri, T., 2017. Multi-rate Poisson Tree Processes for single-locus species delimitation under Maximum Likelihood and Markov Chain Monte Carlo. *Bioinformatics* 29, btx025. doi:10.1093/bioinformatics/btx025
- Kazi, M.A., Reddy, C.R.K., Jha, B., 2013. Molecular phylogeny and barcoding of caulerpa (bryopsidales) based on the tufA, rbcL, 18S rDNA and ITS rDNA genes. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0082438
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A., 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28, 1647–1649. doi:10.1093/bioinformatics/bts199

- Keith, S.A., Baird, A.H., Hughes, T.P., Madin, J.S., Connolly, S.R., 2013. Faunal breaks and species composition of Indo-Pacific corals: the role of plate tectonics, environment and habitat distribution. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20130818–20130818. doi:10.1098/rspb.2013.0818
- Kerswell, A., 2006. Global Biodiversity Patterns of Benthic Marine Algae. *Ecol. Soc. Am.* 87, 2479–2488. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2479:GBPOBM]2.0.CO;2
- Kirxpatrick, M., Slatkin, M., 1993. Searching for evolutionary patterns in the shape of a phylogenetic tree. *Evolution (N. Y.)* 47, 1171–1181. doi:10.1111/j.1558-5646.1993.tb02144.x
- Kitahara, M. V., Cairns, S.D., Stolarski, J., Blair, D., Miller, D.J., 2010. A Comprehensive Phylogenetic Analysis of the Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa) Based on Mitochondrial CO1 Sequence Data. *PLoS One* 5, e11490. doi:10.1371/journal.pone.0011490
- Klein, J., Verlaque, M., 2008. The *Caulerpa racemosa* invasion: A critical review. *Mar. Pollut. Bull.* 56, 205–225. doi:10.1016/j.marpolbul.2007.09.043
- Knowles, L.L., Carstens, B.C., 2007. Delimiting Species without Monophyletic Gene Trees. *Syst. Biol.* 56, 887–895. doi:10.1080/10635150701701091
- Kooistra, W.H.C.F., Coppejans, E.G.G., Payri, C., 2002. Molecular systematics, historical ecology, and phylogeography of *Halimeda* (Bryopsidales). *Mol. Phylogenet. Evol.* 24, 121–138. doi:10.1016/S1055-7903(02)00221-X
- Kooistra, W.H.C.F., 2002. Molecular phylogenies of Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta) reveal nonmonophyly for Udotea, *Penicillus* and *Chlorodesmis*. *Phycologia* 41, 453–462. doi:10.2216/i0031-8884-41-5-453.1
- Kraft, G.T., 1986. The green algal genera *Rhipiliopsis* A. & E.S. Gepp and *Rhipiliella* gen. nov. (Udoteaceae, Bryopsidales) in Australia and the Philippines. *Phycologia* 25, 47–72. doi:10.2216/i0031-8884-25-1-47.1
- Kraft, G.T., 2000. Marine and estuarine benthic green algae (Chlorophyta) of Lord Howe Island, south-western Pacific. *Aust. Syst. Bot.* 13, 509. doi:10.1071/SB99015
- Kraft, G.T., Millar, A.J.K., 2000 dans Kraft, G.T., 2000. Marine and estuarine benthic green algae (Chlorophyta) of Lord Howe Island, south-western Pacific. *Australian Systematic Botany* 13: 509-648
- Kraft, G.T., 2007. Algae of Australia: The Marine Benthic Algae of Lord Howe Island and the Southern Great Barrier Reef, 1: Green Algae. CSIRO PUBLISHING / Australian Biological Resources Study (ABRS)
- Kützing, F.T., 1843. *Linnaea XY11* p. 95: and *Phyc. gen.* p. 310, tab. 43, III.)
- Kützing, F.T., 1856. *Tabulae phycologicae; oder, Abbildungen der Tange.* Vol. VI pp. i-iv, 1-35, 100 pls. Nordhausen: Gedruckt auf kosten des Verfassers (in commission bei W. Köhne)
- Kützing, F.T., 1858. *Tabulae phycologicae; oder, Abbildungen der Tange.* Vol. VIII pp. i-ii, 1-48, 100 plates. Nordhausen: Gedruckt auf kosten des Verfassers (in commission bei W. Köhne)
- Lagourgue, L., Puillandre, N., Payri, C.E., 2018. Exploring the Udoteaceae diversity (Bryopsidales, Chlorophyta) in the Caribbean region based on molecular and morphological data. *Mol. Phylogenet. Evol.* doi:10.1016/j.ympev.2018.06.023
- Lam, D.W., Zechman, F.W., 2006. Phylogenetic analyses of the Bryopsidales (Ulvophyceae, Chlorophyta) based on Rubisco large subunit gene sequences. *J. Phycol.* 42, 669–678. doi:10.1111/j.1529-8817.2006.00230.x
- Lam, D.W., Lopez-Bautista, J. M., 2016. Complete chloroplast genome for *Caulerpa racemosa* and comparative analyses of siphonous green seaweeds plastomes. *Cymbella* 2:23-32.
- Lamarck, J.B.A.P.M., 1813. Sur les Polypiers empatées.- *Ann. Mus. Hist. Nat.* 20: 294-312.
- Lamouroux, J. V. F., 1812. Sur la classification des polypiers coralligènes non entièrement pierreux. *Nouveaux Bulletin des Sciences, par la Société philomatiques de Paris*, 3: 181-188. Lamarck, 1813
- Lamouroux, J.V.F., 1816. *Histoire des polypiers coralligenes flexibles, vulgaire- nommes zoophytes.* Caen, 460 pp.
- Landis, M.J., Matzke, N.J., Moore, B.R., Huelsenbeck, J.P., 2013. Bayesian Analysis of Biogeography when the Number of Areas is Large. *Syst. Biol.* 62, 789–804. doi:10.1093/sysbio/syt040
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S., 2012. PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1695–1701. doi:10.1093/molbev/mss020
- Leliaert, F., Lopez-Bautista, J.M., 2015. The chloroplast genomes of *Bryopsis plumosa* and *Tydemania expeditiones* (Bryopsidales, Chlorophyta): compact genomes and genes of bacterial origin. *BMC Genomics* 16, 204. doi:10.1186/s12864-015-1418-3
- Leliaert, F., Payo, D.A., Gurgel, C.F.D., Schiils, T., Draisma, S.G.A., Saunders, G.W., Kamiya, M., Sherwood, A.R., Lin, S.-M., Huisman, J.M., Le Gall, L., Anderson, R.J., Bolton, J.J., Mattio, L., Zubia, M., Spokes, T., Vieira, C., Payri, C.E., Coppejans, E., D'hondt, S., Verbruggen, H., De Clerck, O., 2018. Patterns and drivers of species diversity in the Indo-Pacific red seaweed *Portieria*. *J. Biogeogr.* doi:10.1111/jbi.13410
- Leliaert, F., Smith, D.R., Moreau, H., Herron, M.D., Verbruggen, H., Delwiche, C.F., De Clerck, O., 2012. Phylogeny and Molecular Evolution of the Green Algae. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 31, 1–46. doi:10.1080/07352689.2011.615705

- Leliaert, F., Verbruggen, H., Vanormelingen, P., Steen, F., López-Bautista, J.M., Zuccarello, G.C., De Clerck, O., 2014. DNA-based species delimitation in algae. *Eur. J. Phycol.* doi:10.1080/09670262.2014.904524
- Leliaert, F., Verbruggen, H., Wysor, B., Clerck, O. De, 2009. DNA taxonomy in morphologically plastic taxa: Algorithmic species delimitation in the *Boodlea* complex (Chlorophyta: Cladophorales). *Mol. Phylogenet. Evol.* 53, 122–133. doi:10.1016/j.ympev.2009.06.004
- Leprieur, F., Descombes, P., Gaboriau, T., Cowman, P.F., Parravicini, V., Kulbicki, M., Melián, C.J., de Santana, C.N., Heine, C., Mouillot, D., Bellwood, D.R., Pellissier, L., 2016. Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nat. Commun.* 7, 11461. doi:10.1038/ncomms11461
- Link, H.F., 1832. Über die Pflanzenthiere überhaupt und die dazu gerechneten Gewächse besonders. *Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften in Berlin, Physikalischen Klasse* 1830: 109-123
- Linnaeus, C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Editio decima revisa. Vol. 1 pp. [i-iv], [1]-823. Holmiae [Stockholm]: impensis direct. Laurentii Salvii*
- Littler, D.S., Littler, M.M., 2000. *Caribbean Reef Plants: An Identification Guide to the Reef Plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Washington, D.C.*
- Littler, D.S., Littler, M.M., 1992. Systematics of *Avrainvillea* (Bryopsidales, Chlorophyta) in the tropical western Atlantic. *Phycologia* 31, 375–418.
- Littler, D.S., Littler, M.M., 1990. Systematics of *Udotea* species (Bryopsidales, Chlorophyta) in the tropical western Atlantic. *Phycologia* 29, 206–252. doi:10.2216/i0031-8884-29-2-206.1
- Littler, D.S., Littler, M.M., 1990. Reestablishment of the Green Algal Genus *Rhipidosiphon* Montagne (Udoteaceae, Bryopsidales) with a Description of *Rhipidosiphon floridensis* sp. nov. *Br. Phycol. J* 25, 33–38.
- LoDuca, S.T., KLUESSENDORF, J., MIKULIC, D.G., 2003. A new noncalcified Dasycladalean alga from the Silurian of Wisconsin. *J. Paleontol.* 77, 1152–1158. doi:10.1666/0022-3360(2003)077<1152:ANNDAF>2.0.CO;2
- Lü, F., Xü, W., Tian, C., Wang, G., Niu, J., Pan, G., Hu, S., 2011. The *Bryopsis hypnoides* Plastid Genome: Multimeric Forms and Complete Nucleotide Sequence. *PLoS One* 6, e14663. doi:10.1371/journal.pone.0014663
- Luo, A., Ling, C., Ho, S.Y.W., Zhu, C.-D., Mueller, R., 2018. Comparison of Methods for Molecular Species Delimitation Across a Range of Speciation Scenarios. *Syst. Biol.* 67, 830–846. doi:10.1093/sysbio/syy011
- Maddison, W.P., Midford, P.E., Otto, S.P., 2007. Estimating a Binary Character's Effect on Speciation and Extinction. *Syst. Biol.* 56, 701–710. doi:10.1080/10635150701607033
- Mallo, D., Posada, D., 2016. Multilocus inference of species trees and DNA barcoding. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 371. doi:10.1098/rstb.2015.0335
- Marcelino, V.R., Verbruggen, H., 2016. Multi-marker metabarcoding of coral skeletons reveals a rich microbiome and diverse evolutionary origins of endolithic algae. *Nat. Publ. Gr.* 1–9. doi:10.1038/srep31508
- Mason, V.C., Li, G., Minx, P., Schmitz, J., Churakov, G., Doronina, L., Melin, A.D., Dominy, N.J., Lim, N.T.-L., Springer, M.S., Wilson, R.K., Warren, W.C., Helgen, K.M., Murphy, W.J., 2016. Genomic analysis reveals hidden biodiversity within colugos, the sister group to primates. *Sci. Adv.* 2, e1600633. doi:10.1126/sciadv.1600633
- Matzke, N.J., 2013. Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Front. Biogeogr.* 5. doi:10.21425/F55419694
- Matzke, Nicholas J. (2016). "Stochastic mapping under biogeographical models." *PhyloWiki BioGeoBEARS website*, 2016, http://phylo.wikidot.com/biogeobears#stochastic_mapping.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the Origin of Species* (Columbia Univ. Press, New York)
- Maze, H., Schramm, A., 1870-1 877. *Essai de classification des algues de la Guadeloupe*, 2nd Edition. Basse-Terre, Imprimerie du Gouvernement, Guadeloupe. 283 pp.
- McKenzie, A., Steel, M., 2000. Distributions of cherries for two models of trees. *Math. Biosci.* 164, 81–92.
- Meinesz, A., 1981. Sur le genre *Tydemanina* (Udotéacée, Caulerpale) et sa présence en Mer Rouge. *Cryptogam. Algol.* 2, 57–66.
- Meinesz, A., 1980a. Connaissances actuelles et contribution à l'étude de la reproduction et du cycle des Udotéacées (Caulerpales, Chlorophytes). *Phycologia* 19, 110–138.
- Meinesz, A., 1980b. Sur la reproduction de l' *Udotea javensis* A. et E.S. Gepp (Udoteaceae, Caulerpale). *Phycologia* 19, 82–84.
- Meinesz, A., 1975. Premières observations sur la reproduction du *Penicillus capitatus* Lamarck forma mediterranea (Decaisne) P. et H. Huve (Caulerpale, Udoteaceae). *Ann. du Museum d'Histoire Nat. Nice* 3, 19–20.
- Meinesz, A., 1972a. Sur le cycle de l' *Udotea petiolata* (Turra) Boergesen (Caulerpale, Udotéacée). *Comptes Rendus l'Académie des Sci. Paris* 275, 1975–1977.

- Meinesz, A., 1972b. Sur la croissance et le développement du *Penicillus capitatus* Lamarck forma mediterranea (Decaisne) P. et H. Huve (Caulerpale, Udoteaceae). *Comptes Rendus l'Academie des Sci. Paris* 275, 667–669.
- Meinesz, A., 1972c. Sur le cycle de l' *Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Lamouroux (Udoteaceae, Caulerpale). *Comptes Rendus l'Academie des Sci. Paris* 275, 1363–1365.
- Meinesz, A., 1969. Sur la reproduction sexuée de l' *Udotea petiolata* (Turra) Boerg. *Comptes Rendus l'Académie des Sci. Paris* 269, 1063–1065.
- Meinesz, A., Belsher, T., Thibaut, T., Antolic, B., Mustapha, K.B., Boudouresque, C.F., Chiaverini, D., Cinelli, F., Cottalorda, J.M., Djellouli, A., El Abed, A., Orestano, C., Grau, A.M., Ivesa, L., Jaklin, A., Langar, H., Massuti-Pascual, E., Peirano, A., Tunesi, L., De Vaugelas, J., Zavodnick, N., Zuljevic, A., 2001. The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biol. Invasions* 3, 201–210.
- Meinesz, A., Hesse, B., 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Mediterranee nord-occidentale. *Oceanol. Acta* 14, 415–426.
- Menzel, D., 1994. Cell differentiation and the cytoskeleton in *Acetabularia*. *New Phytol.* 128, 369–393. doi:10.1111/j.1469-8137.1994.tb02984.x
- Menzel, D., 1987. The cytoskeleton of the giant coenocytic green alga *Caulerpa* visualized by immunocytochemistry. *Protoplasma* 139, 71–76. doi:10.1007/BF01282277
- Michener, C. D., 1970. Diverse approaches to systematics. *Evol. Biol.* 4:1-38.
- Millar, A.J.K., Kraft, G.T., 2001. Monograph of the green macroalgal genus *Rhipilia* (Udoteaceae, Halimadales), with a description of *R. crassa* sp. nov. from Australia and the Philippines. *Phycologia* 40, 21–34.
- Miller, J.H. (John H., Page, S.E., 2007. *Complex adaptive systems: an introduction to computational models of social life*. Princeton University Press.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees, in: 2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE). IEEE, pp. 1–8. doi:10.1109/GCE.2010.5676129
- Mine, I., Okuda, K., Menzel, D., 2001. Poly(a)+ rna during vegetative development of *acetabularia peniculus*. *Protoplasma* 216, 56–65. doi:10.1007/BF02680131
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H. V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M., Turelli, M., 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecol. Lett.* 10, 315–331. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01020.x
- Mitter, C., Farrell, B., Wiegmann, B., 1988. The Phylogenetic Study of Adaptive Zones: Has Phytophagy Promoted Insect Diversification? *Am. Nat.* 132, 107–128. doi:10.2307/2461756
- Modica, M.V., Puillandre, N., Castelin, M., Zhang, Y., Holford, M., 2014. A Good Compromise: Rapid and Robust Species Proxies for Inventorying Biodiversity Hotspots Using the Terebridae (Gastropoda: Conoidea). *PLoS One* 9, e102160. doi:10.1371/journal.pone.0102160
- Moorjani, S. A., 1969. A note on the possible reproductive structures in Kenyan *Udotea orientalis* A. and E. S. Gepp. *Journal of the East African Natural History Society*, 27: 227-229
- Monaghan Michael T, Ruth, W., Elliot, M., Fujisawa, T., 2009. Accelerated Species Inventory on Madagascar Using Coalescent-Based Models of Species Delineation. *Syst. Biol* 58, 298–311. doi:10.1093/sysbio/syp027
- Montagne, C., 1842. *Prodromus generum specierumque phycearum novarum, in itinere ad Polum Antarcticurn*. Apud Gide, Parisii.
- Montecinos, A.E., Couceiro, L., Peters, A.F., Desrut, A., Valero, M., Guillemin, M.-L., 2017. Species delimitation and phylogeographic analyses in the *Ectocarpus* subgroup *siliculosi* (Ectocarpales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 53, 17–31. doi:10.1111/jpy.12452
- Morlon, H., Parsons, T.L., Plotkin, J.B., 2011. Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 16327–32. doi:10.1073/pnas.1102543108
- Murray, G., Boodle, L.A., 1889. A systematic and structural account of the genus *Avrainvillea* Decne. *Journal of Botany, British and Foreign* 27: 67-72, 97-101, pls 288, 289.
- Nasr, A. H., 1939. Algae. In Reports on the preliminary expedition for the exploration of the Red Sea in the R.R.S. "Mabahith" (December 1934-February 1935). *Publ. Mar. Biol. Stat. Ghardaqa* 1: 47-76, pl. 1, text-figs. 1-17
- N'Yeurt, A.D.R., Keats, D.W., 1997. *Rhipilia penicilloides* sp. nov. (Udoteaceae, Chlorophyta) from Fidji. *Phycologia* 36, 172–178.
- Nee, S., Holmes, E.C., May, R.M., Harvey, P.H., 1994a. Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 344, 77–82. doi:10.1098/rstb.1994.0054
- Nee, S., Holmes, E.C., Rambaut, A., Harvey, P.H., 1995. Inferring population history from molecular phylogenies. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 349, 25–31. doi:10.1098/rstb.1995.0087

- Nee, S., May, R.M., Harvey, P.H., 1994b. The reconstructed evolutionary process. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 344, 305–311. doi:10.1098/rstb.1994.0068
- Ng, J., Smith, S.D., 2014. How traits shape trees: new approaches for detecting character state-dependent lineage diversification. *J. Evol. Biol.* 27, 2035–2045. doi:10.1111/jeb.12460
- Nielsen, R., 2002. Mapping Mutations on Phylogenies. *Syst. Biol.* 51, 729–739. doi:10.1080/10635150290102393
- Nizamuddin, M., 1963. Studies on the Green Alga, *Udotea indica* A. & E. S. Gepp, 1911. *Pacific Sci.* 17, 243–245.
- Nizamuddin, M., 1969. Contribution to the marine algae from West Pakistan. 1. Morphology and ecology of siphonous algae. *Revue Algologique, Nouvelle Serie* 9: 239-274, 44 figs, XII
- Nizamuddin, M., 1987. Observations on the genus *Flabellia* (Caulerpales, Chlorophyta). *Nov. Hedwigia* 44, 175–188.
- Nizamuddin, M., El-Menifi, F., Godeh, M., 1994. Re-establishment of the genus *Poropsis* Kutz. *Pak.J.Bot.*
- Norris, J.N., Olsen, J.L., 1991. Deep-water green algae from the Bahamas, including *Cladophora Vandenhoeekii* sp.nov (Cladophorales). *Phycologia* 30, 315–328.
- Obura, D.O., 2016. An Indian Ocean centre of origin revisited: Palaeogene and Neogene influences defining a biogeographic realm. *J. Biogeogr.* 43, 229–242. doi:10.1111/jbi.12656
- Olsen, J.L., Stam, W.T., Berger, S., Menzel, D., 1994. 18S rDNA and evolution in the Dasycladales (Chlorophyta): modern living fossils. *J. Phycol.* 30, 729–744. doi:10.1111/j.0022-3646.1994.00729.x
- Orme, D., 2013. The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. R package version 5
- Page, R.D.M., Holmes, E.C., 1998. *Molecular evolution : a phylogenetic approach*. Blackwell Science.
- Pagel, M., 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nat.* www.nature.com 401.
- Pallas, P.S., 1766. *Elenchus zoophytorum sistens generum adurnbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctas descriptiones cum selectis auctorum synonymis*. pp. [i]-xvi + [17]-451. Hagrae-Comitum [s Gravenhage; The Hague]: apud Petrum van Cleef
- Paradis, E., 2011. Time-dependent speciation and extinction from phylogenies: a least squares approach. *Evolution (N. Y.)* 65, 661–672. doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01179.x
- Paradis, E., 2005. Statistical analysis of diversification with species traits. *Evolution* 59, 1–12.
- Paradis, E., 2004. Can extinction rates be estimated without fossils? *J. Theor. Biol.* 229, 19–30. doi:10.1016/j.jtbi.2004.02.018
- Paradis, E., 1997. Assessing Temporal Variations in Diversification Rates from Phylogenies: Estimation and Hypothesis Testing. *Proc. Biol. Sci.* 264, 1141–1147. doi:10.2307/50864
- Pardo, C., Lopez, L., Peñ, V., Hernández-Kantú N, J., Le Gall, L., Bá Rbara, I., Barreiro, R., 2014. A Multilocus Species Delimitation Reveals a Striking Number of Species of Coralline Algae Forming Maerl in the OSPAR Maritime Area. *PLoS One* 9, e104073. doi:10.1371/journal.pone.0104073
- Paul, V., Nelson, S., Sanger, H., 1990. Feeding preferences of adult and juvenile rabbitfish *Siganus argenteus* in relation to chemical defenses of tropical seaweeds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60, 23–34. doi:10.3354/meps060023
- Paul, V.J., Fenical, W., 1986. Chemical defense in tropical green algae, order Caulerpales.
- Paul, V.J., Sun, H.H., Fenical, W., 1982. Udoteal, a linear diterpenoid feeding deterrent from the tropical green alga *Udotea flabellum*. *Phytochemistry* 21, 468–469. doi:10.1016/S0031-9422(00)95295-6
- Payri, C.E., 2000. Production primaire et calcification des algues benthiques en milieu corallien. *Océanis* 26, 427–463.
- Peter Linder, H., Bouchenak-Khelladi, Y., 2017. Adaptive radiations should not be simplified: The case of the danthonioid grasses. *Mol. Phylogenet. Evol.* 117, 179–190. doi:10.1016/j.ympev.2017.10.003
- Phillips, R. C., 1957. Notes on gametangia in *Udotea*. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Science*, 20: 253-254
- Pigliucci, M., 2008. Is evolvability evolvable? *Nat. Rev. Genet.* 9, 75–82. doi:10.1038/nrg2278
- Pombert, J.-F., Lemieux, C., Turmel, M., 2006. The complete chloroplast DNA sequence of the green alga *Oltmannsiellopsis viridis* reveals a distinctive quadripartite architecture in the chloroplast genome of early diverging ulvophytes. *BMC Biol.* 4, 3. doi:10.1186/1741-7007-4-3
- Poncet, J., 1989. Présence du genre *Halimeda* Lamouroux, 1812 (algue verte calcaire) dans le Permien supérieur du sud Tunisien. *Revue Micropal.* 32, 40–44
- Pons, J., Barraclough, T.G., Gomez-zurita, J., Cardoso, A., Duran, D.P., Hazell, S., Kamoun, S., Sumlin, W.D., Vogler, A.P., 2006. Sequence-Based Species Delimitation for the DNA Taxonomy of Undescribed Insects. *Syst. Biol.* 55, 595–609. doi:10.1080/10635150600852011
- Postaire, B., Magalon, H., Bourmaud, C.A., Bruggemann, J.H., 2016. *Molecular Phylogenetics and Evolution Molecular species*

- delimitation methods and population genetics data reveal extensive lineage diversity and cryptic species in Aglaopheniidae (Hydrozoa). *Mol. Phylogenet. Evol.* 105, 36–49. doi:10.1016/j.ympev.2016.08.013
- Puillandre, N., Lambert, A., Brouillet, S., Achaz, G., 2012a. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation. *Mol. Biol. Evol.* 1864–1877. doi:10.1111/j.1365-294X.2011.05239.x
- Puillandre, N., Modica, M. V., Gustave, O., Place, L.L., West, C.P., 2012b. Large-scale species delimitation method for hyperdiverse groups. *Mol. Ecol.* 1–21. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05559.x
- Queiroz, K. De, 2007. Species concepts and species delimitation. *Syst. Bot.* 56, 879–886. doi:10.1080/10635150701701083
- R Development Core Team, 2018. R: A language and Environment for Statistical Computing
- Rabosky, D., L., Adams, D.C., 2012. Rates of morphological evolution are correlated with species richness in Salamanders. *evolution* (N. Y). 66, 1807–188. doi:10.5061/dryad.vt41c78j
- Rabosky, D.L., 2014. Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0089543
- Rabosky, D.L., 2006. Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. *Evolution* 60, 1152–64.
- Rabosky, D.L., Goldberg, E.E., 2015. Model Inadequacy and Mistaken Inferences of Trait-Dependent Speciation. *Syst. Biol.* 64, 340–355. doi:10.1093/sysbio/syu131
- Rabosky, D.L., Lovette, I.J., 2008. Explosive evolutionary radiations: Decreasing speciation or increasing extinction through time? *Evolution* (N. Y). 62, 1866–1875. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00409.x
- Rabosky, D.L., McCune, A.R., 2010. Reinventing species selection with molecular phylogenies. *Trends Ecol. Evol.* 25, 68–74. doi:10.1016/j.tree.2009.07.002
- Rabosky, D.L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S.A., Sidlauskas, B., Chang, J., Alfaro, M.E., 2013. Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation. *Nat. Commun.* 4, 1–8. doi:10.1038/ncomms2958
- Ragan, M.A., Bird, C.J., Rice, E.L., Gutell, R.R., Murphy, C.A., Singh, R.K., 1994. A molecular phylogeny of the marine red algae (Rhodophyta) based on the nuclear small-subunit rRNA gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 91, 7276–80.
- Rambaut, A., Drummond, A., 2007. Tracer version 1.5. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rambaut A. 2014. Figtree v 1.4.0. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rannala, B., 2015. The art and science of species delimitation. *Curr. Zoo* 61, 846–853.
- Raven, J.A., Smith, F.A., Glidewell, S.M., 1979. Photosynthetic Capacities and Biological Strategies of Giant-Celled and Small-Celled Macro-Algae. *New Phytol.* 83, 299–309. doi:10.2307/2434129
- Ree, R.H., Smith, S.A., 2008. Maximum Likelihood Inference of Geographic Range Evolution by Dispersal, Local Extinction, and Cladogenesis. *Syst. Biol.* 57, 4–14. doi:10.1080/10635150701883881
- Reichenbach, H.G.L., 1841. *Repertorium herbarii, sive, Nomenclator generum plantarum systematicus synonymicus et alphabeticus ad usum practicum accommodatus...* pp. i-xxv, 1-214, 1-240. Dresden: Arnold
- Reid, N.M., Carstens, B.C., 2012. Phylogenetic estimation error can decrease the accuracy of species delimitation: a Bayesian implementation of the general mixed Yule-coalescent model. *BMC Evol. Biol.* 1–11.
- Renema, W., Bellwood, D.R., Braga, J.C., Bromfield, K., Hall, R., Johnson, K.G., Lunt, P., Meyer, C.P., McMonagle, L.B., Morley, R.J., O'Dea, A., Todd, J.A., Wesselingh, F.P., Wilson, M.E.J., Pandolfi, J.M., 2008. Hopping Hotspots: Global Shifts in Marine Biodiversity. *Science* (80-.). 321, 654–657. doi:10.1126/science.1155674
- Renner, S.S., 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends Plant Sci.* 10, 550–558. doi:10.1016/j.tplants.2005.09.010
- Revell, L.J., 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3, 217–223. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x
- Ricklefs, R.E., 2007. Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends Ecol. Evol.* 22, 601–610. doi:10.1016/j.tree.2007.06.013
- RICKLEFS, R.E., 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* (80-.). 235, 167–171. doi:10.1126/science.235.4785.167
- Ries, J.B., 2006. Aragonitic algae in calcite seas: effect of seawater mg/ca ratio on algal sediment production. *J. Sediment. Res.* 76, 515–523. doi:10.2110/jsr.2006.051
- Ronquist, F., 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. *Syst. Biol.* 46, 195–203. doi:10.1093/sysbio/46.1.195
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19, 1572–4.

- Rosen, B.R., Smith, A.B., 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 37, 275–306. doi:10.1144/GSL.SP.1988.037.01.19
- Rosen, D.E. 1929-, 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala : revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the AMNH* ; v. 162, article 5.
- Ross, K.G., Gotzek, D., Ascunce, M.S., Shoemaker, D.D., 2010. Species delimitation: A case study in a problematic ant taxon. *Syst. Biol.* 59, 162–184. doi:10.1093/sysbio/syp089
- Round, E. F., 1963. The taxonomy of the Chlorophyta. *British Phycological Bulletin*, 2: 224-235.
- Sangil, C., Sanson, M., Afonso-Carillo, J., Martin-Garcia, L., 2010. Extensive off-shore meadows of *Penicillus capitatus* (Udoteaceae, Chlorophyta) in the Canary Islands (eastern Atlantic Ocean). *Botanica Marina* 53(2): 183-187
- Santini, F., Winterbottom, R., 2002. Historical biogeography of Indo-western Pacific coral reef biota: is the Indonesian region a centre of origin? *J. Biogeogr.* 29, 189–205. doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00669.x
- Saunders, G.W., Kucera, H., 2010. An evaluation of rbcL, tufA, UPA, LSU and ITS as DNA barcode markers for the marine green macroalgae. *Cryptogam. Algal.* 487–528.
- Saunders, G.W., Potter, D., Paskind, M.P., Andersen, R.A., 1995. Cladistic analyses of combined traditional and molecular data sets reveal an algal lineage. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 92, 244–8.
- Sauvage, T., 2016. Cryptic Tales in the Siphonous Green Algae (Bryopsidales, Ulvophyceae). Ph.D., University of Louisiana at Lafayette, 235; 10163348
- Sauvage, T., Payri, C., Draisma, S.G., Prud, W.F., Van Reine, H., Verbruggen, H., Belton, G.S., Frederico Gurgel, C.D., Gabriel, D., Sherwood, A.R., Fredericq, S., Sga, D., Van Reine, H.W., Cfd, G., 2013. Molecular diversity of the *Caulerpa racemosa*-*Caulerpa peltata* complex (Caulerpaceae, Bryopsidales) in New Caledonia, with new Australasian records for *C. racemosa* var. *cylindracea*. *Phycologia* 52, 6–13. doi:10.2216/11-116.1
- Sauvage, T., Schmidt, W.E., Suda, S., Fredericq, S., 2016. A metabarcoding framework for facilitated survey of endolithic phototrophs with tufA, *BMC Ecology*. BioMed Central. doi:10.1186/s12898-016-0068-x
- Schaffner, J. H., 1922. The classification of plants. XII. *Ohio J. Science* 22: 129-139.
- Schils, T., Wilson, S.C., 2006. Temperature threshold as a biogeographic barrier in northern Indian ocean macroalgae. *J. Phycol.* 42, 749–756. doi:10.1111/j.1529-8817.2006.00242.x
- Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., Crozier, R.H., 2010. Integrative Taxonomy: A Multisource Approach to Exploring Biodiversity. *Annu. Rev. Entomol.* 55, 421–438. doi:10.1146/annurev-ento-112408-085432
- Schluter, D., 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press.
- Seba, 1734. *Rerum Natural. Thesaurus I.* p. 5, tab. 1, fig. 10.
- Silberfeld, T., Bittner, L., Fernández-García, C., Cruaud, C., Rousseau, F., de Reviers, B., Leliaert, F., Payri, C.E., De Clerck, O., 2013. Species Diversity, Phylogeny and Large Scale Biogeographic Patterns of the Genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *J. Phycol.* 49, 130–142. doi:10.1111/jpy.12027
- Silva, P.C., 1953. The identity of certain Fuci of Esper. *Wasmann Journal of Biology* 11: 221-232.
- .Silva, P. C.; 1980. Names of classes and families of living algae. *Regnum Veg* 103: 1-156
- Simpson, G.G., 1944. *Tempo and mode in evolution*. New York: Columbia University Press
- Sloane, H., 1707. *A Voyage to the Islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica, with the Natural History of the Herbs and Trees, Four-footed Beasts, Fishes, Birds, Insects, Reptiles, & c. of the Last of those Islands*. Vol. 1. London, UK, 264 pp
- Slowinski, J.B., Guyer, C., 1993. Testing Whether Certain Traits have Caused Amplified Diversification: An Improved Method Based on a Model of Random Speciation and Extinction. *Am. Nat.* 142, 1019–1024. doi:10.1086/285586
- Smedmark, J.E.E., Eriksson, T., Bremer, B., 2010. Divergence time uncertainty and historical biogeography reconstruction - an example from Urophyllaeae (Rubiaceae). *J. Biogeogr.* 37, 2260–2274. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02366.x
- Smith, G. E., 1955. *Cryptogamic Botany*. Vol. I. McGraw-Hill, New York,
- Sokal, R.R., Crovello, T.J., n.d. *The Biological Species Concept: A Critical Evaluation*. *Am. Nat.* doi:10.2307/2459191
- Sonder, O. G., 1871. Die Aigen des tropischen Australiens. *Abh. Naturw. Ver. Hamburg*, 5 (Abt.2): 33-74, pis. 1-6
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., Mcmanus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *Bioscience* 57, 573. doi:10.1641/B570707
- Stadler, T., 2011. Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 6187–6192. doi:10.1073/pnas.1016876108

- Stamatakis, A., 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30, 1312–1313. doi:10.1093/bioinformatics/btu033
- Stamatakis, A., Hoover, P., Rougemont, J., 2008. A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers. *Syst. Biol.* 57, 758–771. doi:10.1080/10635150802429642
- Sun, Y., Wang, A., Wan, D., Wang, Q., Liu, J., 2012. Rapid radiation of *Rheum* (Polygonaceae) and parallel evolution of morphological traits. *Mol. Phylogenet. Evol.* 63, 150–158. doi:10.1016/j.ympev.2012.01.002
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., Kumar, S., 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30, 2725–9. doi:10.1093/molbev/mst197
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H., Vogler, A.P., 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* 18, 70–74. doi:10.1016/S0169-5347(02)00041-1
- Taylor, W.R., 1950. *Plants of Bikini and other northern Marshall Islands*. pp. [i]-xv, [1]- 227, 79 pls. Ann Arbor: University of Michigan Press
- Taylor, W.R., Joly, A.B., Bernatowicz, A.J., 1953. The relation of *Dichotomosiphon pusillusto* the algal genus *Boodleopsis*. *Papers of the Michigan Academy of Sciences, Arts and Letters* 38: 97-107(-108), Plates I-III
- Thuret, 1892. *Alg. de Schousboe in Mém. Soc. Nat. Sci. Cherbourg*. XXVII. 1892. p. 217.
- Tornabene, L., Valdez, S., Erdmann, M., Pezold, F., 2015. Support for a “Center of Origin” in the Coral Triangle: Cryptic diversity, recent speciation, and local endemism in a diverse lineage of reef fishes (Gobiidae: Eviota). *Mol. Phylogenet. Evol.* 82, 200–210. doi:10.1016/j.ympev.2014.09.012
- Trevisan, V.B.A., 1845. *Nomenclator algarum, ou collection des noms imposées aux plantes de la famille des algues*. pp. 1-80. Padoue [Padua]: Imprimerie du Seminaire
- Tronholm, A., Steen, F., Tyberghein, L., Leliaert, F., Verbruggen, H., Antonia Ribera Siguan, M., De Clerck, O., 2010. Species delimitation, taxonomy, and biogeography of Dictyota in Europe (dictyotales, phaeophyceae). *J. Phycol.* 46, 1301–1321. doi:10.1111/j.1529-8817.2010.00908.x
- Trono, G.C. 1972-1971. Some new species of marine benthic algae from the Caroline Islands, western-central Pacific. *Micronesica* 7: 45-77, 10 pls.
- Trtlyanova, T.V., Perestenko, L.P., Kalugina-Gutnik, A.A., 1992. *Catalogus algarum benthicarum ac barbarium Insularum Seychellarum (Oceanus Indicus)*. *Novosti sistematiki nizshikh rastenij* 28:40-47.
- Tseng, C.K., Dong, M.L., 1975. Some new species of *Udotea* from the Xisha Islands, Guangdong Province, China. *Studia Marina Sinica* 10: 1-19, pls I, II
- Tsuda, R.T., 1972. Some marine benthic algae from Truk and Kuop, Caroline Islands. *Atoll Research Bulletin* 155: 1-10.
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. & Smith, G. F. (eds.) 2018: *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code)* adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. DOI <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Ukuwela, K.D.B., Lee, M.S.Y., Rasmussen, A.R., de Silva, A., Mumpuni, Fry, B.G., Ghezellou, P., Rezaie-Atagholipour, M., Sanders, K.L., 2016. Evaluating the drivers of Indo-Pacific biodiversity: Speciation and dispersal of sea snakes (Elapidae: Hydrophiinae). *J. Biogeogr.* 43, 243–255. doi:10.1111/jbi.12636
- Venditti, C., Meade, A., Pagel, M., 2011. Multiple routes to mammalian diversity. *Nature* 479, 393–396. doi:10.1038/nature10516
- Verbruggen, H., De Clerck, O., Cocquyt, E., Kooistra, W.H.C.F., Coppejans, E., 2005a. Morphometric taxonomy of siphonous green algae: A methodological study within the genus *Halimeda* (Bryopsidales). *J. Phycol.* 41, 126–139.
- Verbruggen, H., De Clerck, O., Kooistra, W.H.C.F., Coppejans, E., 2005b. Molecular and morphometric data pinpoint species boundaries in *Halimeda* section *Rhipsalis* (Bryopsidales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 41, 606–621. doi:10.1111/j.1529-8817.2005.00083.x
- Verbruggen, H., Clerck, O. De, Schils, T., Kooistra, W.H.C.F., Coppejans, E., 2005c. Evolution and phylogeography of *Halimeda* section *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Mol. Phylogenet. Evol.* 37, 789–803. doi:10.1016/j.ympev.2005.06.015
- Verbruggen, H., Leliaert, F., Maggs, C.A., Shimada, S., Schils, T., Provan, J., Booth, D., Murphy, S., De Clerck, O., Littler, D.S., Littler, M.M., Coppejans, E., 2007. Species boundaries and phylogenetic relationships within the green algal genus *Codium* (Bryopsidales) based on plastid DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44, 240–254. doi:10.1016/j.ympev.2007.01.009
- Verbruggen, H., Ashworth, M., LoDuca, S.T., Vlaeminck, C., Cocquyt, E., Sauvage, T., Zechman, F.W., Littler, D.S., Littler, M.M., Leliaert, F., De Clerck, O., 2009a. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the siphonous green algae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 50, 642–653. doi:10.1016/j.ympev.2008.12.018
- Verbruggen, H., Vlaeminck, C., Sauvage, T., Sherwood, A.R., Leliaert, F., De Clerck, O., 2009b. Phylogenetic analysis of *Pseudochlorodesmis* strains reveals cryptic diversity above the family level in the siphonous green algae (Bryopsidales,

- Chlorophyta). *J. Phycol.* 45, 726–731. doi:10.1111/j.1529-8817.2009.00690.x
- Verbruggen, H., Tyberghein, L., Pauly, K., Vlaeminck, C., Nieuwenhuyze, K. Van, Kooistra, W.H.C.F., Leliaert, F., Clerck, O. De, 2009c. Macroecology meets macroevolution: evolutionary niche dynamics in the seaweed *Halimeda*. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 18, 393–405. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00463.
- Verbruggen, H., Marcelino, V.R., Guiry, M.D., Cremen, M.C.M., Jackson, C.J., 2017. Phylogenetic position of the coral symbiont *Ostreobium* (Ulvophyceae) inferred from Chloroplast genome data. doi:10.1111/jpy.12540
- Verbruggen, H., Schils, T., 2012. *Rhipilia coppejansii*, a new coral reef-associated species from Guam (Bryopsidales, Chlorophyta). *J. Phycol.* 48, 1090–1098. doi:10.1111/j.1529-8817.2012.01199.x
- Verlaque, M., Afonso-Carrillo, J., Candelaria Gil-Rodríguez, M., Durand, C., Boudouresque, C.F., Le Parco, Y., 2004. Blitzkrieg in a Marine Invasion: *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Bryopsidales, Chlorophyta) Reaches the Canary Islands (North-East Atlantic). *Biol. Invasions* 6, 269–281. doi:10.1023/B:BINV.0000034589.18347.d3
- Verlaque, M., Durand, C., Huisman, J.M., Boudouresque, C.-F., Le Parco, Y., 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). *Eur. J. Phycol.* 38, 325–339. doi:10.1080/09670260310001612592
- Verlaque, M., Langar, H., Hmida, A. Ben, Pergent, C., Pergent, G., 2017. Introduction of a New Potential Invader into the Mediterranean Sea: The Indo-Pacific *Avrainvillea amadelpa* (Montagne) A. Gepp & E.S. Gepp (Dichotomosiphonaceae, Ulvophyceae). *Cryptogam. Algol.* 38, 267–281. doi:10.7872/crya/v38.iss3.2017.267
- Vieira, C., Camacho, O., Sun, Z., Fredericq, S., Leliaert, F., Payri, C., De Clerck, O., 2017. Historical biogeography of the highly diverse brown seaweed *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 110, 81–92. doi:10.1016/j.ympev.2017.03.007
- Vieira, C., Camacho, O., Wynne, M.J., Mattio, L., Anderson, R.J., Bolton, J.J., Sansón, M., D'hondt, S., Leliaert, F., Fredericq, S., Payri, C., De Clerck, O., 2016. Shedding new light on old algae: Matching names and sequences in the brown algal genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Taxon* 65, 689–707. doi:10.12705/654.1
- Vieira, C., D'hondt, S., De Clerck, O., Payri, C.E., 2014. Toward an inordinate fondness for stars, beetles and *Lobophora*? Species diversity of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) in New Caledonia. *J. Phycol.* 50, 1101–1119. doi:10.1111/jpy.12243
- Vogler, A.P., Monaghan, M.T., 2007. Recent advances in DNA taxonomy. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 45, 1–10. doi:10.1111/j.1439-0469.2006.00384.x
- Vroom, P.S., Smith, C.M., Keeley, S.C., 1998. Cladistics of the Bryopsidales: A preliminary analysis 360, 351–360. doi:10.1046/j.1529-8817.1998.340351.x
- Vroom, P., Smith, C., 2001. The Challenge of Siphonous Green Algae. *Am. Sci.* 89, 524. doi:10.1511/2001.6.524
- Vroom, P.S., Smith, J.E., Smith, C.M., 2001. Observations of reproduction in *Rhipidosiphon javensis* (Halimedineae, Bryopsidales) in Hawaii. *Phycologia* 40, 97–100.
- Vroom, P.S., Smith, C.M., 2003. Life without cells. *Biologist* 50, 222–226.
- Wade, R.M., Sherwood, A.R., 2017. Molecular determination of kleptoplast origins from the sea slug *Plakobranthus ocellatus* (Sacoglossa, Gastropoda) reveals cryptic bryopsidalean (Chlorophyta) diversity in the Hawaiian Islands. *J. Phycol.* 53, 467–475. doi:10.1111/jpy.12503
- Wagner, C.E., Harmon, L.J., Seehausen, O., 2012. Ecological opportunity and sexual selection together predict adaptive radiation. *Nature* 487, 366–369. doi:10.1038/nature11144
- Wang, L., Abbott, R.J., Zheng, W., Chen, P., Wang, Y., Liu, J., 2009. History and evolution of alpine plants endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau: *Aconitum gymnandrum* (Ranunculaceae). *Mol. Ecol.* 18, 709–721. doi:10.1111/j.1365-294X.2008.04055.x
- Weber van Bosse, A., 1901. Etudes sur les algues de l'archipel malaisien. *Ann. du Jard. Bot. Buitenzorg 2e S.r.*, 1, 126–141.
- Wickens, G.E., Horn, H.S., 1972. The Adaptive Geometry of Trees. *Kew Bull.* 27, 377. doi:10.2307/4109478
- Will, K.W., Mishler, B.D., Wheeler, Q.D., 2005. The Perils of DNA Barcoding and the Need for Integrative Taxonomy. *Syst. Biol.* 54, 844–851. doi:10.1080/10635150500354878
- Williams, S.T., Duda Jr, T.F., 2008. Did tectonic activity stimulate OligoMiocene speciation in the Indo-West Pacific. *Evolution* (N. Y.) 62, 1618–1634. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00399.x
- Wilson, M., Wilson, M.E.J., Rosen, B.R., 1998. Implications of paucity of corals in the Paleogene of SE Asia: plate tectonics or Centre of Origin? *Cenozoic corals of SE Asia Implications of paucity of corals in the Paleogene of SE Asia: plate tectonics or Centre of Origin?*
- Womersley, H.B.S., 1971. New records and taxa of marine Chlorophyta in southern Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 95: 113-120, 15 figs.
- Woolcott, G.W., Knöller, K., King, R.J., 2000. Phylogeny of the Bryopsidaceae (Bryopsidales, Chlorophyta): cladistic analyses of morphological and molecular data. *Phycologia* 39, 471–481. doi:10.2216/i0031-8884-39-6-471.1

- Woronine, M., 1962. Recherches sur les algues marines *Acetabularia* Lamx. Et *Espera* Dcne. *Ann. Sci. Nat.*, 4ème série, 16, 200-214, pls. 5-11
- Wray, J. L., 1977. *Calcareous Algae*. Elsevier, Amsterdam, 185 pp
- Wu, Z.-Y., Milne, R.I., Chen, C.-J., Liu, J., Wang, H., Li, D.-Z., 2015. Ancestral State Reconstruction Reveals Rampant Homoplasy of Diagnostic Morphological Characters in Urticaceae, Conflicting with Current Classification Schemes. *PLoS One* 10, e0141821. doi:10.1371/journal.pone.0141821
- Yamada, Y., 1944. New *Caulerpa*s and *Halimeda*s from Micronesia. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ.* 3, 27–29.
- Yang, Z., 2015. The BPP program for species tree estimation and species delimitation. *Curr. Zool.* 61, 854–865.
- Yu, Y., Harris, A.J., Blair, C., He, X., 2015a. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* 87, 46–49. doi:10.1016/J.YMPEV.2015.03.008
- Zanardini, G., 1843. Saggio di classificazione naturale delle Ficee del Dottore Giovanni Zanardini aggiunti nuovi studii sopra l'androsace degli antichi con tavola miniata ed enumerazione di tutte le specie scoperte e raccolte dall'autore in Dalmazia. pp. [1]-64, 2 folded tables, 1 col. pl. Venezia: Dallo Stabilimento tipographico enciclopedico di Girolamo Tasso
- Zechman, F.W., Theriot, E.C., Zimmer, E.A., Chapman, R.L., 1990. Phylogeny of the Ulvophyceae (Chlorophyta): cladistic analysis of nuclear-encoded rRNA sequence data. *J. Phycol.* 26, 700–710. doi:10.1111/j.0022-3646.1990.00700.x
- Zechman F.W., Kooistra W.H.C.F., Olsen J.L., Stam W.T., 1999. Current perspectives on the phylogeny of Ulvophycean green algae. In: Abstracts of the Sixteenth International Botanical Congress, 144pp. St Louis, Missouri
- Zhang, J., Kapli, P., Pavlidis, P., Stamatakis, A., 2013. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements 29, 2869–2876. doi:10.1093/bioinformatics/btt499
- Zou, S., Fei, C., Song, J., Bao, Y., He, M., Wang, C., 2016. Combining and Comparing Coalescent, Distance and Character-Based Approaches for Barcoding Microalgae: A Test with *Chlorella*-Like Species (Chlorophyta). *PLoS One* 11, e0153833. doi:10.1371/journal.pone.0153833
- Zuccarello, G.C., Price, N., Verbruggen, H., Leliaert, F., 2009. Analysis of a plastid multigene data set and the phylogenetic position of the marine macroalga *Caulerpa filiformis* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 45, 1206–1212. doi:10.1111/j.1529-8817.2009.00731.x

GLOSSAIRE

Allopatrie : isolement géographique de deux populations d'une même espèce se traduisant par un isolement reproductif (absence de flux génétique). Les deux populations allopatriques évoluent alors indépendamment l'une de l'autre.

Anisomorphe : d'apparence différente. Dans cette étude, il s'agissait surtout de branches dichotomiques de diamètres différents.

Apex : sommet (du siphon ou d'une structure secondaire).

Apiculé : terminé au sommet en pointe courte et aigüe.

Apomorphie (Etat dérivé) : état d'un caractère d'un taxon résultant d'une innovation génétique et différent de l'état ancestral (plésiomorphe) ; Seuls les états dérivés de caractères homologues sont utilisés en cladistique.

Appendices : structures secondaires bien développées, composée de plusieurs apex différenciées, et qui forment un cortex.

Autapomorphie (Caractère dérivé propre) : caractère dérivé qui n'existe que dans chez un taxon et chez aucun des autres descendants de cet ancêtre.

Barcode : courte séquence d'ADN permettant d'identifier une espèce. Nommée ainsi à l'instar des codes à barres commerciaux auxquels ils ressemblent graphiquement et par leur fonction.

Barcoding = méthode d'identification des espèces par comparaison d'une courte séquence d'ADN (*barcode*) à une base de données de référence.

Cespiteux (« *caespitose* ») : qui pousse en touffes compactes.

Clade : taxon monophylétique = embranchement ou groupe d'êtres vivants contenant à la fois un ancêtre commun et tous ses descendants.

Claviforme : qui a la forme d'une massue, c'est-à-dire qui est renflé de la base au sommet.

Constriction : partie rétrécie ou contractée du siphon, donnant l'apparence d'un anneau. Très étroite dans certains cas, menant presque à une occlusion du siphon (« *plug* »). Elles sont souvent associées aux dichotomies. Les constriction isolées désignent des constriction retrouvées entre les dichotomies.

Cordiforme (cordée) : en forme de cœur.

Cortex : partie anatomique périphérique d'un organisme.

Crypticité : relatif à ce qui est caché. En phycologie, cela désigne des espèces similaires morphologiquement mais génétiquement distinctes.

Cunéiforme : qui présente des coins.

Cyathiforme : en forme de coupe.

Décumbent : rampant mais avec les extrémités qui se redressent.

Diagnose : énoncé succinct des caractères distinguant un taxon des autres. Doit être accompagné d'une diagnose ou description en anglais (autrefois, une diagnose en latin était obligatoire pour que l'espèce soit valide).

Dichotomie : mode de ramification en deux branches.

Effet fondateur : changement d'aire se produisant au cours d'une division d'une lignée (nœud) au cours de laquelle une nouvelle aire est occupée par une des lignées filles, tandis que l'autre demeure dans l'aire ancestrale.

Espèces exclusives : espèces dont la distribution est restreinte à une aire géographique donnée.

Flabellée : en forme d'éventail.

Flabellules : petite lame en forme d'éventail.

Fronde : partie dressée de l'appareil végétatif d'une algue.

Gamétocyste : cellule contenant les gamètes.

Glomérules : structure ronde composée de siphons étroitement regroupés et entremêlés.

Hétéroplastie : types de plastes différenciés en chloroplastes (pour la photosynthèse) et amyloplastes (pour le stockage de l'amidon).

Holocarpie : type de reproduction au cours duquel l'ensemble du thalle se transforme en éléments fertiles et le thalle meurt ensuite.

Homologie : caractère partagé issu d'un ancêtre commun.

Homoplasie : état de caractère similaire ne descendant pas d'un ancêtre commun, mais issu d'évènements indépendants.

Homoplastie : même type de plaste.

Hotspot de biodiversité : zone géographique abritant au minimum 1 500 espèces endémiques et ayant perdu 70 % de son habitat d'origine.

Index de cohérence (« Consistency Index », CI) = mesure la cohérence d'un arbre à un jeu de données, c'est-à-dire le nombre minimum d'homoplasies impliquées par l'arbre, et renseigne sur l'utilité phylogénétique d'un caractère. L'index est calculé par le nombre de changements compris dans le jeu de données divisé par le nombre de changements nécessaires pour obtenir le cladogramme.

Infundibuliforme : en forme d'entonnoir ou cône.

Isomorphe : de même morphologie.

Lignées : ensemble des descendants d'un ancêtre.

Ligulé : qui présente une petite lame membraneuse à la face supérieure des feuilles.

Medulla : tissu central.

Monophylétique : qui contient la totalité des descendants d'un ancêtre commun ainsi que cet ancêtre.

Monosiphonné : un seul siphon.

Monostromatique : une seule couche de siphons.

Multisiphonné : plusieurs siphons.

Obovale: de forme ovale, dont la partie supérieure est plus large que la partie inférieure.

Orbiculaire: en forme de cercle, d'anneau.

Paraphylétique : contient un ancêtre et une partie de ses descendants.

Papilles : petites projections rondes permettant la cohésion entre siphons.

Phycologie : science qui traite des algues.

Phylogénétique : qui tient compte des liens de parentés entre les organismes, de leur généalogie .

Phylogénie : étude des relations évolutives entre les organismes.

Plasticité phénotypique : capacité d'un génotype à produire différents phénotypes en réponse à des facteurs environnementaux. En phycologie, cela se traduit par des algues de même espèce qui présentent des morphologies très différentes.

Plésiomorphie : état ancestral ou état primitif.

Pluristromatique : plusieurs couches de siphons.

Polyphylétique : correspond à des individus qui sont attribués à un même taxon mais qui ne descendent pas d'un même ancêtre.

Protubérances : excroissances, boursoufflements ou structures difformes, peu développées et ne formant pas un cortex.

Rachis : portion d'un axe d'où se développent des structures en deux rangs ou en verticilles.

Ramification : mode de subdivision d'un axe.

Ramuli : branche (ou siphon) mineure, de l'ordre ultime (ou le plus fin) de la ramification.

Recolonisation= Utilisé ici dans le sens de dispersion en retour vers la zone d'origine (« *dispersal back* »).

Sessile : absence de pédoncule.

Signal phylogénétique = tendance des organismes proches phylogénétiques à se ressembler phénotypiquement. Il permet de mesurer la labilité et l'utilité taxonomique des caractères.

Siphon : fin composant structurel de base des algues vertes siphonnées, en forme de tube avec une surface poreuse ou non.

Spéciation : processus par lequel se forment les espèces.

Spéciation en sympatrie : qui a lieu dans une même aire géographique.

Stipe : partie dressée du thalle, similaire à une tige, un pédoncule.

Stolon :-partie rampante, fixée par des rhizoïdes, et sur laquelle se développent les axes dressés.

Subapicale : se formant en partie supérieure.

Symplesiomorphie : plésiomorphie retrouvée chez les descendants (au moins deux taxons) et héritée d'un ancêtre commun.

Sympodiale : forme de développement au cours de laquelle une des deux branches uniquement continue sa croissance.

Synapomorphie : état dérivé exclusif partagé par au minimum deux taxons et hérité du dernier ancêtre commun (= partage d'apomorphie). Le groupe est alors caractérisé par cette synapomorphie.

Systématique : science visant à classer les êtres vivants en fonction de leurs liens de parenté et de leur histoire évolutive.

Taxonomie : consiste à identifier, nommer et classer les espèces.

Taxons : groupe d'organismes de tout rang taxonomique (espèce, genre, famille) constituant une unité systématique.

Tenacules : structures secondaires interconnectant les siphons entre eux et pouvant présenter différentes formes : dentée, en crochet ou discoïde.

Thalle : appareil végétatif.

Vicariance : phénomène (géologique, biologique ou écologique) qui forme une barrière et divise une population d'origine en deux sous-groupes de plus petite taille. Les nouvelles populations isolées évoluent de manière indépendante et donnent naissance à de nouvelles espèces.

LISTE DES ACRONYMES ET ABRÉVIATIONS

ABGD: *Automatic Barcode Gap Discovery*

ADN: acide désoxyribonucléique

AIC: *Awaiké Information Criterion*

BEAST: *Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees*

BIC: *Bayesian Information Criterion*

BioGeoBEARS: *BioGeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis in R Scripts*

BM: *Brownian motion*

BOLD: *Barcode of life data system*

BSM: *Biogeographical Stochastic Mapping*

bp: paires de base

bs: support de bootstrap

CCS : *Coalescent Constant Size*

CIN : Code international de nomenclature pour les algues, les champignons et les plantes

CLS: *Système lamellaire concentrique*

DEC : *Dispersal-Extinction Cladogenesis Model*

DIVA: *Dispersal Vicariance Analysis*

ESS : *Effective size sample*

f.: forme

gen. : genre

GMYC: Generalized Mixed Yule Coalescence

GTR: *General Time Réversible*

HKY: Hasegawa, Kishino et Yano.

IB : Inférence Bayésienne

ITS: *Intergenic transcribed spacer*

IUPAC: *International Union of Pure and Applied Chemistry*

LR : *likelihood ratio*

MCCT: *Maximum clade credibility tree*

MCMC: *Markov Monte Carlo Chain*

ML : *Maximum Likelihood* (Maximum de vraisemblance)

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

MOTUs: *Molecular Operational Taxonomical Units*

MP : Maximum de Parcimonie

MRCA : *Most recent common ancestor* : plus récent ancêtre commun

N.A : non attribué

N.D : non-documenté

N.O : non-observé

OTUs: *Operational Taxonomical Units*

PCR: Polymerase Chain Reaction

PP: *Posterior Probabilities*

PSH: Primary Species hypothesis (Hypothèse d'espèce primaire)

PTP: *Poisson Tree Process*

rbcl: large sous-unité de la carboxylase/oxygénase du ribulose 1,5-diphosphates (Rubisco)

sp. : espèce

SSH: Secondary Species hypothesis (Hypothèse d'espèce secondaire)

tufA: facteur d'élongation plastidien

var.: variété

LISTE DES FIGURES

<i>Figure 1 : Vue d'ensemble de la phylogénie des lignées vertes et place des Ulvophyceae (rectangle rouge) au sein des Chlorophyta. Tiré de Leliaert et al., 2012.</i>	13
<i>Figure 2 : Représentation d'une coupe transversale d'un siphon. Ce dernier est constitué d'une vacuole centrale proéminente et d'organelles observés entre la vacuole et la paroi. Une cellule de feuille d'épinard est représentée en bas à droite mettant en évidence l'imposante taille de la cellule (le siphon) composant les algues vertes siphonnées. Tiré de Leliaert et al., 2012</i>	14
<i>Figure 3 : Phylogénie des algues vertes siphonnées et positions respectives des Bryopsidales, du sous-ordre Halimedineae (encadré en bleu clair) et des familles Rhipiliaceae (cadre vert) et Udoteaceae (cadre bleu foncé). Tiré de Verbruggen et al., 2009a.</i>	16
<i>Figure 4 : Diversité morphologique au sein des Udoteaceae. A : Chlorodesmis ; B : Rhipidosiphon ; C : Tydemanina ; D : Penicillus ; E et F : Udotea ; G : Rhipocephalus. Photos : Claude Payri, Gregory Lannes ; Jean-Louis Menou</i>	17
<i>Figure 5 : Illustration de Penicillus capitatus (A) et de l'état filamenteux « Espera » (B) correspondant actuellement à la forme P. capitatus f. mediterraneus. Tiré de Friedmann et Roth, 1977</i>	19
<i>Figure 6 : Diversité morphologique des Rhipiliaceae : A-C : Rhipilia ; D-F : Rhipiliopsis. Photos : Claude Payri et Jean-Louis Menou.</i>	21
<i>Figure 7 : Habitats à Udoteaceae, algueraies. Photos : Claude Payri</i>	22
<i>Figure 8 : Habitats à Rhipiliopsis observés dans les anfractuosités coralliennes. Photo : Claude Payri</i>	23
<i>Figure 9 : Répartition géographique de l'ensemble des données intégrées. Les points rouges désignent les localités des échantillons traités et directement issus de cette thèse, tandis que les points verts se réfèrent aux séquences partagées par les collaborateurs ou disponibles sur Genbank.</i>	38
<i>Figure 10 : Représentation graphique des groupes nommés « racine » et « couronne » et des noeuds associés.</i>	51
<i>Figure 11 : Représentation des différentes terminologies utilisés pour décrire les schémas évolutifs des états ancestraux ou dérivés d'un trait (ou caractère) étudié. Tiré de Page et Holmes (1998)</i>	56
<i>Figure 12 : Représentation schématique de cinq barrières marines majeures : EPB =Barrière de l'est du pacifique (« Eastern Pacific Barrier ») ; IOP = Isthme de Panama ; TTE= Évènement téthysien terminal ; In/IAA= Barrière entre l'océan Indien et la région Indo-Australasienne (IAA) ; IAA/CP = Barrière entre l'IAA et le Pacifique Central. Tiré de Cowman et Bellwood (2013).</i>	60
<i>Figure 13 : Illustration des différents types d'évènements biogéographiques inclus dans les modèles de BioGeoBEARS. Les évènements cladogénétiques (en haut) inclus les spéciations en sympatrie et en « subset », la vicariance et l'effet fondateur ; les évènements anagénétiques (en bas) inclus le changement, la contraction et l'extension d'aire. Tiré de Dupin et al., 2017</i>	62
<i>Figure 14 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour la famille Udoteaceae sur le jeu de données tufA. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droite sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. (Vue d'ensemble)</i>	107
<i>Figure 15 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour la famille Udoteaceae sur le jeu de données rbcl. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises</i>	

<i>indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droite sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. (Vue d'ensemble)</i>	<i>111</i>
<i>Figure 106: Illustrations des différentes structures de cortication. A-E : Appendices. A : multiples ramifications dichotomiques ; B et C : aspect « finger-like » ; D : lobé ; E : vue d'ensemble, formation d'un cortex ; F-G : Protubérances. F : tout autour du siphon ; G : uniquement à la surface exposée des siphons externes.</i>	<i>118</i>
<i>Figure 17 : Phylogénie des Udoteaceae obtenue à partir de la matrice multimarqueurs (tufA, rbcL et 18S rDNA). L'arbre représenté est la reconstruction en ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les espèces d'un même genre (tel que défini traditionnellement) sont indiquées par une même couleur. * : Espèce type.....</i>	<i>141</i>
<i>Figure 18 : Arbre ML dont les taxons ont été regroupés en neuf clades (A-I) proposés pour la révision taxonomique des genres au sein de la famille Udoteaceae. Les clades A, B, et F correspondent à des genres existants dont les limites taxonomiques ont été redéfinies. C, E, et G correspondent à de nouveaux genres, tandis que le statut des clades H et I est encore à définir. Les valeurs aux nœuds correspondent respectivement au bs et PP.</i>	<i>143</i>
<i>Figure 19 : Phylogénie et distribution des espèces d'Udotea. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte, avec un zoom sur les Caraïbes. A= U. flabellum ; B= U. dotyi ; C= U. dixonii ; D= U. occidentalis ; E= U. geppiorum ; F= U. sp1.</i>	<i>146</i>
<i>Figure 20 : Phylogénie et distribution des espèces de Ventalia. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte, avec un zoom sur Madagascar. A= V. sp1 ; D= V. orientalis ; E = V. sp2. ; H= V. sp4.</i>	<i>150</i>
<i>Figure 22 : Phylogénie et distribution des espèces de Rhipidosiphon. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte. B= R. sp4 ; D= R. javensis.</i>	<i>154</i>
<i>Figure 123: Phylogénie et distribution des espèces de Tydemanina. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte</i>	<i>156</i>
<i>Figure 23 : Phylogénie des espèces du « complexe Caraïbes ». Les épithètes des espèces sont laissées telles qu'actuellement utilisées mais ne sont plus valides. Les deux propositions alternatives de traitement taxonomique sont proposées à la droite de l'arbre.</i>	<i>158</i>
<i>Figure 24 : Phylogénie et distribution des espèces du « complexe PPR ». Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre et la distribution des espèces est reportée sur la carte :</i>	<i>160</i>
<i>Figure 25 : Phylogénie des Rhipiliaceae en analyses préliminaires sur le marqueur tufA</i>	<i>166</i>
<i>Figure 26 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 1 » sur le jeu de données tufA. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques.</i>	<i>168</i>
<i>Figure 27 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 2 » sur le jeu de données tufA. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans la colonne de droite sont indiqués les SSHs définis (= clades).</i>	<i>169</i>

Figure 28 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 3 » sur le jeu de données tufA. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. ... 170

Figure 29 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 4 » sur le jeu de données tufA. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. ... 171

Figure 30 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 1 » sur le jeu de données rbcl. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques ... 173

Figure 31 : Résultats de délimitation d'espèces obtenus par les cinq méthodes (ABGD, GMYC, bGMYC, hPTP et mPTP) pour « Rhipiliaceae groupe 2 », « Rhipiliaceae groupe 3 » et « Rhipiliaceae groupe 4 » sur le jeu de données rbcl. L'arbre représenté est le MCCT obtenu par les analyses BEAST. Les barres noires indiquent les partitions retenues en tant que SSHs par la règle de la majorité. Les barres bleues indiquent les partitions retenues en tant que SSHs, bien que non majoritaires. Les barres grises indiquent les partitions non retenues. Dans les colonnes de droites sont indiqués les SSHs définis (= clades) ainsi que les assignations à l'espèce obtenues par les observations morpho-anatomiques. 175

Figure 33: Illustration des différents types d'adhésion observés chez les espèces de Rhipilia : A-D : tenacules dentés, simples (A et B), complexes(C), recourbées (D). E : tenacule discoïde ; F : tenacule en crochet. 179

Figure 35 : Phylogénie des Rhipiliaceae obtenue à partir de la matrice multimarqueurs (tufA, rbcl et 18S rDNA). L'arbre représenté est la reconstruction en ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les espèces d'un même genre (tel que traditionnellement défini) sont indiquées par une même couleur..... 199

Figure 36 : Phylogénie et distribution des espèces de Rhipilia s. s. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte. A= R. penicilloïdes ; C= R. sp1a ; D= R. diaphana ; F= R. sp1f..... 202

Figure 37 : Phylogénie et distribution des espèces de l'ensemble « Rhipiliaceae s.s. 2 ». Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre (* : ne sont plus valides taxonomiquement). La distribution des espèces est reportée sur la carte. A = R. crassa ; B = R. sp2b ; C = R. sp2c ; D = R. orientalis, E = R. sp2e ; F = R. verticillata ; G = R. mortensenii ; H = R. yaeyamensis ; I=R. sp5 ; J = R. gracilis ; K = R. sp7..... 206

Figure 38 : Phylogénie ds lignées « filamenteuses ». Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les SSH correspondants sont indiqués à la droite de l'arbre. 208

Figure 39 : Phylogénie des « Rhipiliaceae groupe 3 » et « Rhipiliaceae groupe4 » obtenue à partir de la matrice multimarqueurs (tufA, rbcl et 18S rDNA). L'arbre représenté est la reconstruction en ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. Les espèces d'un même genre (tel que traditionnellement défini) sont indiquées par une même couleur 210

Figure 40 : Phylogénie et distribution des espèces de Rhipiliopsis s. s. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de bs et PP respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte..... 213

- Figure 41 : Phylogénie et distribution des espèces de *Rhipiliospina* et *Callispygma*. Arbre en reconstruction ML avec, indiquées aux nœuds, les valeurs de *bs* et *PP* respectivement. L'identification des espèces est présentée à droite de l'arbre, et la distribution des espèces est reportée sur la carte. C= R. sp2 ; D= R. sp3 ; E= R. sp4 ; F= R. sp5a ; G= R. sp5b ; I= R. sp7..... 216
- Figure 42: Représentation du découpage des aires géographiques à l'échelle des domaines. Les six domaines (A-F) se réfèrent à ceux indiqués en tableau 31. 235
- Figure 43 : Phylogénie des *Udoteaceae* calibrée dans le temps issue de l'analyse BEAST. Les temps de divergence estimés sont indiqués aux nœuds et les barres grises reportent les 95 % HDP (plus fortes densités de probabilités). Les astérisques noirs représentent les nœuds soutenus pour les deux méthodes (*bs* > 85 ; *PP* > 0.95) tandis que les grises représentent les nœuds soutenus uniquement en inférence bayésienne (*PP* > 0.95 ; *bs* < 0.85). L'analyse LTT sur des *Udoteaceae* basée sur 1 000 arbres issus de l'analyse BEAST avec un intervalle de confiance à 95 % est également représentée. Les événements ou barrières paléontologiques majeurs sont représentés par les lignes rouges : crise K/T (66Ma), refroidissement E/O (34 Ma), fin de la Mer de Téthys (18 Ma), fermeture Isthme de Panama (3 Ma) et upwelling du Benguela (1, 2 Ma)). 237
- Figure 44 : Reconstruction de l'histoire biogéographique des *Udoteaceae* à l'échelle des six domaines, sous le modèle DIVALIKE+J. L'estimation des aires ancestrales est représentée aux nœuds, de même que la position des effets fondateurs (f.) et de vicariance (v.). Les branches colorées représentent les aires ancestrales occupées dont la probabilité est supérieure à 50. Les domaines occupés par les espèces actuelles sont indiqués aux branches terminales et se réfèrent à la carte..... 241
- Figure 135 : Résumé des événements biogéographiques de la famille *Udoteaceae* basé sur les résultats de l'analyse à l'échelle du domaine. Les six domaines (A-F) sont représentés par les cercles colorés où sont indiqués en bas : la diversité spécifique/le nombre d'espèces exclusives ; et en haut dans le cercle fléché, le nombre de spéciations en sympatrie au sein du domaine. Le nombre d'espèces communes est renseigné à l'intersection des domaines. Les nombres associés aux flèches indiquent: le nombre d'effets fondateur/le nombre de dispersion. 243
- Figure 146 : Représentation du découpage des aires géographiques à l'échelle de la province. Les dix provinces (A-J) se réfèrent à celles indiqués en tableau 36. 254
- Figure 47 : Phylogénie calibrée dans le temps de la famille *Rhipiliaceae* issue de l'analyse BEAST. Les barres grises indiquent les 95 % HDP (plus fortes densités de probabilités). Les temps de divergence estimés sont indiqués aux nœuds (en million d'années) et les astérisques noirs représentent les nœuds soutenus (*bs* > 85 ; *PP* > 0.95) tandis que les gris représentent les nœuds soutenus uniquement en inférence bayésienne (*PP* > 0.95 ; *bs* < 0.85). L'analyse LTT des *Rhipiliaceae* avec l'intervalle de confiance à 95 % basé sur 1 000 arbres issus de l'analyse BEAST, est également reportée. Les lignes rouges représentent l'émergence des barrières majeures, à savoir crise K/T (66Ma), refroidissement E/O (34 Ma), fin de la Mer de Téthys (18 Ma), Isthme de Panama (3 Ma) et upwelling de Benguela (1-2 Ma) . Les astérisques dans l'intitulé des espèces précisent celles dont le nom de genre n'est plus valide. 256
- Figure 48 : Reconstruction de l'histoire biogéographique des *Rhipiliaceae* s. s. à l'échelle de la province sous le modèle DIVALIKE+J. Les provinces occupées par les espèces actuelles sont présentées en branches terminales, les aires ancestrales estimées sont indiquées aux nœuds par les diagrammes en camembert et les couleurs aux branches représentent les zones géographiques ancestrales de probabilité > 50. Les dix provinces géographiques correspondantes sont représentées sur la carte. Les événements fondateurs (f.) et de vicariance (v.) sont indiqués aux nœuds. Les astérisques dans l'intitulé des espèces précisent celles dont le nom de genre n'est plus valide. 259
- Figure 49 : Résumé des événements biogéographiques de la famille *Rhipiliaceae* s. s. basé sur les résultats de l'analyse à l'échelle de la province. Les dix provinces (A-J) sont représentées par des rectangles colorés où sont indiqués : la diversité spécifique/le nombre d'espèces exclusives. La valeur à l'intérieur du cercle fléché indique le

<i>nombre de spéciations en sympatrie au sein de la province G. Les nombres associés aux flèches indiquent : le nombre d'effets fondateurs/le nombre de dispersion.</i>	<i>261</i>
<i>Figure 50 : Résultats des estimations ancestrales pour la forme de la fronde, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud.....</i>	<i>274</i>
<i>Figure 51 : Résultats des estimations ancestrales pour la présence ou absence du stipe, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.....</i>	<i>275</i>
<i>Figure 52 : Résultats des estimations ancestrales pour le type de stipe, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.</i>	<i>276</i>
<i>Figure 53 : Résultats des estimations ancestrales pour la présence ou absence de calcification, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.</i>	<i>277</i>
<i>Figure 54 : Résultats des estimations ancestrales pour la présence ou absence de pores en surface calcifiée des siphons, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud..</i>	<i>278</i>
<i>Figure 55 : Résultats des estimations ancestrales pour la cortication de la fronde, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud</i>	<i>279</i>
<i>Figure 56 : Résultats des estimations ancestrales pour la cortication du stipe, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud</i>	<i>280</i>
<i>Figure 57 : Résultats des estimations ancestrales pour la cortication du thalle, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud</i>	<i>281</i>
<i>Figure 58 : Résultats des estimations ancestrales pour la disposition des siphons primaires, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation de l'un ou l'autre état pour chaque nœud.</i>	<i>282</i>
<i>Figure 59 : Résultats de l'inférence du diamètre moyen des siphons de la fronde sur le MCCT de la famille Udoteaceae.....</i>	<i>283</i>
<i>Figure 60 : Résultats des estimations ancestrales pour les structures secondaires sur les siphons de la fronde, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud.....</i>	<i>284</i>
<i>Figure 61 : Résultats des estimations ancestrales pour le type de constrictions supre-dichotomiques, basées sur le MCCT de la famille Udoteaceae issu de l'analyse BEAST et 1 000 itérations. Les diagrammes en camembert indiquent la fréquence d'observation des états de caractère pour chaque nœud.....</i>	<i>285</i>

LISTE DES TABLEAUX

<i>Tableau 1 : Protocoles d'extraction utilisés en fonction des genres étudiés.....</i>	<i>41</i>
<i>Tableau 2 : Amorces utilisées pour l'amplification des marqueurs tufA, rbcL, and 18S rDNA.....</i>	<i>41</i>
<i>Tableau 3 : Espèces du genre Chlorodesmis valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.....</i>	<i>69</i>
<i>Tableau 4 : Différentes propositions de subdivision du genre Udotea, critères utilisés et espèces associées (lorsque précisé). Pour une meilleure compréhension, les noms d'espèces indiqués ci-dessous sont ceux actuellement valides, mais ces dernières figuraient parfois sous d'autres épithètes dans les études en question (notamment celle de J. Agardh).....</i>	<i>73</i>
<i>Tableau 5 : Espèces du genre Udotea valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.</i>	<i>74</i>
<i>Tableau 6 : Espèces du genre Rhipidosiphon valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type....</i>	<i>80</i>
<i>Tableau 7 : Espèces du genre Penicillus valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.</i>	<i>82</i>
<i>Tableau 8 : Espèces du genre Rhipocephalus valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type... </i>	<i>85</i>
<i>Tableau 9 : Espèces des genres Pseudochlorodesmis et Siphonogramen valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.....</i>	<i>87</i>
<i>Tableau 10: Espèces du genre Boodleopsis valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.</i>	<i>89</i>
<i>Tableau 11 : Espèces du genre Rhipilia valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.</i>	<i>95</i>
<i>Tableau 12 : Espèces du genre Rhipiliopsis valides taxonomiquement et attributs associés. * : Espèce type.</i>	<i>99</i>
<i>Tableau 13 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données tufA pour la famille Udoteaceae.....</i>	<i>106</i>
<i>Tableau 14 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données rbcL pour la famille Udoteaceae.....</i>	<i>110</i>
<i>Tableau 15 : Résumé du nombre de PSHs communs entre les différentes méthodes pour chaque marqueur. Les PSHs obtenus pour le jeu de données tufA sont indiqués en bleu, ceux pour rbcL en vert. Le nombre total de PSHs obtenus pour chaque marqueur est rappelé entre parenthèses pour chacune des méthodes.....</i>	<i>114</i>
<i>Tableau 16 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces d'Udotea entièrement cortiquées divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND : non documenté ; NO : non observé.</i>	<i>119</i>
<i>Tableau 17 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces d'Udotea partiellement ou non cortiquées divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND : non documenté ; NO : non observé.</i>	<i>125</i>
<i>Tableau 18 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Chlorodesmis divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. La localité type (ou distribution pour le second groupe) et les SSH assignés sont également indiqués.</i>	<i>129</i>
<i>Tableau 19 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Rhipidosiphon divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. NO : non observé.....</i>	<i>134</i>

<i>Tableau 20 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Rhipocephalus. Les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.....</i>	<i>135</i>
<i>Tableau 21 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Penicillus. Les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND= non documenté.....</i>	<i>137</i>
<i>Tableau 22 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Tydemanina. Les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.....</i>	<i>139</i>
<i>Tableau 23 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données tufA pour la famille Rhipiliaceae s.l.....</i>	<i>172</i>
<i>Tableau 24 : Résumé des nombres d'entités délimitées, dont le nombre de singleton pour chaque méthode sur le jeu de données rbcl pour la famille Rhipiliaceae s. l.</i>	<i>174</i>
<i>Tableau 25 : Résumé du nombre de PSHs communs entre les différentes méthodes pour chaque marqueur. Les PSHs obtenus pour le jeu de données tufA sont indiqués en bleu, ceux pour rbcl en vert. Le nombre total de PSHs obtenus pour chaque marqueur est rappelé entre parenthèses pour chacune des méthodes.....</i>	<i>176</i>
<i>Tableau 26 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Rhipilia divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés. ND : non documenté.</i>	<i>181</i>
<i>Tableau 27 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Rhipiliopsis divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.</i>	<i>188</i>
<i>Tableau 28: Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les espèces de Rhipiliella, Callipsygma et Boodleopsis divisées en deux groupes : les espèces valides taxonomiquement et les espèces à valider ou nouvelles. Pour les premières, les informations reportées sont la synthèse des descriptions de référence complétées par nos propres observations. Les informations sur la localité type, ou la distribution (pour le second groupe) sont également indiquées de même que les SSH assignés.</i>	<i>194</i>
<i>Tableau 29 : Synthèse des caractères morpho-anatomiques pour les SSHs présentant un forme filamenteuse et qui n'ont pas pu être assignés, et indication de leur distribution.....</i>	<i>196</i>
<i>Tableau 30 : Ensemble des points de calibration utilisés pour la reconstruction de la phylogénie calibrée dans le temps des Udoteaceae. Les références sources et les détails d'informations sont indiqués, accompagnés du placement et des paramétrages attribués à chacun de ces points au cours de l'analyse.</i>	<i>233</i>
<i>Tableau 31 : Différentes aires géographiques considérées pour l'étude biogéographique des Udoteaceae en fonction des trois échelles d'analyse, région, domaine et provinces, ainsi que leur correspondance.</i>	<i>234</i>
<i>Tableau 32 : Diversité spécifique des Udoteaceae (nombre d'espèces total et nombre d'espèces exclusives) au sein des six domaines, et détaillée à l'échelle des quatre sous-domaines pour l'Indo-Pacifique central, ainsi qu'à l'échelle des provinces.</i>	<i>239</i>

<i>Tableau 33 : Comparaison des valeurs de vraisemblance (LnL) et d'AICc des différents modèles pour l'étude des Udoteaceae aux échelles de la région et du domaine. Le modèle obtenant le meilleur score est indiqué en vert.</i>	240
<i>Tableau 34 : Résumé de l'analyse BSM et des différents évènements aux échelles de la région et du domaine (sous DIVALIKE+J). L'évènement majeur à chaque échelle est indiqué en gras. a= changement d'aire ; d= dispersion ; e= extinction ;</i>	242
<i>Tableau 35 : Ensemble des points de calibration utilisés pour la reconstruction de la phylogénie calibrée dans le temps des Rhipiliaceae. Les références sources et les détails d'informations sont indiqués, accompagnés du placement et des paramétrages attribués à chacun de ces points au cours de l'analyse.</i>	253
<i>Tableau 36 : Différentes aires géographiques considérées pour l'étude biogéographique des Rhipiliaceae en fonction des trois échelles d'analyse, région, domaine et provinces, ainsi que leur correspondance</i>	254
<i>Tableau 37 : Diversité spécifique des Rhipiliaceae (nombre d'espèces total et nombre d'espèces exclusives) au sein des dix provinces considérées dans l'analyse</i>	257
<i>Tableau 38 : Comparaison des valeurs de vraisemblance (LnL) et d'AICc des différents modèles pour l'étude des Rhipiliaceae aux échelles de la région, du domaine et de la province. Le modèle obtenant le meilleur score est indiqué en vert.</i>	258
<i>Tableau 39 : Résumé des évènements BSM dans l'analyse aux échelles de la région (DEC+J) du domaine (DIVALIKE) et de la province (DIVALIKE+J). L'évènement majeur à chaque échelle est indiqué en gras. a= changement d'aire ; d= dispersion ; e= extinction</i>	260
<i>Tableau 40 : Résultats de l'analyse du signal phylogénétique (PS) pour les traits continus par calcul de la statistique de Bloomberg (K) et de Pagel (λ). Le signal phylogénétique est estimé fort si $K > 1$ ou $\lambda \geq 1$ et faible si $0 < K < 1$. Si $0 < \lambda < 1$, le PS ne suit pas le modèle de BM.</i>	270
<i>Tableau 41 : Résultats des analyses de signal phylogénétique sur les caractères discrets. Les traits indiqués en gras présentent un fort signal phylogénétique ($D < 0$).</i>	271
<i>Tableau 42 : Résumé du signal phylogénétique, de la pertinence taxonomique et de l'état ancestral pour chacun des traits étudiés. L'absence de résultats probants pour le caractère donné est indiquée par un « X »</i>	272
<i>Tableau 43 : Résumé des caractères simplésiomorphes et synapomorphes pour les genres proposés à l'échelle des Udoteaceae</i>	289

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Liste des échantillons traités au cours de cette thèse pour la famille Udoteaceae, telle qu'initialement considérée. Pour chaque échantillon, ses informations de collecte et de conditionnement, ainsi que le détail des séquences obtenues pour chaque marqueur sont précisés. En fin de tableaux sont présentés les échantillons envoyés par nos collaborateurs et traités à l'IRD de Nouméa, ainsi que les séquences directement reçues de collaborateurs.....	341
Annexe 2 : Liste des échantillons traités au cours de cette thèse pour la famille Rhipiliaceae, telle qu'initialement considérée. Pour chaque échantillon, ses informations de collecte et de conditionnement, ainsi que le détail des séquences obtenues pour chaque marqueur est précisé.	356
Annexe 3 : Listes des séquences disponibles sur Genbank pour la famille Udoteaceae, tous genres confondus pour les marqueurs tufA , rbcl et 18S rDNA. Certaines informations telles que le n° de voucher, la localité de collecte ainsi que la publication de référence sont reportés.	367
Annexe 4 : Listes des séquences disponibles sur Genbank pour la famille Rhipiliaceae, tous genres confondus pour les marqueurs tufA , rbcl et 18S rDNA. Certaines informations telles que le n° de voucher, la localité de collecte ainsi que la publication de référence sont reportés.	370
Annexe 5 : Programmes PCR utilisés pour chaque marqueur.....	371
Annexe 6 : Variabilités des marqueurs en fonction des jeux de données.....	372
Annexe 7 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données tufA sur les Udoteaceae.....	373
Annexe 8 : Probabilités a posteriori des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur tufA pour les Udoteaceae.....	376
Annexe 9 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données rbcl sur les Udoteaceae.....	378
Annexe 10 : Probabilités a posteriori des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur rbcl pour les Udoteaceae.....	381
Annexe 10 : Article en cours de préparation pour la resurrection de l'espèce Tydemania gardineri. Les résultats présentés dans cet article sont issus du chapitre A.I.	383
Annexe 11 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données tufA sur les Rhipiliaceae.....	398
Annexe 12 : Probabilités a posteriori des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur tufA pour les Rhipiliaceae.....	400
Annexe 13 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données rbcl sur les Rhipiliaceae	402
Annexe 14 : Probabilités a posteriori des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur rbcl pour les Rhipiliaceae.....	404
Annexe 15 : Détails de distribution des espèces d'Udoteaceae et régions, domaines et sous-domaines correspondants. A l'échelle des régions : IAA = Indian-Australasian Archipelago ; OI = Océan Indien ; A = Atlantique ; PC = Pacifique central ; PE= Pacifique Est. A l'échelle des domaines : CIP = Indo-Pacifique central ; WIP =Indo-Pacifique Ouest ; TA : Atlantique tropical ; TNA= Nord Atlantique Tempéré ; EIP : Indo-Pacifique Est ; TEP : Pacifique Est tempéré. A l'échelle des sous-domaines, acronymes identiques aux domaines, avec ajout de : Mi= Micronésie ; Me= Mélanésie ; SK= Sud Kuroshio ; TC= Triangle de Corail.	406
Annexe 16 : Résultats de l'analyse BAMM: Probabilités de changements (0-4) dans le taux de diversification pour les Udoteaceae.	408
Annexe 17 : Résultats du test de significativité pour l'ajout du paramètre (+J).....	409
Annexe 18 : Résultats de l'analyse BioGGeoBEARS à l'échelle des régions pour les Udoteaceae	410
Annexe 19 : Résultats de l'analyse BioGeoBEARS à l'échelle des sous-domaines pour les Udoteaceae.....	411
Annexe 20 : Représentation de la configuration de la Terre à différentes ères géologiques : A : Trias ; B : Jurassique ; C : Crétacé inférieur ; D : Miocène. Tiré de http://scotese.com/	412
Annexe 21 : Détails de distribution des espèces de Rhipiliaceae s.s. et régions, domaines et provinces correspondants. A l'échelle des régions : IAA = Indian-Australasian Archipelago ; OI = Océan Indien ; A = Atlantique ; PC= Pacifique central. A l'échelle des domaines : CIP = Indo-Pacifique central ; WIP =Indo-Pacifique	

<i>Ouest ; TpA : Atlantique tropical : TA= Australasie Tempérée. A l'échelle des provinces, voir les références des numéros dans Spalding et al. (2017).</i>	413
Annexe 22 : Résultats de l'analyse BAMM: Probabilités de changements (0-4) dans le taux de diversification pour les Rhipiliaceae.	414
Annexe 23 : Résultats du test desingificativité pour l'ajout du paramètre (+).....	415
Annexe 24 : Résultats de l'analyse BioGeoBEARS à l'échelle des régions pour les Rhipiliaceae	416
Annexe 25 : Résultats de l'analyse BioGeoBEARS à l'échelle des domaines pour les Rhipiliaceae.....	417
Annexe 26 : Phylogénie des Udoteaceae calibrée dans le temps issue de l'analyse BEAST. Les temps de divergence estimés sont indiqués aux nœuds et les barres grises reportent les 95 % HDP (plus fortes densités de probabilités). Les astérisques noirs représentent les nœuds soutenus pour les deux méthodes ($bs > 85$; $PP > 0.95$) tandis que les grises représentent les nœuds soutenus uniquement en inférence bayésienne ($PP > 0.95$; $bs < 0.85$).	418
Annexe 27. Caractères morpho-anatomiques étudiés et états associée.....	419
Annexe 28. Résultats de l'analyse de corrélations entre les caractères discrets.....	421
Annexe 29 : Fiches résumés des résultats de corrélation, d'estimations ancestrales et de « stochastic mapping » pour l'ensemble des caractères étudiés.	434

ANNEXES

Annexe 1 : Liste des échantillons traités au cours de cette thèse pour la famille Udoteaceae, telle qu'initialement considérée. Pour chaque échantillon, ses informations de collecte et de conditionnement, ainsi que le détail des séquences obtenues pour chaque marqueur sont précisés. En fin de tableaux sont présentés les échantillons envoyés par nos collaborateurs et traités à l'IRD de Nouméa, ainsi que les séquences directement reçues de collaborateurs.

VOUCHERS	ÉCHANTILLONAGE			SÉQUENCES				
	LIEU	DATE	ÉTAT	<i>tufA</i>	<i>rbcl5'</i>	<i>rbcl3'</i>	<i>18s5'</i>	<i>18s3'</i>
GUA-024	Guadeloupe	2014	Si	1	1			
GUA-025	Guadeloupe	2014	Si	1				
GUA-034	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1		
GUA-079	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1		
GUA-080	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1		
GUA-104	Guadeloupe	2014	Si+H	1	1	1	1	1
GUA-114	Guadeloupe	2014	Si	1		1	1	1
GUA-121	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1	1	1
GUA-122	Guadeloupe	2014	Si	1			1	
GUA-146	Guadeloupe	2014	Si	1	1		1	
GUA-148	Guadeloupe	2014	Si	1		1		
GUA-155	Guadeloupe	2014	Si			1	1	1
GUA-156	Guadeloupe	2014	Si		1	1	1	1
GUA-176	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1	1	1
GUA-177	Guadeloupe	2014	Si	1				
GUA-178	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1		
GUA-179	Guadeloupe	2014	Si	1	1	1	1	1
CP15-042	Pacotilles-Martinique	2015	H+Si+E	1		1		
CP15-043	Pacotilles-Martinique	2015	H+Si+E	1			1	1
CP15-063	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	1	1	1	1	1
CP15-064	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	1				
CP15-065	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	0		1		
CP15-067	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	1		1		
CP15-072	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	1				
CP15-073	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	1	1	1		
CP15-074	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E				1	1
CP15-075	Pacotilles-Martinique	2015	Si+E	1		1	1	1
CP15-123	Pacotilles-Martinique	2015	Si	1	1	0	1	1
CP15-154	Pacotilles-Cap Salomon	2015	Si+E	1		1		
CP15-155	Pacotilles-Cap Salomon	2015	Si+E	1	1	1	1	1
CP15-156	Pacotilles-Cap Salomon	2015	Si+E	1	1	0		
CP15-207	Pacotilles- St-Vincent	2015	E	1		0		
CP15-213	Pacotilles- St-Vincent	2015	H+Si	1	1	1	1	1
CP15-214	Pacotilles- St-Vincent	2015	H+Si	1	1	1	1	1
CP15-215	Pacotilles- St-Vincent	2015	H+Si	1	1	1	1	1
CP15-216	Pacotilles- St-Vincent	2015	H+Si	1	1			
CP15-218	Pacotilles- St-Vincent	2015	H+Si	0	1	1		

CP15-226	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si	1		0	1	1
CP15-297	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-298	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1			
CP15-299	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-300	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-304	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-305	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1			
CP15-306	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1			
CP15-307	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1		1	1
CP15-319	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1	-	-
CP15-320	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-345	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-349	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-350	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-351	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-352	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-353	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1		1		
CP15-405	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1				
CP15-406	Pacotilles-Grenadine	2015	Si+E	1	1		1	1
CP15-411	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-414	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1		1		
CP15-421	Pacotilles-Grenadine	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-519	Pacotilles-Ste Lucie	2015	H+Si+E	1	1	1	1	
CP15-540	Pacotilles-Ste Lucie	2015	H+Si+E	1	1	1	1	
CP15-596	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	0			1	1
CP15-597	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1	1	0		
CP15-605	Pacotilles-Antigua	2015	H+E	1				
CP15-609	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1		1	1	1
CP15-621	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-623	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	-				
CP15-625	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1				
CP15-626	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E		1			
CP15-627	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1	1			
CP15-629	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1				
CP15-670	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1				
CP15-671	Pacotilles-Antigua	2015	H+Si+E	1			1	1
CP15-697	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1		1		
CP15-700	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-703	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1				
CP15-704	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1	1			
CP15-705	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1			-	-
CP15-707	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1			-	-
CP15-708	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1		1		
CP15-709	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1				1
CP15-721	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1		0	-	-
CP15-749	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1			-	-
CP15-779	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1			-	-
CP15-780	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-781	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E		1	1		
CP15-782	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1		0	1	1

CP15-783	Pacotilles-St Martin	2015	H+Si+E	1	-			
CP15-804	Pacotilles-Rocher alizée	2015	H+Si+E	1	1	1		
CP15-807	Pacotilles-Saba	2015	H+Si+E	1		1	1	
CP15-808	Pacotilles-Saba	2015	H+Si+E	1				
CP15-809	Pacotilles-Saba	2015	H+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-826	Pacotilles-Saba	2015	H+Si+E	1	0	-	-	
CP15-839	Pacotilles-Guadeloupe	2015	H+Si+E+	1	0			
			F					
CP15-842	Pacotilles-Guadeloupe	2015	H+Si	1	0	1	1	
CP15-906	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-942	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-943	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-944	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-946	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	E	1	1			
CP15-1002	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	F+E?	1	1	1	1	
CP15-1023	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	E+F	1	1			
CP15-1086	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1	1	1	
			E					
CP15-1093	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	E	-				
CP15-1105	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1+-	1			
			E					
CP15-1120	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-1121	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	E	1	1			
CP15-1122	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	E	1	1	1	1	1
CP15-1123	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-1129	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+E+F	1	-			
CP15-1164	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+	1	1			
			E					
CP15-1394	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+E	1	1			
CP15-1397	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+E	-				
CP15-1427	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+Si+E	1				
CP15-1433	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si	1	1	1	1	
CP15-1434	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si	1	1	1		

CP15-1449	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+ E	1	1			
CP15-1450	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+Si	1	1	1	1	1
CP15-1451	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+Si	0	2			
CP15-1464	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	E	-				
CP15-1469	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	F+Si+E	1	0			
CP15-1476	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si+ E	1	1	1		
CP15-1479	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+F+Si	1	1			
CP15-1480	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2015	H+Si+F	1	1		1	1
CP15-1599	Chesterfield	2015	E	-		0		
CP15-1605	Chesterfield	2015	E	1	1			
CP15-1609	Chesterfield	2015	E	1	1		1	1
CP15-1610	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1		1	1
CP15-1611	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1612	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1613	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1614	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1638	Chesterfield	2015	E	-				
CP15-1676	Chesterfield	2015	E	-	1		1	1
CP15-1726	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1740	Chesterfield	2015	E	-	1		1	1
CP15-1748	Chesterfield	2015	E+ Si	1				
CP15-1794	Chesterfield	2015	Si	1	1			
CP15-1797	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1798	Chesterfield	2015	Si	1	-			
CP15-1799	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1800	Chesterfield	2015	E+ Si		1			
CP15-1802	Chesterfield	2015	E +Si	1	1			
CP15-1803	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1804	Chesterfield	2015	E+ Si	1				
CP15-1862	Chesterfield	2015	E	1	1	1		
CP15-1863	Chesterfield	2015	E	1	1	1		
CP15-1865	Chesterfield	2015	E	1	1			
CP15-1866	Chesterfield	2015	E + Si	1				
CP15-1867	Chesterfield	2015	E	1	1			
CP15-1870	Chesterfield	2015	Si	1	1	0		
CP15-1871	Chesterfield	2015	Si	1	1		1	1
CP15-1872	Chesterfield	2015	Si		1			
CP15-1924	Chesterfield	2015	E	-				
CP15-1937	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1945	Chesterfield	2015	E+ Si	2	1	-	1	1
CP15-1985	Chesterfield	2015	Si	1	1			
CP15-2040	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			

CP15-2041	Chesterfield	2015	E+ Si	-				
CP15-2042	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1			
CP15-2062	Chesterfield	2015	E+ Si	1	1		1	1
CP15-2127	Chesterfield	2015	E+ Si	0	1			
CP15-2136	Chesterfield	2015	E	1	1			
KVG14-CP06	Kavieng	2014	E	1	1			
KVG14-CP13	Kavieng	2014	H+Si	1	1			
KVG14-CP59	Kavieng	2014	E	1				
KVG14-CP94	Kavieng	2014	F+E	1	1			
KVG14-CP105	Kavieng	2014	H+Si	1				
KVG14-CP124	Kavieng	2014	H+E	1	1	0	1	
KVG14-CP158	Kavieng	2014	F+Si		-			
KVG14-CP159	Kavieng	2014	Si	1	1			
KVG14-CP162	Kavieng	2014	H+E	1+-	-			
KVG14-CP173	Kavieng	2014	H+Si	1	1		1	1
KVG14-CP202	Kavieng	2014	Si+E	1	1			
KVG14-CP211	Kavieng	2014	H+Si+E	1	1			
KVG14-CP212	Kavieng	2014	H+Si+E	1	1		1	1
KVG14-CP303	Kavieng	2014	H+Si	1	1			
KVG14-CP349	Kavieng	2014	E	1				
KVG14-CP398 =HV4492	Kavieng	2014	H+Si	1	-		1	1
KVG14-CP399	Kavieng	2014	E	1	1		1	1
KVG14-CP417	Kavieng	2014	H+E	1	1			
KVG14-CP495	Kavieng	2014	H+E	1	1			
KVG14-CP534	Kavieng	2014	H+E	1	-		1	1
KVG14-CP547	Kavieng	2014	H+E	1	1		1	1
KVG14-CP635	Kavieng	2014	H+E	1	1			
KVG14-CP724	Kavieng	2014	H	1	1	0	1	-
KVG14-CP772	Kavieng	2014	H+E	1	1			
KVG14-CP792	Kavieng	2014	E	1				
KVG14-CP896	Kavieng	2014	H+Si	1	1			
KVG14-CP923	Kavieng	2014	H+Si+E	-	1		1	1
IDP13-CP59	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	H+E	1				1
IDP13-CP63	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	H+E	1				
IDP13-CP70	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	E	-	-			
IDP13-CP160	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	H+E	1	1			
IDP13-CP162	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	H+E	1	-		1	1
IDP13-CP163	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	H+E	1	-			
IDP13-CP191	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	E	1				
IDP13-CP336	Ile des Pins, Nouvelle-Calédonie	2013	H+E	-	1	0		
NC16_Pst03	Nouvelle-Calédonie		E+Si	1	1			

PF-230	Polynésie Française		F+E	1	1		1	1
PF-282	Polynésie Française		F+E	1	1			
CP09_950	Maldives		E	-	1			
CLIP-009	Clipperton		F+E	1	1			
CLIP-011	Clipperton		F+E	1	1	1		
CLIP-028	Clipperton		F+E	1	1	0	1	1
CLIP-029	Clipperton		F+E	1	1	0		
CLIP-055	Clipperton		F+E	1	1	1	1	
CLIP-079	Clipperton		F+E	1	1	1		
CLIP-087	Clipperton		F+E		1	1		
BNK_1	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	
BNK_3	Bunaken	2016	E	1	1		1	1
BNK_3 B	Bunaken	2016	E	1	1		1	1
BNK_10	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_11	Bunaken	2016	E	-	1		1	
BNK_12	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_27	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_28	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	
BNK_29	Bunaken	2016	E			1		
BNK_30	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	
BNK_34	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	1
BNK_35	Bunaken	2016	E	1	1			
BNK_36	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	1
BNK_37	Bunaken	2016	E	-	1	1		
PHV_421	Madang, PNG		E	1				
PHV_251	Madang, PNG		E	1				
PHV_498	Madang, PNG		E	1				
MAY_09	Mayotte	2016	E	0		1		
MAY_11	Mayotte	2016	E	1				
MAY_12	Mayotte	2016	E	1				
MAY_13	Mayotte	2016	E	1				
MAY_14	Mayotte	2016	E	1				
MAY_16	Mayotte	2016	E	1				
MAY_17	Mayotte	2016	E	1				
MAY_18	Mayotte	2016	E	1				
MAY_19	Mayotte	2016	E	1				
MAY_20	Mayotte	2016	E	1				
MAY_21	Mayotte	2016	E	1	1	1	1	1
MAY_26	Mayotte	2016	E	1	1		1	1
MAY_28	Mayotte	2016	E	1				
MAY_29	Mayotte	2016	E	1	1	1	1	1
MAY_31	Mayotte	2016	E	1	1		1	1
MAY_39	Mayotte	2016	E	1	1	-		
MAY_40	Mayotte	2016	E	1		1	1	
MAY_42	Mayotte	2016	E	1	1			
MAY_30	Mayotte	2016	E	1	1	1		
MAY_48	Mayotte	2016	E	1	1	1	1	1
MAY_001	Mayotte	2016	E	1	1	1		
MAY_002	Mayotte	2016	E	1	1		1	1
MAY_15	Mayotte	2016	E	1	1		1	1

MD_053	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1	1	1
MD_054	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_055	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_056	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_057	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_062	Madagascar	2016	Si+H	-	1		
MD_063	Madagascar	2016	Si	-	1		
MD_123	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1
MD_124	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_125	Madagascar	2016	Si	1	1		
MD_219	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_222	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_225	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_247	Madagascar	2016	E + Si+H	1			
MD_257	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1		
MD_259	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1		
MD_285	Madagascar	2016	F + Si	1			
MD_286	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_287	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_288	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_289	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_291	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_366	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_368	Madagascar	2016	Si+H	1	2	1	1
MD-413	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1
MD-414	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD-415	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_416	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_417	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_418	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_420	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_421	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_422	Madagascar	2016	H	1	1	1	1
MD_461	Madagascar	2016	Si	1			
MD_462	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_463	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_464	Madagascar	2016	Si+H	-			
MD_465	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_466	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1
MD_467	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_490	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1
MD_494	Madagascar	2016	Si	1			
MD_495	Madagascar	2016	Si+H	0	0		
MD_496	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_497	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1
MD_511	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_512	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_513	Madagascar	2016	Si+H	1			
MD_514	Madagascar	2016	Si+H	1	1		
MD_516	Madagascar	2016	Si+H	1			

MD_517	Madagascar	2016	Si+H	1	1			
MD_545	Madagascar	2016	E	1				
MD_546	Madagascar	2016	E	1	1	1	1	1
MD_548	Madagascar	2016	E	1	1	1		
MD_549	Madagascar	2016	E	1	1			
MD_550	Madagascar	2016	E	1	1			
MD_551	Madagascar	2016	Si	1	1			
MD_592	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1	1
MD_593	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1		
MD_594	Madagascar	2016	Si+H	1	-		1	
MD_595	Madagascar	2016	Si+H	1	1			
MD_620	Madagascar	2016	E + Si+H	1				
MD_621	Madagascar	2016	E + Si+H	1				
MD_622	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1			
MD_623	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1			
MD_624	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1		1	1
MD_641	Madagascar	2016	Si+H	-	1		1	1
MD_642	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1	1
MD_697	Madagascar	2016	Si+H	1	1		1	1
MD_703	Madagascar	2016	E	1	2	1		
MD_718	Madagascar	2016	Si+H	1				
MD_719	Madagascar	2016	H	1				
MD_720	Madagascar	2016	H+Si	1	1			
MD_721	Madagascar	2016	Si+H	1				
MD_722	Madagascar	2016	Si	1			1	1
MD_723	Madagascar	2016	Si+H	1				
MD_NI1	Madagascar	2016	E	1	1			
MD_NI2	Madagascar	2016	E	1				
MD_NI4	Madagascar	2016	E	1	1			
NC17_CP3082	Nouvelle-Calédonie-Tenia	2017	E + F+ H	1	1			
NC17_CP3085	Nouvelle-Calédonie-Tenia	2017	E +F + H	1	1		1	1
NC17_CP3086	Nouvelle-Calédonie-Tenia	2017	E +F	1				
NC17_CP3416	Nouvelle-Calédonie_Pouebo	2017	E+F+H	1	1		1	1
NC17_CP3417	Nouvelle-Calédonie_Pouebo	2017	E+F+H+ P	1	1		1	1
NC17_CP3418	Nouvelle-Calédonie_Pouebo	2017	E+P	1	1			
NC17_CP3431	Nouvelle-Calédonie_Seine	2017	E+F+H+ P		1			
NC17_CP3442	Nouvelle-Calédonie_Seine	2017	E+F+P		-			
NC17_CP3444	Nouvelle-Calédonie_Seine	2017	E+F	1	1			
NC17_CP3463	NCPoindimié_Plateau de Tié	2017	E+P	1	1		1	
NC17_CP3463_b is	Nouvelle-Calédonie_Poindimié_Plateau de Tié		E	1				
NC17_CP3465	Nouvelle-Calédonie_Poindimié_Plateau de Tié	2017	E+F+Si+ H	1				

NC17_CP3466	Nouvelle-Calédonie_Poindimié_Plate au de Tié	2017	E+F+Si+ H	1	1		1	1
NC17_CP3491	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E+F+H+ P	1	1	1	1	1
NC17_CP3499	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017		1	1			
NC17_CP3508	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E+F+P	1			1	1
NC17_CP3519	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E+F+H	1	1		1	1
NC17_CP3522	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E+F+P	1	1			
NC17_CP3523	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E+F	1				
NC17_CP3524	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E	1				
NC17_CP3526	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E+F	-				
NC17_CP3529	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E	1	1			
NC17_CP3530	Nouvelle-Calédonie_Cote Oubliée	2017	E+F+H	1				
NC17_CP3532	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1	1			
NC17_CP3536	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1	1			
NC17_CP3537	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		-				
NC17_CP3542	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1			1	1
NC17_CP3543	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1				
NC17_CP3544	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1				
NC17_CP3545	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017	E	1	1			
NC17_CP3546	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1				
NC17_CP3549	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1				
NC17_CP3550	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1				
NC17_CP3551	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1	1			
NC17_CP3553	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		-	1			
NC17_CP3556	Nouvelle-Calédonie_Chenal Ilot Maitre_ST0136	2017		1	1			
NC17_CP3557	NC_Chenal Ilot Maitre	2017		1	1			
NC17_CP3559	NC_Chenal Ilot Maitre	2017		1				

NC17_CP3562	Nouvelle-Calédonie_Récif Mbéré_ST1618	2017	E	1	1	1	1
NC17_CP3568	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1			
NC17_CP3569	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1		
NC17_CP3570	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+H	1	1		
NC17_CP3571	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+H	1	1		
NC17_CP3572	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1		
NC17_CP3574	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1		
NC17_CP3575	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1	1	1
NC17_CP3576	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1		
NC17_CP3577	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1			
NC17_CP3578	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1			
NC17_CP3579	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1			
NC17_CP3581	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1		
NC17_CP3582	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H	1	1		
NC17_CP3584	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+F+H		1		
NC17_CP3585	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+H	1	1	1	1
NC17_CP3594	Nouvelle-Calédonie_ST1619	2017	E+H	1	1		
NC17-CP3598	Nouvelle-Calédonie_Canal Woodin	2017		1	1	1	1
NC17-CP3600	Nouvelle-Calédonie_Canal Woodin	2017		1	1		
NC17-CP3601	Nouvelle-Calédonie_Canal Woodin	2017		1	1		
SUP17_CP3124	SUPRISES_Guano	2017	E +F+ P	1	1	1	1
SUP17_CP3129	SUPRISES_Guano	2017	E +F	1	1		
SUP17_CP3130	SUPRISES_Guano	2017	E +F	1	1		
SUP17_CP3131	SUPRISES_Guano	2017	Si + F	1	1		
SUP17_CP3133	SUPRISES_Guano	2017	E+ F+ Si + H	1	1		
SUP17_CP3134	SUPRISES_Guano	2017	E +F+H	1	1		
SUP17_CP3136	SUPRISES_Guano	2017	E+ F+ Si + H	1	1	1	1
SUP17_CP3140	SUPRISES_Guano	2017	E +F+H	1	2	1	1
SUP17_CP3145	SUPRISES_Guano	2017	E +F+H	1	1		
SUP17_CP3146	SUPRISES_Controle	2017	E +F+H	1	1		
SUP17_CP3148	SUPRISES_Controle	2017	Si +E + H	2	1		
SUP17_CP3149	SUPRISES_Controle	2017	Si +E + H	2	1		
SUP17_CP3159	SUPRISES_Controle	2017	E +F+H	1	1	1	1
SUP17_CP3182	SUPRISES_exterieur	2017	E +F+H	1	1		
SUP17_CP3186	SUPRISES_exterieur	2017	E+Si+H	1	1		
SUP17_CP3197	SUPRISES_exterieur	2017	E +F+H	1	1		
SUP17_CP3201	SUPRISES_exterieur	2017	E+F	1	1		
SUP17_CP3214	SUPRISES	2017	E	1	1		
SUP17_CP3216	SUPRISES	2017	E	1	1		
SUP17_CP3252	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+H+ P	1			
SUP17_CP3298	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H	1	1	1	1
SUP17_CP3299	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H	1			
SUP17_CP3304	SUPRISES_Merite	2017	E+F+P	1			

SUP17_CP3329	SURPRISES_Merite	2017	E+F+H+ P	1				
SUP17_CP3357	SURPRISES_Huon	2017	E+F+P	1			1	1
SUP17_CP3370	SURPRISES_Huon	2017	E+F+H	1	1	1	1	1
SUP17_CP3391	SURPRISES_Huon	2017	E		1	1	1	1
SUP17_CP3396	SURPRISES_Huon	2017	E+F	1	1	1	1	1
SUP17_CP3406	SURPRISES_Huon	2017	E+F+P	1				
SUP17_CP3623	Ilot Huon	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3624	Ilot Huon	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3625	Ilot Huon	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3627	Contrôle Huon	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3632	Ilot Fabre	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3635	Ilot Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3636	Ilot Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3637	Ilot Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3647	Surprises	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3649	Surprises	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3693	Surprises	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3694	Atoll Portail_1_Corne Nord	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3701	Atoll Portail_Pinade de Laya	2017	H+E+F	1				
NC17_CP3622	Nouvelle-Calédonie		H+E+F	1				
NC17_CP3623	Nouvelle-Calédonie		H+E+F	1				
NC17_PEN	Nouvelle-Calédonie			1				
BNEC.0744	Nouvelle-Calédonie			1				
CH08-25	Chesterfield	2008	H	0	1	0		
CP08-604	Polynésie-Française	2008	E	1	1			
GAM13-CP331	Gambier	2013	E	0	0	1		
GAM13-CP390	Gambier	2013	E	1	1	-		
GAM13-CP481	Gambier	2013	E	1				
FJ07-12	Fidji	2007	H	1	1	-		
FJ07-69	Fidji	2007	H	1	0	1		
FJ07-441	Fidji			1			-	-
FJ07-801	Fidji			1			-	1
PF_416	Polynésie Française	2017	E	1				
PF_454	Polynésie Française	2017	E	1				
GLO-134	Glorieuses	2012	E	1		1		
GLO-170	Glorieuses	2012	E	1	1	1		
NC04-15	Nouvelle-Calédonie	2004	H	0		-		
NC04-533	Nouvelle-Calédonie	2004	H	1	0	1		
NC04-641	Nouvelle-Calédonie	2004	H	1	0	0		
NC05-024	Nouvelle-Calédonie	2005	H	1	1	1		
NC05-977	Nouvelle-Calédonie	2005	H	1	1	1		
NC05-978	Nouvelle-Calédonie	2005	H	1	0	1		
NC12-135	Nouvelle-Calédonie	2012	S	1	0	-		
NC12-136	Nouvelle-Calédonie	2012	S	1	0	0		
NC12-152	Nouvelle-Calédonie	2012	S	1	1	0		
NC12-287	Nouvelle-Calédonie	2012	S	1	-	1		
NC12-297	Nouvelle-Calédonie	2012	S	1	1	1		
NC12-298	Nouvelle-Calédonie	2012	S	1	1	0		
NC13-114	Nouvelle-Calédonie	2013	E		1	0		

PAP168	Madang, PNG	2012	E	1	1	0
PAP198	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PAP243	Madang, PNG	2012	E	1	1	0
PAP244	Madang, PNG	2012	E	1	1	0
PAP870	Madang, PNG	2012	E	1	0	1
PAP905	Madang, PNG	2012	E	1		
PAP907	Madang, PNG	2012	E	1	0	0
PAP908	Madang, PNG	2012	E	1	1	0
PAP909	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV006	Madang, PNG	2012	E	1	1	
PHV008	Madang, PNG	2012	S	1	1	1
PHV017	Madang, PNG	2012	E	1	0	0
PHV023	Madang, PNG	2012	E	-	0	
PHV026= PAP026	Madang, PNG	2012	S	1	1	1
PHV143	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV144	Madang, PNG	2012	E	1	1	
PHV145	Madang, PNG	2012	E	1	0	0
PHV146	Madang, PNG	2012	E	1	1	0
PHV147	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV155	Madang, PNG	2012	E	1	0	
PHV162	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV251	Madang, PNG	2012	S	1	1	0
PHV266	Madang, PNG	2012	S	1	0	0
PHV267	Madang, PNG	2012	S	1	1	0
PHV414	Madang, PNG	2012	E	1	1	
PHV421	Madang, PNG	2012	S	1	1	
PHV493	Madang, PNG	2012	E	1	1	0
PHV644	Madang, PNG	2012	E	1	0	0
PHV665	Madang, PNG	2012	E	-	-	0
PHV737	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV761	Madang, PNG	2012	E	1	1	
PHV811	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV839	Madang, PNG	2012	E	1	1	1
PHV869	Madang, PNG	2012	E	1		
PHV893	Madang, PNG	2012	E	1		
PHV913	Madang, PNG	2012	E	1	1	
PHV920	Madang, PNG	2012	E		1	-
S822-36	Salomon	2004	H	1	-	0
S842-429	Salomon	2004	H	0	0	-
S842-558	Salomon	2004	H	1	0	0
VU023	Vanuatu	2006	H	0	0	1
GLO-202	Glorieuses		E	1		
GLO-193	Glorieuses		E	1		
GLO-208	Glorieuses		E	1		
GLO-103	Glorieuses		S	1		
CP09-996	Maldives	2009	H	1		
CP09-911	Maldives	2009	H	1	-	
LYDIO-119	Mayotte		S	1		
LYDIO-221	Mayotte		S	1		1

LYDIO-351	Mayotte		E	1			
LYDIO-156	Mayotte		E	1			
LYDIO-280	Mayotte		E	1			
CP08-152	Chesterfield	2008	E	1			
CP08-149	Chesterfield	2008	E	1	1		
TRA13	Tonga	2013	E	1	1		
LOY14-19-2	Iles Loyauté, NC	2014	E	1			
LOY14-20	Iles Loyauté, NC	2014	E	-			
LOY14-21	Iles Loyauté, NC	2014	S	1			
JN-097	Juan de Nova		E	1			
JN-019	Juan de Nova	2013	E	1	0		
JN-042	Juan de Nova	2013	E	1			
JN-052	Juan de Nova	2013	S	1	0		
JN-226	Juan de Nova	2013	S	1			
JN-151	Juan de Nova	2013	S	0	-	0	
JN-018	Juan de Nova	2013	S	1	1	1	
SUP008	Surprises		E, H	1			
SUP036	Surprises		E, H	1			
SUP136	Surprises		E, H	1	-		
SUP064	Surprises		E, H	1			
SUP032	Surprises		E, H	1			
SUP056	Surprises		E	-	1	0	
Echantillons envoyés par des collaborateurs							
MNHN							
MAD0029	Madagascar	2010	Si	1	1	1	1
MAD0178	Madagascar	2010	Si	1	1		
MAD0203	Madagascar	2010	Si	1		1	1
MAD0254	Madagascar	2010	Si	1			
MAD0424	Madagascar	2010	Si	1	1		
MAD0451	Madagascar	2010	Si	-	1	1	1
MAD0478	Madagascar	2010	Si	1			
MAD0572	Madagascar	2010	Si	0		1	1
MAD0576	Madagascar	2010	Si	1	1	1	1
MAD0683	Madagascar	2010	Si	1	0	1	1
MAD0684	Madagascar	2010	Si	0	0	1	1
MAD0890	Madagascar	2010	Si	1	0	0	
MAD0893	Madagascar	2010	Si	0	1		
MAD0894	Madagascar	2010	Si	0	1		
MAD0983	Madagascar	2010	Si		1		
MAD0997	Madagascar	2010	Si	-	1	1	1
MAD1097	Madagascar	2010	Si	0			
MAD1156	Madagascar	2010	Si	1	1	1	1
MAD1158	Madagascar	2010	Si	0			
MAD1208	Madagascar	2010	Si	0			
MAD1227	Madagascar	2010	Si	0	1	0	1
MAD1228	Madagascar	2010	Si	1	1	0	1
MAD1637	Madagascar	2010	Si	1		1	1
MAD1824	Madagascar	2010	Si	0	1	1	1
MAD1842	Madagascar	2010	Si		1	1	1
MAD1868	Madagascar	2010	Si	1	1	1	1

MAD1871	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD1895	Madagascar	2010	Si	0	1		1	1
MAD1904	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD1919	Madagascar	2010	Si	1	1	0	1	1
MAD1996	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD1997	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD2054	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD2121	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD2137	Madagascar	2010	Si	1	1		1	1
MAD2148	Madagascar	2010	Si	1			1	1
MAD2345	Madagascar	2010	Si	0			1	1
Mission EPICURE								
EPI_1	Banc du Geyser	2016	E	1	1	1	1	1
Séquences envoyées par des collaborateurs								
Université de Melbourne								
LL_0051	Caraïbes			1				
LL_0057	Caraïbes			1				
LL_0058	Caraïbes			1				
LL_0059	Caraïbes			1				
LL_0063	Caraïbes			1				
LL_0065	Caraïbes			1				
MX_0015	Caraïbes			1				
MX_0101	Caraïbes			1				
MX_0054	Caraïbes			1				
MX_0098	Caraïbes			1				
H_0443	Caraïbes			1				
H_0596	Caraïbes			1				
HV00415	Caraïbes			1				
HV00341	Caraïbes			1				
H_0416	Caraïbes			1				
H_0467	Caraïbes			1				
HV02667	Caraïbes			1				
H_0384	Caraïbes			1				
H_0321	Caraïbes			1				
H_0340	Caraïbes			1	1			
HV00356	Caraïbes			1				
HV00526	Caraïbes			1				
H_0338	Caraïbes			1				
H_0414	Caraïbes			1				
H_0587	Caraïbes			1				
H_1025	Caraïbes				1			
G_442	Caraïbes				1			
H_0349	Caraïbes				1			
H_0343	Caraïbes			1	1			
HV02674	Caraïbes			1	1			
H_0599	Caraïbes			1				
H_0468	Caraïbes			1				
H_1370	Caraïbes			1				
H_0357	Caraïbes			1				
H_0465	Caraïbes			1				

HV00336	Caraïbes	1
MNHN		
FRA1570	Martinique	1
FRA1420	Martinique	1
FRA1505	Martinique	1
FRA2482	Martinique	1
FRA1905	Martinique	1
FRA1011	Martinique	1
FRA1037	Martinique	1
FRA1067	Martinique	1
FRA1068	Martinique	1
FRA1069	Martinique	1
FRA1070	Martinique	1
FRA1124	Martinique	1
FRA1125	Martinique	1
FRA1126	Martinique	1
FRA1127	Martinique	1
FRA1132	Martinique	1
FRA1133	Martinique	1
FRA1196	Martinique	1
FRA1254	Martinique	1
FRA1379	Martinique	1
FRA1471	Martinique	1
FRA1472	Martinique	1
FRA1506	Martinique	1
FRA1510	Martinique	1
FRA1526	Martinique	1
FRA1582	Martinique	1
FRA1906	Martinique	1
FRA2026	Martinique	1
FRA2200	Martinique	1
FRA2203	Martinique	1
FRA2278	Martinique	1
FRA2357	Martinique	1
FRA2444	Martinique	1
FRA2448	Martinique	1
FRA2634	Martinique	1
FRA1018	Martinique	1
FRA1039	Martinique	1
FRA1078	Martinique	1
FRA1329	Martinique	1
FRA2446	Martinique	1
FRA2620	Martinique	1
FRA2626	Martinique	1

Annexe 2 : Liste des échantillons traités au cours de cette thèse pour la famille Rhipiliaceae, telle qu'initialement considérée. Pour chaque échantillon, ses informations de collecte et de conditionnement, ainsi que le détail des séquences obtenues pour chaque marqueur est précisé.

VOUCHERS	ECHANTILLONAGE		ETAT	SEQUENCES				
	Lieu	Date		<i>tufA</i>	<i>rbcl5'</i>	<i>rbcl3'</i>	<i>18s5'</i>	<i>18s3'</i>
CP15-900	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-901	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-960	NC	2015	H+E	1	1	1		
CP15-973	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1003	NC	2015	E	1	1	1	1	1
CP15-1003_bis	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1020	NC	2015	H+E	1	1	1	1	1
CP15-1029	NC	2015	H+F+Si+E	1	1			
CP15-1055	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1056	NC	2015	E	1	1	1	1	1
CP15-1085	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1090	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1097	NC	2015	E	1		0		
CP15-1100	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1101	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-1102	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1103	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1104	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-1109	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1110	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1111	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-1112	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1113	NC	2015	H+E+F	1	1	1		
CP15-1114		2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1115	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1116	NC	2015	H+E+F	1	1	1		
CP15-1117	NC	2015	H+E+F	1	1	1	1	1
CP15-1118	NC	2015	H+E+F	1	1	1		
CP15-1119	NC	2015	H+F+Si+E	1	1			
CP15-1121	NC	2015	E	1	1			
CP15-1122	NC	2015	E	1	1	1	1	1
CP15-1123	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1162	NC	2015	H+E+F	1				
CP15-1163	NC	2015	H+E+F		1	0		
CP15-1207	NC	2015	H+E	1	1	1		
CP15-1208	NC	2015	H+E	1		1		
CP15-1211	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1261	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1		
CP15-1262	NC	2015	H+F+Si+E	1	1	1	1	1
CP15-1308	NC	2015	H+F+Si+E	1				
CP15-1309	NC	2015	H+E	1	1	1	1	1
CP15-1310	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1395	NC	2015	H+E	1	1			
CP15-1396	NC	2015	H+E		1			

CP15-1405	NC	2015	H+E	1	1	1		
CP15-1425	NC	2015	E	1	1	1	1	
CP15-1441	NC	2015	H+F+Si+E	-	1	0		
CP15-1442	NC	2015	H+E	-	1	-		
CP15-1462	NC	2015	H+E	1	-	0		
CP15-1484	NC	2015	H+E	1	1			
CP15-1511	NC	2015	E+F	-				
CP15-1512	NC	2015	E+F	1	1	1	1	1
CP15-1512_bis	NC	2015	E	1				
CP15-1521	NC	2015	E+ Si	1				
CP15-1522	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1529	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1537	NC	2015	E	1		0		
CP15-1540	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1541	NC	2015	E+ Si		1	1	1	1
CP15-1542	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1543	NC	2015	E+ Si	1				
CP15-1544	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1547	NC	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1554	NC	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1561	NC	2015	E	1	1	1	1	
CP15-1562	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1563	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1564	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1565	NC	2015	E	1	1			
CP15-1566	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1567	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1568	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1569	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1576	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1589	NC	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1590	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1595	NC	2015	E+ Si	1	-			
CP15-1596	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1597	NC	2015	E	1	0		-	-
CP15-1598	NC	2015	E	1	1		1	1
CP15-1598_bis	NC	2015	E	1		1		
CP15-1599	NC	2015	E	-		0		
CP15-1601	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1605	NC	2015	E	1	1			
CP15-1606	NC	2015	E		1	1		
CP15-1607	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1620	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1621	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1622	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1623	NC	2015	E+ Si	-	1			
CP15-1628	NC	2015	E+ Si	0	1	1		
CP15-1629	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1630	NC	2015	E+ Si	-	1	1		
CP15-1632	NC	2015	E+ Si	1				

CP15-1639	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1640	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1641	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1642	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1643	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1644	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1653	NC	2015	E+ Si			2		
CP15-1654	NC	2015	E+ Si	-	1	1		
CP15-1656	NC	2015	E+H	1			1	1
CP15-1668	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1669	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1673	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1677	NC	2015	E		1		1	-
CP15-1700	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1701	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1702	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1703	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1704	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1705	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1706	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1707	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1708	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1709	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1710	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1711	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1712	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1713	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1714	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1715	NC	2015	E	1	-			
CP15_1716	NC	2015	E+ Si	1	1		1	1
CP15-1741	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1742	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1743	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1744	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1745	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1746	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1747	NC	2015	E+ Si		1	1		
CP15-1758	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1759	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1760	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1761	NC	2015	Si	1	1			
CP15-1762	NC	2015	Si	1				
CP15-1763	NC	2015	Si	1		1		
CP15-1764	NC	2015	E			1		
CP15-1774	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1776	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1786	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1790	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1814	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1815	NC	2015	E+ Si	1	1	1		

CP15-1816	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1819	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1821	NC	2015	E+ Si	2	1	1	1	1
CP15-1822	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1824	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1825	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1826	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1830	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1846	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1847	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1848	NC	2015	Si	2				
CP15-1849	NC	2015	E+Si	1				
CP15-1879	NC	2015	E+ Si				-	
CP15-1898	NC	2015	E	1				
CP15-1913	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1914	NC	2015	E+ Si	1				
CP15-1915	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1916	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1920	NC	2015	E	1	1	1	1	1
CP15-1935	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1936	NC	2015	E+ Si	1	1		1	1
CP15-1939	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1941	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1949	NC	2015	E+ Si	1			-	
CP15-1950	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1951	NC	2015	E+ Si	1		1		
CP15-1962	NC	2015	E+ Si	1	1			
CP15-1963	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1964	NC	2015	Si	1	1	1		
CP15-1965	NC	2015	E	1	1	1		
CP15-1982	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1985	NC	2015	Si	1	1			
CP15-1987	NC	2015	E+ Si	1				
CP15-1988	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-1989	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-1991	NC	2015	E+ Si	1				
CP15-1992	NC	2015	E+ Si	1		0		
CP15-1994	NC	2015	E	1		1		
CP15-1995	NC	2015	E	1	0	1		
CP15-1996	NC	2015	E	1	1			
CP15-1997	NC	2015	E+ Si	1	1	1		
CP15-2013	NC	2015	E + Si	1		1		
CP15-2014	NC	2015	E + Si	1		2		
CP15-2019	NC	2015	E +Si	1	0	1		
CP15-2020	NC	2015	E + Si	1		1		
CP15-2021	NC	2015	E +Si	1		0		
CP15-2027	NC	2015	E+ Si	1			1	1
CP15-2028	NC	2015	E+ Si	1	1	1	1	1
CP15-2044	NC	2015	E+ Si	1	1			
CP15-2057	NC	2015	E+ Si	1		1		

CP15-2058	NC	2015	E+ Si	1		1			
CP15-2059	NC	2015	E+ Si	1		1			
CP15-2060	NC	2015	E+ Si	1		1			
CP15-2063	NC	2015	E+ Si	1	1	0			
CP15-2064	NC	2015	Si	1	1	1			
CP15-2065	NC	2015	E+ Si	1	1	1			
CP15-2066	NC	2015	E+ Si	1		1			
CP15-2067	NC	2015	E+ Si	1	1	1			
CP15-2068	NC	2015	E+ Si	1	1	1			
CP15-2069	NC	2015	Si	1	1	1	1	1	
CP15-2076	NC	2015	E+ Si	1		1			
CP15-2078	NC	2015	Si	1	1	1	1	1	
CP15-2098	NC	2015	E	1		1			
CP15-2100	NC	2015	Si	1		1			
CP15-2101	NC	2015	Si	1	1	1			
CP15-2102	NC	2015	E	1			1	1	
CP15-2105	NC	2015	E	1	1	1	1	1	
CP15-2106	NC	2015	E	1	-	1	1	-	
CP15-2118	NC	2015	E + Si	1		1			
CP15-2119	NC	2015	E + Si	2		0			
CP15-2120	NC	2015	E + Si	1	1	1			
CP15-2121	NC	2015	E +Si	1	1	1			
CP15-2128	NC	2015	E	1			1	1	
CP15-2132	NC	2015	E + Si	1		1	1		
KVG14-CP116	Kavieng	2014	H+E	-	1				
KVG14-CP163	Kavieng	2014	H+E	1	1	1			
KVG14-CP164	Kavieng	2014	H+E	1	1	1			
KVG14-CP165	Kavieng	2014	H+E	1	1	1	1	1	
KVG14-CP166	Kavieng	2014	H+E	1	1				
KVG14-CP188	Kavieng	2014	E	1		1	1		
KVG14-CP191	Kavieng	2014	F+H+E	1		1			
KVG14-CP237	Kavieng	2014	E	1	1	1	1	1	
KVG14-CP457	Kavieng	2014	E	1	1	1	1	1	
KVG14-CP511	Kavieng	2014	E	1	1	1			
KVG14-CP511 b	Kavieng	2014	E						
KVG14-CP512	Kavieng	2014	H + E	1	1	1	1	1	
KVG14-CP548	Kavieng	2014	H+E	1			1	1	
KVG14-CP555	Kavieng	2014	E	1	1	1	1	1	
KVG14-CP613	Kavieng	2014	H+Si+E	2			1	1	
KVG14-CP627	Kavieng	2014	H + E	1	1				
KVG14-CP973	Kavieng	2014	H+Si+E	1	1				
IDP13-CP35	IDP	2013	H+E	1	1	1			
IDP13-CP37	IDP	2013	H+E	1	1	1			
IDP13-CP37a	IDP	2013	H+E	1			1	0	
IDP13-CP37b	IDP	2013	H+E	1					
IDP13-CP39	IDP	2013	E	1	1	1			
IDP13-CP118	IDP	2013	E	1	-				
IDP13-CP124	IDP	2013	H+Si	1					
IDP13-CP148	IDP	2013	H+E	1	1	1			
IDP13-CP159	IDP	2013	H+E		1	1			

IDP13-CP189	IDP	2013	H+E	1	1	1		
IDP13-CP246	IDP	2013	E	1	1	1		
IDP13-CP308	IDP	2013	H+E	1	1	1		
IDP13-CP322	IDP	2013	H+E	1	1			
IDP13-CP328	IDP	2013	H+E	1	1	1	1	1
IDP13-CP328_bis	IDP	2013	H+E	1	1	1		
IDP13-CP329	IDP	2013	H+E		1	0		
TV46	Tuvalu	2014	Si	1	1	1	1	1
TV47	Tuvalu	2014	Si	1	1	1	1	1
TV105	Tuvalu	2014	Si	1	1	1	1	1
NC16_FP1			E+Si	1				
CP09-741a			E	1		0	1	
CP09-902			E	1		1	1	1
RUN-159			E	1		1		
BNK_5	Bunaken	2016	E		1	1	1	1
BNK_17	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_18	Bunaken	2016	E	-	1	1		
BNK_19	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	
BNK_20	Bunaken	2016	E	1		1		
BNK_21	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_22	Bunaken	2016	E	1	1	1	1	1
BNK_23	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_24	Bunaken	2016	E	1		1		
BNK_25	Bunaken	2016	E	1	1	1		
BNK_26	Bunaken	2016	E	1	1	1		
PHV_870			E	1				
PHV_915			E	-		1		
MAY_07	Mayotte	2016	E	1				
MAY_41			E	1	1	1	1	1
MAY_47			E	-				
MD_069	Madagascar	2016	E	1	-	1	1	1
MD_069_bis	Madagascar	2016	E	1	1	-		
MD_083	Madagascar	2016	E	1		1	1	1
MD_084	Madagascar	2016	Si+H	1				
MD_085	Madagascar	2016	Si+H	1				
MD_086	Madagascar	2016	Si+H			1		
MD_087	Madagascar	2016	E + Si+H	1		1		
MD_128	Madagascar	2016	E	1		-	1	1
							(crte)	
MD_129	Madagascar	2016	E +Si+H	1				
MD_254	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1	1	1	1
MD_255	Madagascar	2016	Si+H	-	1	1	1	1
MD_279	Madagascar	2016	E + Si+H	1		1		
MD_282	Madagascar	2016	E + Si+H	1		1		
MD_283	Madagascar	2016	E+H	1	1	1	1	1
MD_333	Madagascar	2016	E+H	1	1	1	1	1
MD_350	Madagascar	2016	E	1		1	1	1
MD_351	Madagascar	2016	E	1		1		
MD_402	Madagascar	2016	Si	1	1	1		
MD_478	Madagascar	2016	E	1	1			

MD_543	Madagascar	2016	E+H	1	1			
MD_560	Madagascar	2016	E	1	1	1	1	
MD_564	Madagascar	2016	E	1			-	1
MD_597	Madagascar	2016	E + Si+H	-	1			
MD_598	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1			
MD_599	Madagascar	2016	E	1				
MD_600	Madagascar	2016	E	1				
MD_601	Madagascar	2016	E+H	1		1	1	
MD_602	Madagascar	2016	E	1				
MD_603	Madagascar	2016	E	1	1			
MD_604	Madagascar	2016	E+H	1	1			
MD_605	Madagascar	2016	Si+H	1				
MD_606	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1	1
MD_607	Madagascar	2016	E+H	1	1			
MD_608	Madagascar	2016	E + Si+H	1	1			
MD_635	Madagascar	2016	Si+H	1	1	1	1	1
MD_636	Madagascar	2016	Si	1	1			
MD_637	Madagascar	2016	Si	1	1	1		
MD_638	Madagascar	2016	Si	2				
MD_698	Madagascar	2016	Si+H	1	1		1	1
MD_725	Madagascar	2016	E	1	1	1	1	1
MD_726	Madagascar	2016	E	1				
MD_727	Madagascar	2016	E	1				
MD_728	Madagascar	2016	E	1			1	1
NC17_CP3084	NC-Tenia	2017	E	1	1	1	1	1
NC17_CP3087	NC-Tenia	2017	E + F+ P	1				
NC17_CP3088	NC-Tenia	2017	E + P	1				
NC17_CP3089	NC-Tenia	2017	E	-				
NC17_CP3091	NC-Tenia	2017	E	1	1	1		
NC17_CP3092	NC-Tenia	2017	E +F + H	1			1	1
NC17_CP3092_bis	NC-Tenia	2017	E		1	1		
NC17_CP3096	NC-Tenia	2017	E +F + H+P	1			1	1
NC17_CP3112	NC-Voh	2017	E	1	1	1	1	1
NC17_CP3114	NC-Voh	2017	E	1	1	1	1	1
NC17_CP3115	NC-Voh	2017	E	1	1	1	1	1
NC17_CP3116	NC-Voh	2017	E	1	1	1	1	1
NC17_CP3117	NC-Voh	2017	E	1	1	1		
NC17_CP3118	NC-Voh	2017	E	1	1	1		
NC17_CP3119	NC-Voh	2017	E	1	1	1		
NC17_CP3120	NC-Voh	2017	E	1		1	1	1
NC17_CP3120_bis	NC-Voh	2017	E		1	1		
NC17_CP3121	NC-Voh	2017	E	1	1	1		
NC17_CP3122	NC-Voh	2017	E	1				
NC17_CP3432	NC_Seine	2017	E+F+P	1				
NC17_CP3434	NC_Seine	2017	E+F+P	1				
NC17_CP3435	NC_Seine	2017	E+F+P	1				
NC17_CP3438	NC_Seine	2017	E+F+P	1	1	1		
NC17_CP3439	NC_Seine	2017	E+F+P	1	1	1		
NC17_CP3440	NC_Seine	2017	E+F+P	1	1	1	1	1

NC17_CP3441	NC_Seine	2017	E+F+P	1	1	1		
NC17_CP3443	NC_Seine	2017	E+F+P	1			1	1
NC17_CP3453	NC_Poindimié	2017	E+P	1				
NC17_CP3454	NC_Poindimié	2017		1	1	1		
NC17_CP3455	NC_Poindimié	2017		1				
NC17_CP3456	NC_Poindimié	2017		1				
NC17_CP3457	NC_Poindimié	2017	E+F+H+P	1				
NC17_CP3459	NC_Poindimié	2017	E+F+P	1			1	1
NC17_CP3460	NC_Poindimié	2017	E+F+P	1	1	1	1	1
NC17_CP3462	NC_Poindimié_Plateau de Tié	2017	E+F	1			1	1
NC17_CP3463	NC_Poindimié_Plateau de Tié	2017	E+P	1	1		1	
NC17_CP3481	NC_Poindimié_Plateau de Tié	2017	E+P	1				
NC17_CP3482	NC_Poindimié_Plateau de Tié	2017	E+P	1		1	1	1
NC17_CP3483	NC_Poindimié_Plateau de Tié	2017	E+P	1	1	1		
NC17_CP3490	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	SI+E+F+H	1	1	1		
NC17_CP3492	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E+F+H+P	1	1		1	1
NC17_CP3493	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E+F+P	1				
NC17_CP3494	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E+P	1			1	
NC17_CP3495	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E	1				
NC17_CP3496	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E+F+P	1	1	1	1	1
NC17_CP3497	NC_Cote Oubliée_Récif Niaouato	2017	E+F+P	1				
NC17_CP3498	NC_Cote Oubliée	2017	E+F+H	1	1	1	1	1
NC17_CP3509	NC_Cote Oubliée	2017	E+P	1	1	1	1	1
NC17_CP3520	NC_Cote Oubliée	2017	E+F+P	1	1	1	1	1
NC17_CP3521	NC_Cote Oubliée	2017	E+P	1	1	1		
NC17_CP3563	NC_Récif Mbéré_ST1618	2017	E+F	1		1	1	1
NC17_CP3565	NC_Récif Mbéré_ST1618	2017	E+F	1				
NC17_CP3566	NC_Récif Mbéré_ST1618	2017	E+F	1			1	1
SUP17_CP3128	SUPRISES_Guano	2017	Si	1	1	1		
SUP17_CP3176	SUPRISES_exterieur	2017	E +F+ H+ P	1	1	1	1	1
SUP17_CP3177	SUPRISES_exterieur	2017	E+P	1	-		1	0
SUP17_CP3178	SUPRISES_exterieur	2017	E+F+H+P	1	1	1		
SUP17_CP3179	SUPRISES_exterieur	2017	E+F+P	1	1	1	1	1
SUP17_CP3180	SUPRISES_exterieur	2017	E+ F+ Si + H + P		1	1		
SUP17_CP3180b	SUPRISES_exterieur	2017	E+ F+ Si + H + P	1	1	1		

SUP17_CP3181	SUPRISES_exterieur	2017	E		1	1	1	1
SUP17_CP3196	SUPRISES_exterieur	2017	Si+E+H	1				
SUP17_CP3199	SUPRISES_exterieur	2017	E	1				
SUP17_CP3200	SUPRISES_exterieur	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3204	SUPRISES	2017	E+Si+F+H	1	1	1		
SUP17_CP3204b	SUPRISES	2017	E+Si+F+H	1	1	1		
SUP17_CP3205	SUPRISES	2017	E+P	1	1	1		
SUP17_CP3217	SUPRISES	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3218	SUPRISES	2017	E	1				
SUP17_CP3219	SUPRISES	2017	E	1				
SUP17_CP3233	SUPRISES_Guibert	2017	Si+H+F		1	1		
SUP17_CP3234	SUPRISES_Guibert	2017	Si+P	1	1	1		
SUP17_CP3235	SUPRISES_Guibert	2017	E+P		1			
SUP17_CP3237	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+P	1				
SUP17_CP3239	SUPRISES_Guibert	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3250	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+P	1	1	1	1	1
SUP17_CP3251	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+H+P	1				
SUP17_CP3255	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+H	1				
SUP17_CP3256	SUPRISES_Guibert	2017	E		1	1		
SUP17_CP3257	SUPRISES_Guibert	2017	E	1	1	1	1	1
SUP17_CP3258	SUPRISES_Guibert	2017	E+P	1				
SUP17_CP3259	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+P	1	1	1		
SUP17_CP3263	SUPRISES_Guibert	2017	E+F+H+P	1	1	1		
SUP17_CP3278	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H+P	1	1	1		
SUP17_CP3279	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3280	SUPRISES_Merite	2017	E	-		1		
SUP17_CP3281	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1	1	1
SUP17_CP3284	SUPRISES_Merite	2017	E	1				
SUP17_CP3285	SUPRISES_Merite	2017	E+P	1	1	1		
SUP17_CP3286	SUPRISES_Merite	2017	E+P	1	1	1	1	1
SUP17_CP3287	SUPRISES_Merite	2017	E+P	1	1	1		
SUP17_CP3288	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1	1	1
SUP17_CP3289	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1	1	1
SUP17_CP3296	SUPRISES_Merite	2017	E+P	1	1		1	1
SUP17_CP3297	SUPRISES_Merite	2017	E+P	1	1	1	1	1
SUP17_CP3301	SUPRISES_Merite	2017	E+F+P	-	1	1		
SUP17_CP3302	SUPRISES_Merite	2017	E+F+P	1	1	1	1	1
SUP17_CP3305	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3308	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H	1				
SUP17_CP3309	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H	1	1	1		
SUP17_CP3311	SUPRISES_Merite	2017	E+F+P	1	1	1		
SUP17_CP3315	SUPRISES_Merite	2017			1	1		
SUP17_CP3316	SUPRISES_Merite	2017			1	1		
SUP17_CP3322	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H+P	1	1	1		
SUP17_CP3323	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1	1	1
SUP17_CP3324	SUPRISES_Merite	2017	E	-			1	1
SUP17_CP3328	SUPRISES_Merite	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3329	SUPRISES_Merite	2017	E+F+H+P	1				
SUP17_CP3331	SUPRISES_Merite	2017	E+F	1				
SUP17_CP3358	SURPRISES_Huon	2017	E+F	1				

SUP17_CP3360	SURPRISES_Huon	2017	E+P	1			1	1
SUP17_CP3362	SURPRISES_Huon	2017	E+P				1	
SUP17_CP3388	SURPRISES_Huon	2017	E+P	1	1	1		
SUP17_CP3389	SURPRISES_Huon	2017	E	1	1	1	1	1
SUP17_CP3390	SURPRISES_Huon	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3392	SURPRISES_Huon	2017	E	1	1	1		
SUP17_CP3397	SURPRISES_Huon	2017	E+P	-			1	1
SUP17_CP3411	SURPRISES_Huon	2017	E+F+P	-			1	1
SUP17_CP3629	Contrôle Huon	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3631	Ilot Fabre	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3633	Ilot Fabre	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3638	Ilot Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3652	Passe Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3678	Passe Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3679	Passe Surprise	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3692		2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3695	Atoll Portail 1_Corne Nord	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3696	Atoll Portail 1_Corne Nord	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3700	Atoll Portail 1_Corne Nord	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3702	Atoll Portail_Pinade de Laya	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3703	Atoll Portail_Pinade de Laya	2017	H+E+F	1				
SUP17_CP3744	Atoll Portail_Pinade de Laya	2017	H+E+F	1				
FJ07-202	Fidji	2007	H				1	
FJ07-209	Fidji	2007	H	0	0	-		
FJ07-615	Fidji	2007	H	1			1	
FJ07-654	Fidji	2007	H	1	1	-		
FJ07-728b	Fidji	2007	H	1	1			
FJ07-746	Fidji	2007	H	1	0	1		
FJ07-803	Fidji	2007	H	1	-			
FJ07-316	Fidji	2007	H	1			1	-
FJ07-802	Fidji	2007	H	1			1	1
FJ07-803	Fidji	2007	H	-			1	-
FJ07-805	Fidji	2007	H	1			-	1
S854-793A	Salomon	2004		-			1	
M05-132	NC_Maré		H	1				
NC05-1327	NC	2005	H	1			0	
NC05-71	NC	2005	H			-		
NC05-746	NC	2005	H	1	-		0	
NC12-297	NC	2012	S	1	1	1		
PAP453= PAPA455	PNG	2012	S	1			0	
PAP752	PNG	2012	E	1	0	0		
PAP852	PNG	2012	E	1			0	
PAP871	PNG	2012	E	-			-	
PAP873	PNG	2012	E	1	1	-		

PHV191	PNG	2012	E	0	0	1
PHV238	PNG	2012	E	1	1	1
PHV258	PNG	2012	E	1	1	1
PHV348	PNG	2012	E	-	0	0
PHV431	PNG	2012	E	1	0	0
PHV432	PNG	2012	E	1	1	-
PHV494	PNG	2012	E	1	1	-
PHV683	PNG	2012	E	1	1	0
PHV852	PNG	2012	E		0	-
PHV916	PNG	2012	E	1	0	
S839-882	Salomon	2004	H	1	1	0
S853-761a	Salomon	2004	H	1	1	0
VT1010= VU290	Vanuatu	2006	H	0	1	-
LYDIO-020	Mayotte	2010	E	1		
LYDIO-019	Mayotte	2010	E	1		0
LYDIO-103	Mayotte	2010	E	1		1
LYDIO-063	Mayotte	2010	E	1		1
LYDIO-045	Mayotte	2010	E	1		1
JN-114	Juan de Nova	2013	S	1	0	
SUP130	Iles Surprise		E, H		0	1
SUP114	Iles Surprise		E, H	1	0	1
SUP024	Iles Surprise		E, H	1		1
SUP074	Iles Surprise		E, H	1	1	1
SUP056	Iles Surprise		E	-	1	0
SUP007	Iles Surprise		E, H	-	0	0
SUP020	Iles Surprise		E, H	1	0	
SUP068	Iles Surprise		E	-		1
SUP010	Iles Surprise		E, H	-		1
SUP076	Iles Surprise		E, H	1		1
SUP108	Iles Surprise		E, H	1		
SUP092	Iles Surprise		E	1	0	1
SUP050	Iles Surprise		E, H	1	0	1
SUP104	Iles Surprise		E	1	0	
SUP078	Iles Surprise		E	1		
SUP058	Iles Surprise		E	-		1
SUP060	Iles Surprise		E	1	-	1
SUP042	Iles Surprise		E	1		0

Annexe 3 : Listes des séquences disponibles sur Genbank pour la famille Udoteaceae, tous genres confondus pour les marqueurs tufA , rbcL et 18S rDNA. Certaines informations telles que le n° de voucher, la localité de collecte ainsi que la publication de référence sont reportés.

Genre	espèce	tufA	rbcL	18S	voucher	Localité	Source
<i>Chlorodesmis</i>	fastigiata		JQ082487		IPAN0014	Guam: Talofoto	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Chlorodesmis</i>	sp.	KU361939			TS1322	Maesato, Ishigaki, Japan	Sauvage et al., 2016
<i>Chlorodesmis</i>	sp.	KU361937			TS1241	Hamahiga, Okinawa, Japan	Sauvage et al., 2016
<i>Chlorodesmis</i>	sp.	MG784738			MX_0054	Mexico: Oaxaca, Mazunte, Mazunte Beach	Lagourgue et al., 2018
<i>Chlorodesmis</i>	sp.	MG784751			MX_0101	Mexico: Oaxaca, Mazunte, Mazunte Beach	Lagourgue et al., 2018
<i>Chlorodesmis</i>	sp.	MG784801			MX_0098	Mexico: Oaxaca, Mazunte, Mazunte Beach	Lagourgue et al., 2018
<i>Chlorodesmis</i>	fastigiata	NC_037364; KY819064			HV03865		Cremen et al., 2018
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa	KY205928	KY062912		HADL 01229	USA: Maui, Hawaii	Wade and Sherwood, 2017
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa	KY205929	KY062915		HADL 02410	USA: Kauai, Hawaii	Wade and Sherwood, 2017
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa		KY062927		HADL 02019	USA: W. Maui, Hawaii	Wade and Sherwood, 2017
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa		KY062928		HADL 02561	USA: Molokai, Hawaii	Wade and Sherwood, 2017
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa		KY062930		HADL 02015	USA: W. Maui, Hawaii	Wade and Sherwood, 2017
<i>Chlorodesmis</i>	fastigiata	AB700352			BA-6815 (Museum Chiba)	Japan:Okinawa, Nago-shi, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Chlorodesmis</i>	fastigiata	FJ432639			HV102; GENT herbarium	French Polynesia: Moorea	Verbruggen et al., 2009
<i>Chlorodesmis</i>	fastigiata			AF416396	98-132	Australia: Lizard Island, GBR	Kooistra, 2002
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa			AF416399	99-023	Panama: Isla Taboga, Pacific	Kooistra, 2002
<i>Chlorodesmis</i>	caespitosa			AF416400	99-088	Panama: Isla Taboga, Pacific	Kooistra, 2002
<i>Chlorodesmis</i>	sp.		AB619269		Tenija_050807E C070425A_PC070425C07	clone: Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Chlorodesmis</i>	sp.		AB619293		Tenija_050621A C070510A_PC070514B11	clone: Japan:Okinawa, Tenija	Kooistra, 2002
<i>Chlorodesmis</i>	sp.		AB619306		Tenija_051113A C070510C_PC070521C08	clone: Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Chlorodesmis</i>	sp.		AB619262		Tenija_050428A	Japan:Okinawa, Tenija	
<i>Flabellia</i>	petiolata	KU361871			TS0542	Cap d'Antibes, France	Sauvage et al., 2016
<i>Flabellia</i>	petiolata	GU592538			isolate 071210-23	Banyuls-sur-Mer, France	Handeler et al., 2010
<i>Penicillus (Espera)</i>	capitatus	KU361927			TFP08_429/TS0552	STRI, Bocas del Toro, Panama	Sauvage et al., 2016
<i>Penicillus</i>	capitatus	KU361926			TFP08_27/TS0551	STRI, Bocas del Toro, Panama	Sauvage et al., 2016
<i>Penicillus</i>	capitatus		FJ432641		HV338; GENT herbarium	Jamaica: St. Ann Parish, Priory	Verbruggen et al., 2009
<i>Penicillus</i>	dumetosus		DQ469330		Curtis A2 (USF Herbarium)	Florida, Grassy Key	Curtis et al., 2008
<i>Penicillus</i>	pyriformis		DQ469331		Curtis A12 (USF Herbarium)	St. Thomas, Virgin Islands	Curtis et al., 2008
<i>Penicillus</i>	capitatus		DQ469332		Curtis 4 (USF Herbarium)	Tarpon Springs, Florida	Curtis et al., 2008
<i>Penicillus</i>	lamourouxii		DQ469333		Curtis 5 (USF Herbarium)	Florida, Grassy Key	Curtis et al., 2008
<i>Penicillus</i>	pyriformis	AY942162			taxon:189434	Florida Keys	Lam and Zechman, 2006
<i>Penicillus</i>	dumetosus	AY942175			taxon:189432	Florida Keys	Lam and Zechman, 2006
<i>Penicillus</i>	nodulosus			AF416398	98-130	Australia: Lizard Island, GBR	Kooistra, 2002
<i>Penicillus</i>	capitatus			AF416404	98-181	Panama: Porvenir, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Penicillus</i>	capitatus			AF407271	98-181	Panama: STRI, San Blas, Atlantic	Kooistra, 2005
<i>Penicillus</i>	capitatus			AF416405	99-159	Panama: Porvenir, Atlantic	Kooistra, 2002

<i>Penicillus</i>	dumetosus		AF416406	98-180	Panama: Porvenir, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Penicillus</i>	dumetosus		AF416407	99-157	Panama: Porvenir, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Penicillus</i>	pyriformis		AF416408	98-154	Bermuda	Kooistra, 2002
<i>Penicillus</i>	pyriformis		AF416409	98-182	Panama: Porvenir, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Penicillus</i>	pyriformis		AF416410	99-158	Panama: Portobelo, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Poropsis</i>	sp.2	KY062916		HADL 02740	Hawaii, Hilo	Wade and Sherwood, 2017
<i>Poropsis</i>	sp.2		AB700349	HV1774	Mexico: La Paz, Faro de San Rafael	Maeda et al.,2012
<i>Poropsis</i>	sp.1	KY205942		HADL 08526	Oahu, Hunakai Beach	Wade and Sherwood, 2017
<i>Poropsis</i>	sp.1		KY062910	HADL 00270	Oahu, Waikiki	Wade and Sherwood, 2017
<i>Poropsis</i>	sp.	KU361933		TS1097	Israel: Hosh Hanikra South	Sauvage et al.,2016
<i>Poropsis</i>	sp.	KU361931		TS0397	Hamoia Bay, Maui, Hawaii	Sauvage et al.,2016
<i>Poropsis</i>	sp.	KU361928		TS0090/ARS1457	Kahala, Oahu, Hawaii	Sauvage et al.,2016
<i>Poropsis</i>	sp.	KU361925		ARS2753	Honolua Bay, Maui, Hawaii	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.2	KY205930	KY062917	HADL 08204	Oahu, Hunakai Beach	Wade and Sherwood, 2017
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.2		KY062919	HADL 08457	Oahu, Hunakai Beach	Wade and Sherwood, 2017
<i>Rhipidosiphon</i>	javensis		HQ871691	DML40128	Fiji: Great Astrolabe Reef	Coppejans et al., 2011
<i>Rhipidosiphon</i>	javensis		FJ432644	DML40134; US herbarium	Fiji: North Astrolabe Reef	Verbruggen et al., 2009
<i>Rhipidosiphon</i>	lewmanomontiae		AB700351	BA-6816	Japan:Okinawa, Nago-shi, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	lewmanomontiae		AB700350	taxon:948799	Japan:Okinawa, Kunigami-gun, Motobu-cho, Bise	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	lewmanomontiae		HQ871690	JAP080A	Japan: Okinawa, Miyagi	Coppejans et al., 2011
<i>Rhipidosiphon</i>	lewmanomontiae		HQ871689	HEC16223	Thailand: Suratthani Province, Mu Ko Tha Lae Tai, Wang Nai	Coppejans et al., 2011
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.1		KY062945	HADL 08567	Oahu, Hunakai Beach	Wade and Sherwood, 2017
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.1	KY205945		HADL 08566	Oahu, Hunakai Beach	Wade and Sherwood, 2017
<i>Rhipidosiphon</i>	floridensis		MG784877	H_1025	Panama: Bocas del Toro, Isla Bastimentos, Barren	Lagourgue et al., 2018
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361929		TS0097/ARS1649	Oahu, Hawaii	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361930		TS0392	Waikiki, Oahu, Hawaii, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361934		TS1179	Tokashki, Kerama Islands, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361935		TS1181	Tokashki, Kerama Islands, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361936		TS1224	Maeda, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361938		TS1308	Uganzaki, Ishigaki, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361940		TS1324	Shiraho, Ishigaki, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361941		TS1469	Ikema Island, Miyako, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361942		TS1476	Aragusuku, Miyako, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361944		TS1544	Sesoko Island, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361945		TS1547	Sesoko Island, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.	KU361949		TS1901	Big Pine Shoals, Florida, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB700348	G.008	USA: Northern Mariana Islands, Asuncion	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB619290	Tenija_050621A C070510A_PC070514A09	clone: Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB619295	Tenija_050621A C070510A_PC070514C11	clone: Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB619298	Tenija_050621A C070510A_PC070514E09	clone: Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012

<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB619299	Tenija_050621A C070510A_PC070514G09	clone:	Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB619301	Tenija_050807A C070510B_PC070521A06	clone:	Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		AB619307	Tenija_050807A C070510B_PC070521D03	clone:	Japan:Okinawa, Tenija	Maeda et al., 2012
<i>Rhipidosiphon</i>	sp.		KY206007	HK169: clone tHK069-8		USA: Oahu, Hunakai Beach	Maeda et al., 2012
<i>Rhipocephalus</i>	sp.		KU361950	TS1905		Garden Key, Dry Tortugas, Florida, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipocephalus</i>	sp.		KU361946	TS1793		BathTub beach, Florida, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipocephalus</i>	sp.		KU361947	TS1800/TS1802		Summerland Key, Florida, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipocephalus</i>	sp.		KU361948	TS1822		Venture Key, Florida, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Rhipocephalus</i>	phoenix		FJ432648	HV404; GENT herbarium		Jamaica: St. Ann Parish, Priory	Verbruggen et al., 2009
<i>Rhipocephalus</i>	phoenix		DQ469321	Curtis A8 (USF Herbarium)		USA: Florida, Vaca Key	Curtis et al., 2008
<i>Rhipocephalus</i>	phoenix brevifolius	f.	AY942172	taxon:325654		Florida Keys	Lam and Zechman, 2006
<i>Rhipocephalus</i>	phoenix		AY942176	taxon:189438		Florida Keys	Lam and Zechman, 2006
<i>Rhipocephalus</i>	phoenix			AF416402	98-184	Panama: Porvenir, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Rhipocephalus</i>	oblongus		DQ469319	Curtis A6 (USF Herbarium)		USA: Florida, Vaca Key	Curtis et al., 2008
<i>Tydemanina</i>	expeditionis		KU361872	TS1168		Tokashki, Kerama Islands, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016
<i>Tydemanina</i>	expeditionis		NC-026796	FL1151		Phillipines: Siquijor	Lealiaert and Bautista, 2015
<i>Udotea</i>	sp.		KY062926	HADL 08534		Oahu, Barber's Pt	Wade and Sherwood, 2017
<i>Udotea</i>	sp.		KU361932	TS0398		Offshore, Oahu, Hawaii, USA	Sauvage et al.,2016
<i>Udotea</i>	unistratea		HQ871692	HV405		Jamaica: St. Ann Parish, Priory	Coppejans et al., 2011
<i>Udotea</i>	glaucescens		FJ432650	H0862; GENT herbarium		Australia: Western Australia, Rowley Shoals	Verbruggen et al., 2009
<i>Udotea</i>	cyathiformis		DQ469318	Curtis A5 (USF Herbarium)		USA: Florida, Grassy Key	Curtis et al., 2008
<i>Udotea</i>	conglutinata		DQ469322	Curtis A9 (USF Herbarium)		USA: Florida, Vaca Key	Curtis et al., 2008
<i>Udotea</i>	flabellum		DQ469334	Curtis A4 (USF Herbarium)		USA: Florida, Grassy Key	Curtis et al., 2008
<i>Udotea</i>	spinulosa		AY942160	taxon:325650		Florida Keys, USA	Lam and Zechman, 2006
<i>Udotea</i>	flabellum		AY942166	taxon:170437		Banco Chinchorro Quintana Roo, Mexico Banco	Lam and Zechman, 2006
<i>Udotea</i>	conglutinata		AY942168	taxon:325653		Banco Chinchorro Quintana Roo, Mexico Banco	Lam and Zechman, 2006
<i>Udotea</i>	orientalis	AM049970		HV817, Ghent University Herbarium		Philippines:SW Luzon, Dancalan	Verbruggen et al., 2005
<i>Udotea</i>	orientalis		AF416395	98-202		South Africa: Skottsberg	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	argentea		AF416394	99-103		Guam	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	dotyi		AF416393	00-001		Honduras: Roatan	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	flabellum		AF416392	98-196		Panama: Portobelo, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	flabellum		AF407270	98-196		Panama: Portobelo, Atlantic	Kooistra, 2005
<i>Udotea</i>	norrisii		AF416391	98-160		Bermuda	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	loensis		AF416397	00-002		USA: Spanish Harbor, Florida	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	abbottiorum		AF416401	98-200		Panama: Portobelo, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	cyathiformis		AF416403	BW01416		Panama: Cayo Zapatilla, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Udotea</i>	loensis	MG873191		ENCB23150		Mexico	Acosta_Calderon et al, 2018
<i>Udotea</i>	loensis	MG873188		ENCB23153		Mexico	Acosta_Calderon et al, 2018
<i>Udotea</i>	luna	MG873197		ENCB23154		Mexico	Acosta_Calderon et al, 2018
<i>Udoteaceae</i>		KU361943		TS1503		Hamahiga, Okinawa, Japan	Sauvage et al.,2016

Annexe 4 : Listes des séquences disponibles sur Genbank pour la famille Rhipiliaceae, tous genres confondus pour les marqueurs tufA , rbcL et 18S rDNA. Certaines informations telles que le n° de voucher, la localité de collecte ainsi que la publication de référence sont reportés.

Genre	espèce	tufA	rbcL	18S	voucher	Localité	Source
<i>Rhipilia</i>	penicilloides				HV04325		Cremen et al., 2018
		NC_037365	NC_037365				
<i>Rhipilia</i>	penicilloides	KY819065			HV04325		Cremen et al., 2018
<i>Rhipilia</i>	sp.	KU361915			TS1467	Japan: Ikema Island, Miyako	Sauvage et al., 2016
<i>Rhipilia</i>	sp.	KU361917			TS1483	Japan: Kurima Island, Miyako	Sauvage et al., 2016
<i>Rhipilia</i>	sp.	KU361918			TS1920	USA: Aquarium, Offshore Dry Tortugas	Sauvage et al., 2016
<i>Rhipilia</i>	coppejansii	JQ082492	JQ082480		PIT1044	Guam: Piti	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	coppejansii	JQ082491	JQ082481		GH0011084	Guam: Piti	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	coppejansii		JQ082482		G.451	Guam: Piti	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	pusilla	JQ082494	JQ082483		G.091	Australia: South Australia, Pennington Bay	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	pusilla		JQ082484		G.093	Australia: South Australia, Pennington Bay	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	pusilla		JQ082485		G.094	Australia: South Australia, Pennington Bay	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	pusilla	JQ082493	JQ082486		AD-A88532	Australia	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	orientalis		JQ082488		AD-A88500	Australia: Queensland, Masthead Island	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	orientalis	JQ082497	JQ082489		AD-A88388	Australia: Queensland, Heron Island	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	nigrescens	JQ082495	JQ082490		H.0864	Australia: Western Australia, Scott Reef	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	nigrescens	JQ082496	FJ432646		H.0847; GENT herbarium	Australia: Western Australia, Scott Reef	Verbruggen and Schills, 2012
<i>Rhipilia</i>	nigrescens	FJ432658		FJ432633	HV788; GENT herbarium	Philippines: Luzon, Sorsogon, Bulusan, Dapdap	Verbruggen et al., 2009
<i>Rhipilia</i>	crassa		FJ432645		H0748; GENT herbarium	Australia: Western Australia, Scott Reef	Verbruggen et al., 2009
<i>Rhipilia</i>	crassa	FJ432657			HV738; GENT herbarium	Philippines: Palawan, Busuanga, Uson	Verbruggen et al., 2009
<i>Rhipilia</i>	tomentosa		AY942164			Banco Chinchorro Quintana Roo, Mexico	Lam and Zechman, 2006
<i>Rhipiliopsis</i>	reticulata			AF416386	99-025	Panama: Isla Galeta, Atlantic	Kooistra, 2002
<i>Rhipiliopsis</i>	profunda	FJ432659	FJ432647		DML51973; US herbarium	Cayman Islands: Grand Cayman	Verbruggen et al., 2009
<i>Rhipiliopsis</i>	peltata	NC_039526	NC_039526		JFC00414	Australia: Point Lonsdale, Victoria	Cremen et al., 2018
<i>Rhipiliopsis</i>	sp.		AB619257		Tenija_050428A clone: PC000000B10	Tenija, Okinawa, Japan	Maeda et al., 2012
<i>Rhipiliopsis</i>	sp.		AB619256		Tenija_050428A clone: PC000000A10	Tenija, Okinawa, Japan	Maeda et al., 2012
<i>Rhipiliopsis</i>	sp.		AB619261		Tenija_050428A clone: PC000000F12	Tenija, Okinawa, Japan	Maeda et al., 2012
<i>Rhipiliopsis</i>	sp.	KU361951			TS1178	Tokashki, Kerama Islands, Okinawa, Japan	Sauvage et al., 2016
<i>Rhipiliopsis</i>	sp.	KU361953			TS1632	Urazoko, Ishigaki, Japan	Sauvage et al., 2016
<i>Rhipiliopsis</i>	sp.	KU361954			TS1651	Chatan, Okinawa, Japan	Sauvage et al., 2016

Annexe 5 : Programmes PCR utilisés pour chaque marqueur

tufA

Dénaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 10 cycles :

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m 45 60°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 30 cycles

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m15 50°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation finale : 7 min à 72°C

hTufA

Dénaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 5 cycles :

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m 45 55°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 35 cycles

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m15 50°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation finale : 7 min à 72°C

rbcl5'

Dénaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 7 cycles :

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 52°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 33 cycles

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m15 45°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation finale : 10 min à 72°C

rbcl3'

Dénaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 6 cycles :

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m15 49°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 34 cycles

Dénaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m15 43°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation finale : 10 min à 72°C

rbclE

Denaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 5 cycles

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 55°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 35 cycles

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m 45 50°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation fianle : 10 min à 72°C

18s5'

Dnaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 5 cycles Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 50°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 35 cycles

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 45°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation fianle : 10 min à 72°C

18s3'

Denaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 5 cycles Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 55°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 35 cycles

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 50°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation fianle : 10 min à 72°C

18se

Dénaturation : 4 min à 65 °C

Pendant 5 cycles :

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1min 55°C

Elongation : 2 min à 72°C

Pendant 35 cycles

Denaturation : 30 s à 95°C

Hybridation : 1m 45 50°C

Elongation : 2 min à 72°C

Elongation fianle : 10 min à 72°C

N.B. : En cas d'échecs, les durées d'hybridations étaient allongées à 1 min30 voire 1m45

Annexe 6 : Variabilités des marqueurs en fonction des jeux de données

	Marqueurs	Longueur (bp)	Sites variables	%	Sites informatifs	%
Udoteaceae	tufa	842	482	57,24	395	81,95
	rbcLe	1365	498	35,7	384	77,11
	rbcL5	763	287	37,61	239	83,28
	rbcL3	602	209	34,72	145	69,38
	18S	1220	222	18,2	192	86,49
Rhipiliaceae SL	tufa	819	436	53,24	393	90,14
	rbcLe	1395	581	41,65	460	79,17
	rbcL5	752	299	39,76	237	79,26
	rbcL3	643	282	43,86	223	79,08
	18S	1260	302	24,75	261	86,42
Rhipiliaceae SS	tufa	819	242	29,55	220	90,91
	rbcLe	1395	395	28,32	306	77,47
	rbcL5	752	211	28,06	158	74,88
	rbcL3	643	184	28,62	148	80,43
	18S	1260	180	14,29	143	79,44

Annexe 7 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données *tufA* sur les Udoteaceae

PSH 1 (support = 0.989)

Flabellia_petiolata_071210-23_GU592538_FranceMed, Flabellia_petiolata_HV01202_MH591083

PSH 2 (support = 1.000)

Rhipidosiphon_floridensis

PSH 3 (support = 0.789)

MAD_1637, MAY_31, MAY_42

PSH 4 (support = 1.000)

Rhipidosiphon_sp_TS1547_KU361945_Japan

PSH 5 (support = 1.000)

GLO170

PSH 6 (support = 0.808)

Tydemia_expeditionis_AM049971_Philippines, PHV737, PHV913, BNK_34,
Tydemia_expeditionis_TS1168_KU361872_Japan, PHV008, LOY_19_2, NC17_3466, LOY_21, NC12_298

PSH 7 (support = 0.883)

MAY_21, MD_592, MD_642

PSH 8 (support = 1.000)

Poropsis_sp_TS1097_KU361933_Israel

PSH 9 (support = 0.989)

PAC_CP15_540, PAC_CP15_609

PSH 10 (support = 0.977)

GUA_177, PAC_CP15_298, PAC_CP15_216, PAC_CP15_414

PSH 11 (support = 0.542)

NC17_3418, SUP17_3406, PAP870, PHV493, PHV414, Rhipidosiphon_sp_HK169_KY206007_Hawaii

PSH 12 (support = 0.983)

GUA_24, PAC_CP15_63, PAC_CP15_749

PSH 13 (support = 0.772)

CP08_152, CP15_1804, CP15_1863, NC17_PEN, CP15_1865, CP15_1866

PSH 14 (support = 0.989)

FRA1570, GUA_146

PSH 15 (support = 0.991)

FJ07_12, FJ07_801

PSH 16 (support = 0.841)

GUA_25, PAC_CP15_842, PAC_CP15_808, Rhipocephalus_sp_TS1800_TS1802_KU361947_Florida,
Rhipocephalus_sp_TS1822_KU361948_Florida

PSH 17 (support = 0.985)

JN_042, MAD_1919

PSH 18 (support = 0.991)

FRA1905, GUA_176

PSH 19 (support = 0.746)

LL0058, PAC_CP15_782

PSH 20 (support = 0.914)

MX0098, MX0054, MX0101, CLIPP_55, NC17_3491, KVG14_124

PSH 21 (support = 0.999)

Poropsis_sp_TS0090ARS1457_KU361928_Hawaii

PSH 22 (support = 0.411)

PHV155, PAP168, PAP243, S822_36, CP15_1469, IDP13_162, SUP17_3124, PF_230, PF_416, SUP17_3298, SUP17_3299, NC17_3085, BNEC_744

PSH 23 (support = 0.818)

FRA1420, FRA1505, PAC_CP15_405, PAC_CP15_627

PSH 24 (support = 0.992)

PAC_CP15_305, PAC_CP15_306

PSH 25 (support = 0.995)

MAY_02

PSH 26 (support = 0.950)

BNK_10, MD_548, SUP17_3396, TARA_SUP17_3625, TARA_SUP17_3636, KVG14_349

PSH 27 (support = 0.993)

KVG14_923

PSH 28 (support = 0.583)

CP15_1433, NC17_3582, CP15_1802, NC12_136, CP15_1797, NC04_641, NC17_3584_R, CP08_149, NC17_3576, NC17_3581, Udoteacea_sp_TS1503_KU361943_Hawaii

PSH 29 (support = 0.960)

Penicillus_capitatus_Espera_KU361927_Panama, Penicillus_capitatus_KU361926_Panama, PAC_CP15_807, GUA_148

PSH 30 (support = 0.998)

LL0051

PSH 31 (support = 0.939)

H0596

PSH 32 (support = 0.939)

MAD_1156, MAD_1871

PSH 33 (support = 0.687)

Chlorodesmis_sp_KU361937_Japan, Chlorodesmis_sp_KU361939_Japan

PSH 34 (support = 0.903)

KVG14_105, KVG14_398, KVG14_173

PSH 35 (support = 0.930)

PAP909

PSH 36 (support = 0.809)

CP09_996

PSH 37 (support = 0.809)

GLO134

PSH 38 (support = 0.928)

KVG14_417, KVG14_547, KVG14_495, KVG14_724

PSH 39 (support = 0.865)

MAD_1904, MAD_2054, MAD_203, MD_490, MD_697

PSH 40 (support = 0.960)

FRA2482

PSH 41 (support = 0.951)

PAC_CP15_154, PAC_CP15_352

PSH 42 (support = 0.515)

HV04969, NC17_3463

PSH 43 (support = 0.842)

Rhipidosiphon_sp_HADL_08566_KY205945_Hawaii

PSH 44 (support = 0.537)

CP15_1479, NC17_3532, NC17_3568, NC17_3537, NC17_3556

PSH 45 (support = 0.741)

PAC_CP15_708, PAC_CP15_709

PSH 46 (support = 0.557)

LL0065

PSH 47 (support = 0.919)

LYDIO_119, MAY_18, MD_466

PSH 48 (support = 0.653)

MAD_1997, MAD_2148, MAD_424

PSH 49 (support = 0.562)

H0443

PSH 50 (support = 0.562)

LL0059

PSH 51 (support = 0.467)

MAD_1228, MAD_1868, MAD_1996, MD_494, MD_621, MD_497, MD_495

PSH 52 (support = 0.415)

GLO208, MD_124_R, MD_55_R, MD_57, MD_53, MD_56, MD_414, MD_418, MD_421

PSH 53 (support = 0.741)

CP15_1613, CP15_1726, NC12_152, TARA_SUP17_3624, SUP008, IDP13_160, NC05_977, KVG14_211, KVG14_212, KVG14_159, KVG14_399

Annexe 8: Probabilités *a posteriori* des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur *tufA* pour les Udoteaceae

PSHs	PP
Flabellia_petiolata_071210-23_GU592538_FranceMed, Flabellia_petiolata_HV01202	0.9996
Rhipidosiphon_floridensis	0.9934
Rhipidosiphon_sp_TS1547_KU361945_Japan	0.9806
GLO170	0.9792
Poropsis_sp_TS1097_KU361933_Israel	0.9718
PAC_CP15_540, PAC_CP15_609	0.9683
GUA_177, PAC_CP15_216, PAC_CP15_298, PAC_CP15_414	0.9661
MAD_1637, MAY_31, MAY_42	0.9652
MAY_21, MD_592, MD_642	0.9576
GUA_24, PAC_CP15_63, PAC_CP15_749	0.9318
CP08_152, CP15_1804, CP15_1863, CP15_1865, CP15_1866, NC17_PEN	0.9165
FRA1570, GUA_146	0.9043
LL0065, PAC_CP15_708, PAC_CP15_709	0.8988
JN_042, MAD_1919	0.8903
FRA1905, GUA_176	0.875
NC17_3418, PAP870, PHV414, PHV493, SUP17_3406, Rhipidosiphon_sp_HK169_KY206007_Hawaii	0.861
LL0058, PAC_CP15_782	0.8585
GUA_25, PAC_CP15_808, PAC_CP15_842, Rhipocephalus_sp_TS1800_TS1802_KU361947_Florida, Rhipocephalus_sp_TS1822_KU361948_Florida	0.8558
FJ07_12, FJ07_801	0.8506
CP15_1613, CP15_1726, IDP13_160, KVG14_159, KVG14_211, KVG14_212, KVG14_399, NC12_152, SUP008, TARA_SUP17_3624, NC05_977	0.8444
Tydemanina_expeditionis_AM049971_Philippines, BNK_34, LOY_19_2, LOY_21, NC12_298, NC17_3466, PHV008, PHV737, PHV913, Tydemanina_expeditionis_TS1168_KU361872_Japan	0.8005
CP15_1479, NC17_3532, NC17_3537, NC17_3556, NC17_3568	0.7678
CP09_996, GLO134	0.7601
KVG14_105, KVG14_173, KVG14_398, PAP909	0.7578
Poropsis_sp_TS0090ARS1457_KU361928_Hawaii	0.7419
FRA2482, PAC_CP15_154, PAC_CP15_352	0.7168

PAC_CP15_305, PAC_CP15_306	0.6712
MX0054, MX0098, MX0101, CLIPP_55, KVG14_124, NC17_3491	0.6564
FRA1420, FRA1505, PAC_CP15_405, PAC_CP15_627	0.6409
H0443, H0596, LL0059	0.6166
LYDIO_119, MAD_1997, MAD_2148, MAD_424, MAY_18, MD_466	0.6121
CP15_1469, IDP13_162, PF_230, PF_416, SUP17_3124, SUP17_3298, SUP17_3299, PAP168, PAP243, PHV155, BNEC_744, NC17_3085, S822_36	0.6105
MAD_1156, MAD_1871, Chlorodesmis_sp_KU361937_Japan, Chlorodesmis_sp_KU361939_Japan	0.5964
MAY_02	0.5853
BNK_10, KVG14_349, MD_548, SUP17_3396, TARA_SUP17_3625, TARA_SUP17_3636	0.5544
LL0051	0.5137
Penicillus_capitatus_Espera_KU361927_Panama, GUA_148, Penicillus_capitatus_KU361926_Panama, PAC_CP15_807	0.5135
KVG14_923	0.5101
HV04969, NC17_3463, Rhipidosiphon_sp_HADL_08566_KY205945_Hawaii	0.4818
KVG14_417, KVG14_495, KVG14_547, KVG14_724, MAD_1904, MAD_203, MAD_2054, MD_490, MD_697	0.4738
MD_494, MD_495, MD_497, MD_621, MAD_1228, MAD_1868, MAD_1996	0.459
Udoteacea_sp_TS1503_KU361943_Hawaii, CP15_1433, CP08_149, CP15_1797, CP15_1802, NC04_641, NC12_136, NC17_3576, NC17_3581, NC17_3582, NC17_3584	0.4244
GLO208, MD_124, MD_53, MD_55, MD_56, MD_57, MD_414, MD_418, MD_421	0.3387

Annexe 9 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données *rbcl* sur les Udoteaceae

PSH 1 (support = 1.000)

Flabellia_petiolata_Hv1202_FJ432640_Spain

PSH 2 (support = 0.758)

GUA_156, GUA_121, PAC_CP15_708

PSH 3 (support = 1.000)

H.1025

PSH 4 (support = 0.768)

MD_592, MAY_21, MD_642, MD_593

PSH 5 (support = 0.395)

PHV008, NC17_3466, BNK_28, Tydemania_expeditionis_AY942161, BNK_34, BNK_1

PSH 6 (support = 0.754)

Rhipidosiphon_lewmanomontiae_AB700351_Japan, Rhipidosiphon_lewmanomontiae_HEC16223_HQ871689, Rhipidosiphon_lewmanomontiae_AB700350_Japan

PSH 7 (support = 0.635)

MAD_893, MD_466

PSH 8 (support = 0.551)

PAP909, KVG14_CP398, PAP908

PSH 9 (support = 0.629)

TRA13, SUP17_3133, SUP17_3134, NC17_3551, CP15_2041, KVG14_399

PSH 10 (support = 0.829)

GUA_176, Rhipocephalus_oblongus_DQ469319_Florida

PSH 11 (support = 0.704)

H0439, CP15_1862, CP15_1863, CP15_1867

PSH 12 (support = 0.717)

KVG14_CP124, CLIPP_87, NC17_3491

PSH 13 (support = 0.843)

GLO170, SUP17_3391

PSH 14 (support = 0.541)

CH08_25, NC16_PST03, CP15_1871, CP15_2136, NC17_3574, NC17_3572, NC17_3581, NC17_3584

PSH 15 (support = 0.866)

PHV414, PHV493, NC17_3418, NC17_3417

PSH 16 (support = 1.000)

PHV920

PSH 17 (support = 0.763)

PAC_CP15_298, PAC_CP15_213, PAC_CP15_300, PAC_CP15_297, Udotea_flabellum_AY942166_Mexico, PAC_CP15_411, GUA_80, PAC_CP15_700

PSH 18 (support = 0.577)

PAC_CP15_352, PAC_CP15_155, PAC_CP15_349, PAC_CP15_351

PSH 19 (support = 0.987)

Rhipidosiphon_sp_G008_AB700348_USA

PSH 20 (support = 0.350)

MAD_2054, MD_259, MD_697, KVG14_CP417B, KVG14_CP547

PSH 21 (support = 0.997)

Udotea_occidentalis_GUA_146_XX_Guadeloupe_Payri

PSH 22 (support = 0.689)

HV405, GUA_104, Penicillus_capitatus_HV338_Jamaica, PAC_CP15_780

PSH 23 (support = 0.986)

GUA_114

PSH 24 (support = 0.978)

Rhipocephalus_phoenix_brevifolius_AY942172

PSH 25 (support = 0.978)

G442

PSH 26 (support = 0.995)

Udotea_spinulosa_AY942160_Florida

PSH 27 (support = 0.995)

Udotea_looensis_ENCB23150_MG873191_Mexico

PSH 28 (support = 0.635)

KVG_923, NC17_3463

PSH 29 (support = 0.515)

PAP026, BNK_10, BNK_12, BNK_37, MAY_39, JN_018, MD_548

PSH 30 (support = 0.952)

Rhipidosiphon_sp_AB619295_Japan

PSH 31 (support = 0.993)

Chlorodesmis_sp_AB619262_Japan

PSH 32 (support = 0.509)

NC17_3562, NC17_3082, NC17_3085, IDP13_70, PF_282, Chlorodesmis_fastigiata_HV102_FJ432639_PF, CP15_1394, PAP244, PHV144, PHV761, PHV147, PAP198, PHV162

PSH 33 (support = 0.468)

PAC_CP15_406, PAC_CP15_627, Penicillus_dumetosus_GB_AY942175

PSH 34 (support = 0.999)

Penicillus_lamourouxii_GB_DQ469333

PSH 35 (support = 0.439)

PAC_CP15_305, PAC_CP15_307, PAC_CP15_306

PSH 36 (support = 0.672)

Poropsis_sp1_HV1774_AB700349_Mexico, Poropsis_sp_HADL02740_KY062916_Hawaii

PSH 37 (support = 0.633)

MD_497_5, MD_514, MD_595, MAD_1996, MAD_1868_, MD_422, MD_418, MD_413, MD_53, MD_123, MD_62

PSH 38 (support = 0.405)

MAD_451, MAD_997

PSH 39 (support = 0.851)

Udotea_glaucescens_FJ432650

PSH 40 (support = 0.851)

VU290

PSH 41 (support = 0.616)

MAD_1871, MAD_1156

PSH 42 (support = 0.798)

Chlorodesmis_fastigiata_BA6815_AB700352_Japan

PSH 43 (support = 0.909)

PAC_CP15_540

PSH 44 (support = 0.525)

PAC_CP15_519, PAC_CP15_809

PSH 45 (support = 0.685)

MAD_1228

PSH 46 (support = 0.685)

MAD_1919

PSH 47 (support = 0.617)

NC17_3585

PSH 48 (support = 0.304)

CP15_1450, CP15_1476

PSH 49 (support = 0.911)

PAC_CP15_782

PSH 50 (support = 0.666)

PAC_CP15_304, GUA_24, PAC_CP15_73

PSH 51 (support = 0.459)

Poropsis_sp_HADL00270_KY062910_Hawaii

PSH 52 (support = 0.459)

Poropsis_sp_HADL08526_KY062922_Hawaii

PSH 53 (support = 0.513)

MAY_26

PSH 54 (support = 0.513)

MAY_42

PSH 55 (support = 0.502)

Rhipidosiphon_javensis_DML40134_FJ432644_Fiji

PSH 56 (support = 0.502)

Rhipidosiphon_javensis_DML40128_HQ871691_Fiji

Annexe 10: Probabilités *a posteriori* des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur *rbcL* pour les Udoteaceae

PSHs	PP
Flabellia_petiolata_HV1202_FJ432640_Spain	0.994
H.1025	0.9225
MAY_26, MAY_42	0.9166
GUA_121, GUA_156, PAC_CP15_708	0.9152
CP15_2041, KVG14_399, NC17_3551, SUP17_3133, SUP17_3134, TRA13	0.8702
MAY_21, MD_592, MD_593, MD_642	0.8443
PHV92	0.8397
KVG14_CP398, PAP908, PAP909	0.7949
Rhipidosiphon_javensis_DML40128_HQ871691_Fiji, Rhipidosiphon_javensis_DML40134_FJ432644_Fiji	0.7779
GLO170, SUP17_3391	0.7566
PAC_CP15_155, PAC_CP15_349, PAC_CP15_351, PAC_CP15_352	0.7385
GUA_146	0.7258
MAD_893, MD_466	0.7137
Udotea_looensis_ENCB23150_MG873191_Mexico	0.6957
Udotea_spinulosa_AY942160_Florida	0.6957
Udotea_flabellum_AY942166_Mexico, GUA_80, PAC_CP15_213, PAC_CP15_297, PAC_CP15_298, PAC_CP15_300, PAC_CP15_411, PAC_CP15_700	0.677
Rhipocephalus_oblongus_DQ469319_Florida, GUA_176	0.6768
CP15_1862, CP15_1863, CP15_1867, H0439	0.6708
CP15_1450, CP15_1476, NC17_3585	0.6679
NC17_3417, NC17_3418, PHV414, PHV493	0.6603
Chlorodesmis_sp_AB619262_Japan	0.6486
CH08_25, CP15_1871, CP15_2136, NC16_PST03, NC17_3572, NC17_3574, NC17_3581, NC17_3584	0.6434
Rhipidosiphon_lewmanomontiae_AB700350_Japan, Rhipidosiphon_lewmanomontiae_AB700351_Japan, Rhipidosiphon_lewmanomontiae_HEC16223	0.6385
PAC_CP15_782	0.6332
CLIPP_87, KVG14_CP124, NC17_3491	0.6216
GUA_24, PAC_CP15_304, PAC_CP15_73	0.6056
Tydemanina_expeditionis_AY942161, BNK_1, BNK_28, BNK_34, NC17_3466, PHV008	0.5916

KVG14_CP417, KVG14_CP547, MAD_2054, MD_259, MD_697	0.5275
Rhipidosiphon_sp_G008_AB700348_USA	0.5247
NC17_3463, KVG_923	0.5231
Penicillus_lamourouxii_DQ469333	0.5133
GUA_104, HV338, PAC_CP15_780, HV405	0.5115
PAC_CP15_540	0.5059
Penicillus_dumetosus_AY942175, PAC_CP15_406, PAC_CP15_627	0.503
BNK_10, BNK_12, BNK_37, JN_018, MAY_39, MD_548, PAP026	0.4712
Rhipidosiphon_sp_AB619295_Japan	0.4614
PAC_CP15_519, PAC_CP15_809	0.4491
Poropsis_sp_HADL00270_KY062910_Hawaii, Poropsis_sp_HADL08526_KY062922_Hawaii	0.447
Rhipocephalus_phoenix_brevifolius_AY942172, GUA_114, G442	0.4351
Chlorodesmis_fastigiata_BA6815_AB700352_Japan	0.4347
Poropsis_sp1_HV1774_AB700349_Mexico, Poropsis_sp_HADL02740_KY062916_Hawaii	0.4064
MAD_1156, MAD_1871	0.3935
Udotea_glaucescens_FJ432650, VU290	0.3861
PAC_CP15_305, PAC_CP15_306, PAC_CP15_307	0.3835
MAD_1868, MAD_451, MD_497, MD_514, MD_595, MAD_1228, MAD_1996, MAD_997, MAD_1919, MD_123, MD_53, MD_62, MD_413, MD_418, MD_422	0.3833
PAP198, PAP244, PHV144, PHV147, PHV162, PHV761	0.3721
CP15_1394, Chlorodesmis_fastigiata_HV102_FJ432639_PF, IDP13_70, NC17_3082, NC17_3085, NC17_3562, PF_282	0.2393

Annexe 10: Article en cours de préparation pour la resurrection de l'espèce *Tydemanina gardineri*. Les résultats présentés dans cet article sont issus du chapitre A.I.

ONE HUNDRED YEARS LATER, RESURRECTION OF *TYDEMANIA GARDINERI* BASED ON MOLECULAR AND MORPHOLOGICAL DATA.

Lagourgue, L.^{1,2}, Verbruggen, H.³, Ampou, E.E.⁴, Payri, C.E.²

¹ Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, IFD, 4 Place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05, France

² UMR ENTROPIE (IRD, UR, CNRS), Institut de Recherche pour le Développement, B.P. A5 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie, 98848, France.

³ School of BioSciences, University of Melbourne, Parkville 3010, Australia

⁴ Institute for Marine Research and Observation, SEACORM/INDESO Center, BRSDMKP, MMAF, Jl. Baru Perancak, Negara-Jembrana, Bali 82251, Indonesia

ABSTRACT

Tydemanina gardineri, firstly described by Gepp and Gepp in 1911, is resurrected based on morphological and molecular data. Species delimitations methods have been applied to comfort the phylogenetic and morphological differences. Morphologically, *T. gardineri* distinguish externally from *T. expeditionis* by the always absence of glomeruli, whereas the latter can be composed of glomeruli and flabella, glomeruli alone or flabella alone. The two species also distinguish by the shape and length of the stipite at the basis of the flabella, the diameter of the main axis and of the flabella siphons at the apices. They have also different geographical distribution, with *T. gardineri* being limited to Western Indian Ocean, while *T. expeditionis* is retrieved from Red sea and Indian Ocean to Pacific Ocean including the Coral triangle, Philippines and Japan. Its South-western limit seems to be located in Madagascar. Finally, we agreed with the synonymization of *T. mabahithae* since specimens from type-locality of this latter are ranging within the *T. expeditionis* species and we do retrieved thalli without flabella in several other specimens of *T. expeditionis*.

INTRODUCTION

Tydemanina Weber-van Bosse (1901) is belonging to the green algae Udoteaceae (Bryopsidales, Chlorophyta) and is one of the calcified representatives of the family. The type species *Tydemanina expeditionis* was described by Weber-van Bosse from specimens collected from various localities in Indonesia (Kabala-dua (Makassar Strait), Saleh bay (Sumbawa Island), de Bril and near Fau Island) during the Siboga expedition (1898-1900) (Weber-van-Bosse, 1901). The species is described as a thallus composed of a cylindrical monosiphonous axis, branched or not, either creeping or ascending, from where filaments ramify and are either reunited into flabella or verticillate and interwoven to form superposed glomureli, giving a more erected aspect to the algae. The filaments divided by evenly constricted dichotomies which are alternate in glomeruli while unidirectional in flabella. Gepp and Gepp (1911) described a second species, *Tydemanina gardineri*, found in the Chagos archipelago and Amirante Islands during the Siboga expedition. *T. gardineri*, which is distinctive by possessing only flabella and lacking glomeruli, differs from *T. expeditionis* in habit, ramification and geographical distribution (Gepp & Gepp, 1911).

Nasr (1939) proposed *Tydemanina mabahithae* to accommodate specimens from the Red Sea. This third species is only composed of glomeruli and lack the flabella forms. Further studies based on morphological observations, assumed that the presence of either flabella or glomureli alone may be explained by environmental conditions or cycles of life and differences in filament sizes are not significant (Farghaly, 1980, Meinesz, 1981, Gilmartin, 1966, Coppejans et al, 2001). Meinesz (1981) thus proposed to synonymize *T. gardineri* and *T. mabahithae* to *T. expeditionis*. This taxonomic decision was never validated by molecular data but since then all the records of *Tydemanina* are assigned to *T. expeditionis* (Guiry and Guiry 2018).

The rich collection of *Tydemanina* samples housed in the herbarium of Noumea (NOU) and GENT, was an opportunity to revisit the genus. The specimens collected from several field expeditions in the Red sea and through the Indo-Pacific region shown the three morphologies including specimens with either flabella or glomeruli only, to specimens with both forms. This study, therefore, takes advantage of the large dataset, with over XXXX specimens distributed amongst XXX sites, combined with advances in molecular analyses. The goal of this study is to evaluate the morphology-based synonymization of *T. gardineri* and *T. mabahithae* under *T. expeditionis* using DNA analysis. We thus 1) explored the genetic diversity among the available samples by applying several species delimitations methods, 2) complemented the analyses with morpho-anatomical observations and 3) reconstructed a multilocus phylogeny (*tufA*, *rbcl* and 18S rDNA) to establish the relationships and the status of the different samples among the *Tydemanina* genus.

MATERIAL AND METHODS

Specimen sampling:

A total of X specimens of *Tydemanina* were included in this study. The samples were collected by SCUBA from 2005 to 2017, in various regions in the Indian Ocean (Madagascar, Mayotte, Banc du Geyser, Tanzania), in the Pacific Ocean (Indonesia (Bunaken); Papua New Guinea (Kavieng & Madang); Salomon Islands; Vanuatu; New Caledonia (Grande Terre and Loyalty islands); Fiji), and in the Red Sea. Specimens were photographed *in situ* prior their sampling when possible, labeled and subsampled in both 95 % ethanol and silica gel for later DNA analyses (except for specimens from Salomon, Vanuatu and Fiji; for these specimens DNA extraction were done on herbarium material). Specimens were then pressed-dried as herbarium vouchers and are currently housed at NOU in New Caledonia and GENT. Herbarium abbreviations follow Thiers (2016).

Molecular analysis:

DNA was extracted following the CTAB protocol (ref) with additional modifications (available on request). Sequences from three markers (chloroplast: *tufA* and *rbcl*; nuclear: 18S rDNA) were obtained using the previously published primers for Udoteaceae (Händeler et al., 2010; Kooistra, 2002; Lam and Zechman, 2006; Verbruggen et al., 2009a) (Supplementary material, Table A.1). PCR were conducted in a total volume of 25 µL including of 12.5 µL of AmpliTaq Gold 360 Master Mix (Applied Biosystems), 0.75 µL of dimethylsulfoxide (DMSO), 1 µL of bovine serum albumin (BSA), 1 µL of each primer (10 µM), 2.5 µL of DNA, and 6.25 µL of ultra-pure water and launch under particular PCR programs following Lagourgue et al. (2018) (available on request). The Sanger sequencing reaction was carried out by Genoscreen (Lille) using 20 µL of PCR product by Genoscreen (Lille, FRANCE). The cleaning and alignment of the sequences marker by marker was realized through Geneious version 7.1.9 (<http://www.geneious.com>, Kearse et al., 2012) using the MUSCLE algorithm available in the software. Additional sequences of *Tydemania expeditionis* from Genbank were added to the dataset. All the specimens used in this study are detailed in Supplementary Material (Table 1) with the corresponding sequence accession numbers.

Tree reconstructions:

Tydemania sequences were completed with other species sequences from Udoteaceae from our own dataset (see Table 1 in Supplementary material for accession number and specimen details). *Udotea flabellum*, *Udotea dotyi* and *Udotea geppiorum* (Udoteaceae, Bryopsidales) were added as outgroup taxa.

For species delimitation method, gene-trees were reconstructed with maximum likelihood method for each marker. Ultrametric trees were constructed using Beast v.2.5 (Bouckaert et al., 2014) through the CIPRES web portal (Miller et al., 2010). The best partition scheme and evolution model for each marker was assessed for the Beast analysis by Partition Finder v.1.1.0 under a Bayesian Information Criterion (BIC) as follow: partition by codon for *tufA* (TrN, HKY, GTR) and *rbcl* (5' fragment : K80+I, HKY+G, K80; 3' fragment: HKY, HKY, K80) and one partition for entire 18S rDNA (GTR+G). Two independent runs starting from random trees were launched with 50, 20 and 10 million generations respectively for *tufA*, *rbcl* and 18S rDNA, sampling every 1,000 generations each time. The analyses were run under a relaxed log-normal molecular clock (Drummond et al., 2006) and a coalescent constant size tree prior. Outputs were analyzed in Tracer 1.5 (Rambaut and Drummond, 2007) to verify the convergence of the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) and the effective sample sizes values all above 200. Output of each runs were combined using Log combiner (included in Beast package) without the first 10 % generations removed as *burn-in* before calculating the Clade credibility tree (MCCT) using Tree Annotator. The ML tree was reconstructed with RAXML (Stamatakis, 2014) through the CIPRES portal under the GTR+G evolution model with rapid bootstrapping and best scoring ML tree algorithm and with 1,000 iterations of bootstrap resampling (Stamatakis et al., 2008). Additionally, a partition by codon was applied for *tufA* and *rbcl* dataset.

For phylogenetic reconstructions, *tufA*, *rbcl* and 18S rDNA dataset were assembled in a concatenated matrix. PartitionFinder v.1.1.0 identified the best partition scheme for the dataset under BIC criterion as follow: partition by gene and codon for *tufA* (F81; HKY; GTR) and *rbcl* (JC; GTR+G; JC; F81; JC; HKY) and as a whole for the 18S rDNA (HKY+I). Bayesian phylogenetic tree was obtained using Mr Bayes v.3.2. (Ronquist and Huelsenbeck, 2003) through CIPRES portal, starting from random tree and with 10 million generations of MCMC. Convergence of the runs and ESS values were checked with Tracer 1.5. (Rambaut and Drummond, 2007). The consensus topology and the posterior probabilities were computed after removing the 10% first generations as *burn-in*. ML tree was reconstructed using

RAXML through CIPRES portal. The analysis was run on the partitioned by gene and codon dataset, under a GTR+G+I nucleotide model, the rapid bootstrapping and search for best-scoring ML tree algorithm, and 1,000 bootstrap replicates (Stamatakis et al., 2008).

Species delimitation:

Species delimitation was assessed with the application of Automatic barcode gap delimitation (ABGD) and Poisson tree process (PTP) methods. The combination of these two methods was chosen because of the different models used by each method and hence their complementarity: ABGD is a distance-based method and defines a barcode gap delimiting the intra- from interspecific distances in the distribution of genetic distances; PTP is a tree-based method and relies on the number of substitutions along branches to identify a shift between speciation and coalescence events. ABGD was performed through the website <http://wwwabi.snv.jussieu.fr/public/abgd/abgdweb.html>) and directly applied on sequences alignment for the three dataset. The analysis was launched under the simple distance method with defaults values for all parameters. PTP method was run through the Exelixis Lab web server (<http://sco.hits.org/exelixis/web/software/PTP/index.html>) on ML rooted gene-trees for 100,000 generations, a thinning value of 100 and a burn in of 10 %.

Morphological observations:

The morpho-anatomical observations were made on dried material (from herbarium specimens and vouchers) decalcified in HCl solution (5%) under both a binocular (WILD M3Z, Heerbrugg Switzerland) and light microscope (Imager.A2, Zeiss, AXIO) equipped with a Canon EOS 100D digital camera. The morpho-anatomical observations were based on the descriptions and observations from the previous studies (Gepp and Gepp (1911), Weber-van Bosse (1901) and Meinesz (1981)). The observations mainly focused on the external habit, the presence of glomeruli and flabella, the stipite and flabella shape, the kind of attachment of the stipites of either flabella or glomeruli to the main axis. Measurements refer to main axis diameter, and the siphons diameter of the stipites, flabella and glomeruli. The table detailing the characters and states observed, as well as the list of measurements, are available on request. The species identification was based on the diagnosis descriptions of Weber-van Bosse (1901) and Gepp and Gepp (1911). Observations of different digitized herbarium specimens were also made on those available online from LD and BM.

RESULTS:

Molecular results and species delimitation analysis

A total of 35 specimens of *Tydemania* spp. have been successfully sequenced as follow: 32 *tufA* sequences (841bp), 25 *rbcl* sequences (1306 bp) and 15 18S rDNA sequences (1243 bp). These latter were deposited in Bold (ID number: X to X) and Genbank (accession numbers: X to X) databases. No sequences could be obtained from herbarium material for the specimens from Fiji, Solomon and Vanuatu. Additional sequences from Genbank (4 for *tufA*, 2 for *rbcl* and one for 18S rDNA) were added to the dataset to further increase the geographical scope.

ABGD, and PTP species delimitation methods applied to the two chloroplast and the nuclear markers gave similar results. The *Tydemania* samples split into two groups (Figure 1 and supplementary Figures 1 and 2). The first group is composed of widely distributed samples from Red sea (Egypt, Sudan), Western Indian Ocean (Madagascar, Maldives), Coral triangle with Indonesia (Bunaken), Philippines (Siquijor and Balicasag Islands) and Papua New Guinea (Madang), Pacific Ocean including Japan (Kerama Islands, Okinawa) and New Caledonia localities. This group includes sequences from Genbank assigned to *Tydemania expeditionis*. The second one is composed of samples from Madagascar (MD) Mayotte (MAY), Tanzania (TZ) and Banc du Geyser (EPI)

Morpho-anatomical observations:

Photographs of particular features are given in Figures 2 and 3. The morphological observations of the specimens from the first group matched the diagnosis of the species *Tydemania expeditionis*. Some specimens are composed of a creeping monosiphonous axis from which both glomeruli and flabella are arising (Fig. 2X), while others are composed of only glomeruli or only flabella. Nevertheless, common morpho-anatomical features are shared among all these specimens. *In situ*, the algae is glaucous green with axes creeping over the substratum and, when present, the glomeruli are successively stacked and form an upright structure as a chain of pompons. When present, flabella are found at the basis of the glomeruli or can be found by themselves arising along the main siphon. In both cases, the main siphon, which range from 360 to 760 μm in diameter (mean size = 515 $\mu\text{m} \pm X$), becomes more constricted and moniliform to septate at proximities of secondary structures (glomeruli or flabella). Flabella are generally tall, monostromatic and composed of aligned and dichotomously divided siphons. Some dichotomies are anisomorphic. The constrictions above dichotomies show a cell-wall thickening. They are supported by short and moniliform stipites, sometimes presenting few dichotomous divisions. Stipites of either glomeruli or flabella structures, are attached in whorls to the main axis. They are short, and thickset, few dichotomously divided. Siphons from the glomeruli range from 240 to 460 μm at the basis and 80 to 180 μm (mean size= 109 $\mu\text{m} \pm X$) at the apices. Flabella siphons sizes range from 200 to 450 μm at the basis to 60 to 110 (mean size= 78.5 $\mu\text{m} \pm X$) at the margin. A porous calcified sheath is present around the siphons in some specimens.

The second group is characterized by specimens consisting entirely of flabella arising from the main axis; glomeruli are absent from all the specimens (Fig. 3). *In situ*, the algae form dense tufts or patches of numerous flabella of greenish-gray color (Fig. 3X). The sizes of the main siphon range from 285 to 570 μm (mean size= 426 $\mu\text{m} \pm X$). The flabella are supported by a long stipite, with strong constrictions giving a moniliformous (even beaded) aspect. The stipite is highly dichotomously divided and in alternates planes which lead to a dense and stacked mass of filaments at the basis of the flabella. Flabella are from different sizes but generally reduced, monostromatic and composed of

ranged filaments dichotomously divided and strongly constricted above dichotomies with a cell-wall thickening, as well as the ones found alone in stipite filaments. Flabella filaments measure from 200 to 340 μm at the base to 30 to 60 μm (mean size= 44.4 $\mu\text{m} \pm X$) at the apices. The calcified sheath of the siphons is porous.

These observations correspond to the description of *Tydemanina gardineri* made by Gepp and Gepp in 1911. Unfortunately, we could not compare our observations with those of the holotype of *T. gardineri*, since this latter is not clearly designated in Gepp & Gepp (1911) but it is supposed to be in the BM. Farghaly (1980) indicated that he could not find it, and ourselves, we could not retrieve it among the collections data of the BM. Likewise, the other specimens firstly described under this species could not have been retrieved (except one), either because there is no information about where there are actually housed, or because they have been regrouped within *T. expeditionis* collections. Finally, we only had access to a *T. gardineri* specimens housed in Leiden, L.3958458 collected in the Seychelles by Coppejans et al. (2001). This digitized specimen matched the distinct aspects of the stipite found in *T. gardineri*.

. **Phylogenetic reconstruction**

The topologies of the phylogenetic trees show congruence between the three genes (*tufA*, *rbcL* and 18S rDNA) and with the analysis of the concatenated data. The ML and Bayesian trees were similar except for some terminal branches, with the ML tree being more resolved. We considered nodes with bs values > 90 and Posterior Probability (PP) > 0.95 as highly supported. Both ML and BI trees show a well-supported dichotomy (bs: 100; PP: 1) separating the *Tydemanina* specimens into two clades (Fig. 4). The first well-supported clade (bs: 100; PP: 1) includes previously published sequences of *Tydemanina expeditionis* regrouping samples from Indo-Pacific. The second well-supported group (bs: 100; PP: 1) is composed of samples exclusively from WIO region. Although at the intra-specific level, the samples are mainly hazardedly distributed, a well-supported sub-clade (PP: 1; bs: 1) formed by the samples of New Caledonia is retrieved among *Tydemanina expeditionis* group (see also Fig. 1).

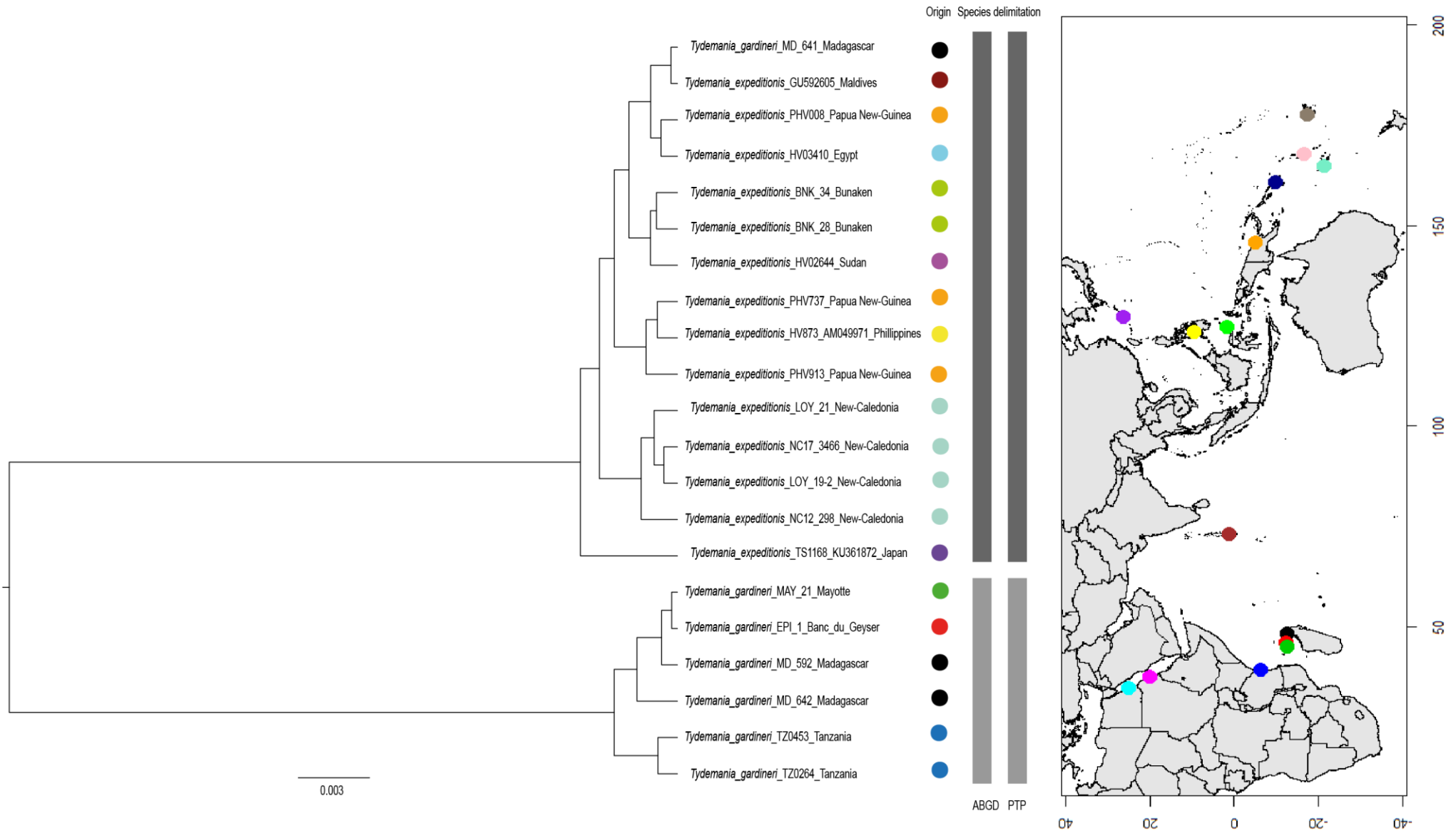


Fig.1: Maximum clade credibility tree obtained from Beast analysis of the *tufA* collapsed dataset. Number of identical haplotypes is indicate in brackets. The origin of each samples is indicated by colored circles on the right and reported in the map. Species delimitation results are reported for the three method (ABGD and PTP). External habit is indicated by “F”: flabellules only, “G”: glomeruli only, “B”: both, “?”: unknown.

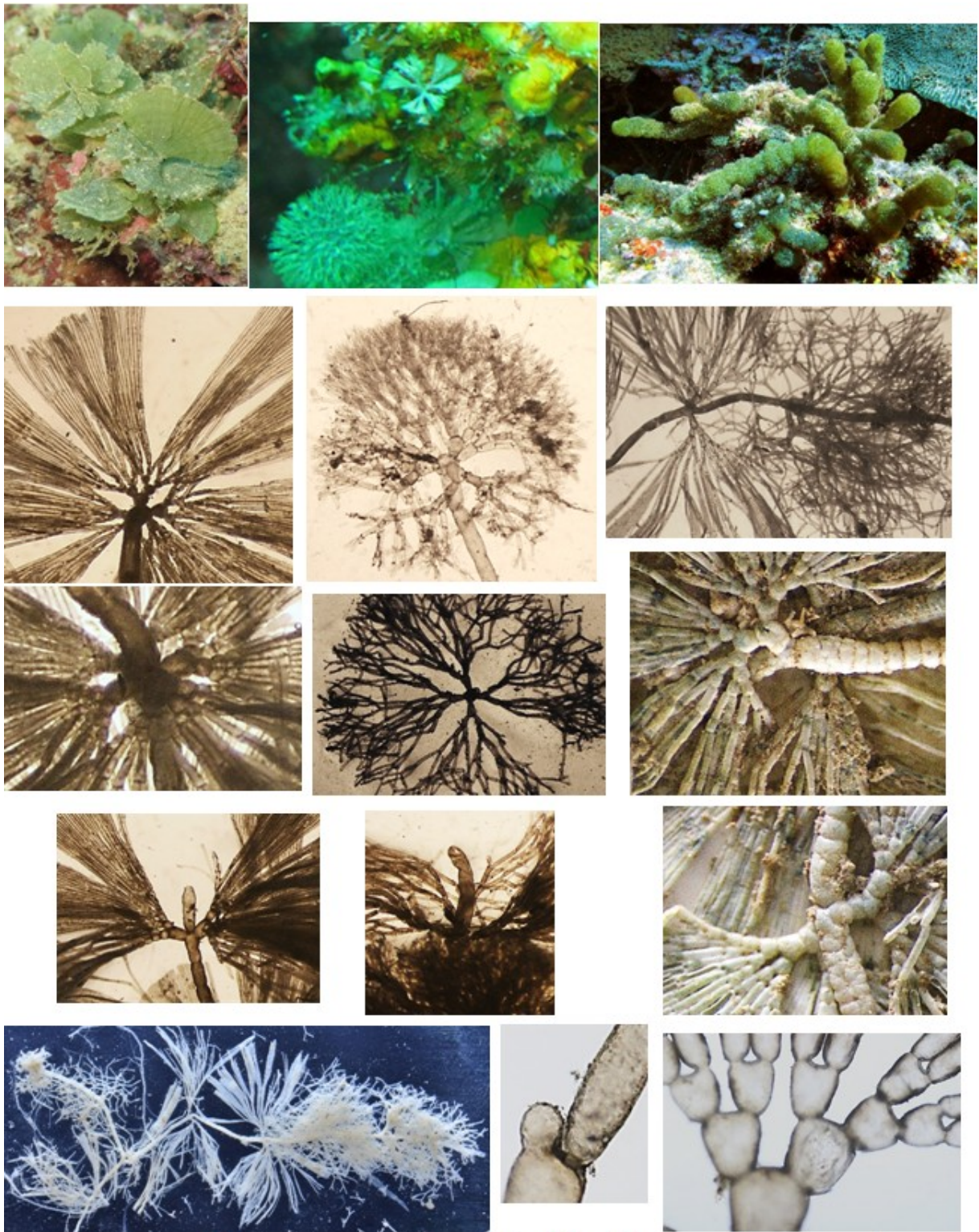


Fig. 2: *Tydemanina expeditionis*: A-D: *In situ* and *ex situ* habit of the thalli. X-X: Morpho-anatomical characters (X) Verticillate stipites at the basis of flabella and glomeruli; (X) Succession of flabella and glomeruli issuing of the main axis; (X) Apex of main axis retrieved at the top of flabella or glomeruli structure showing vertical growth; (X) Septate main axis; (X) Anisomorphic dichotomy; (X) Basis of flabella showing the first articuli

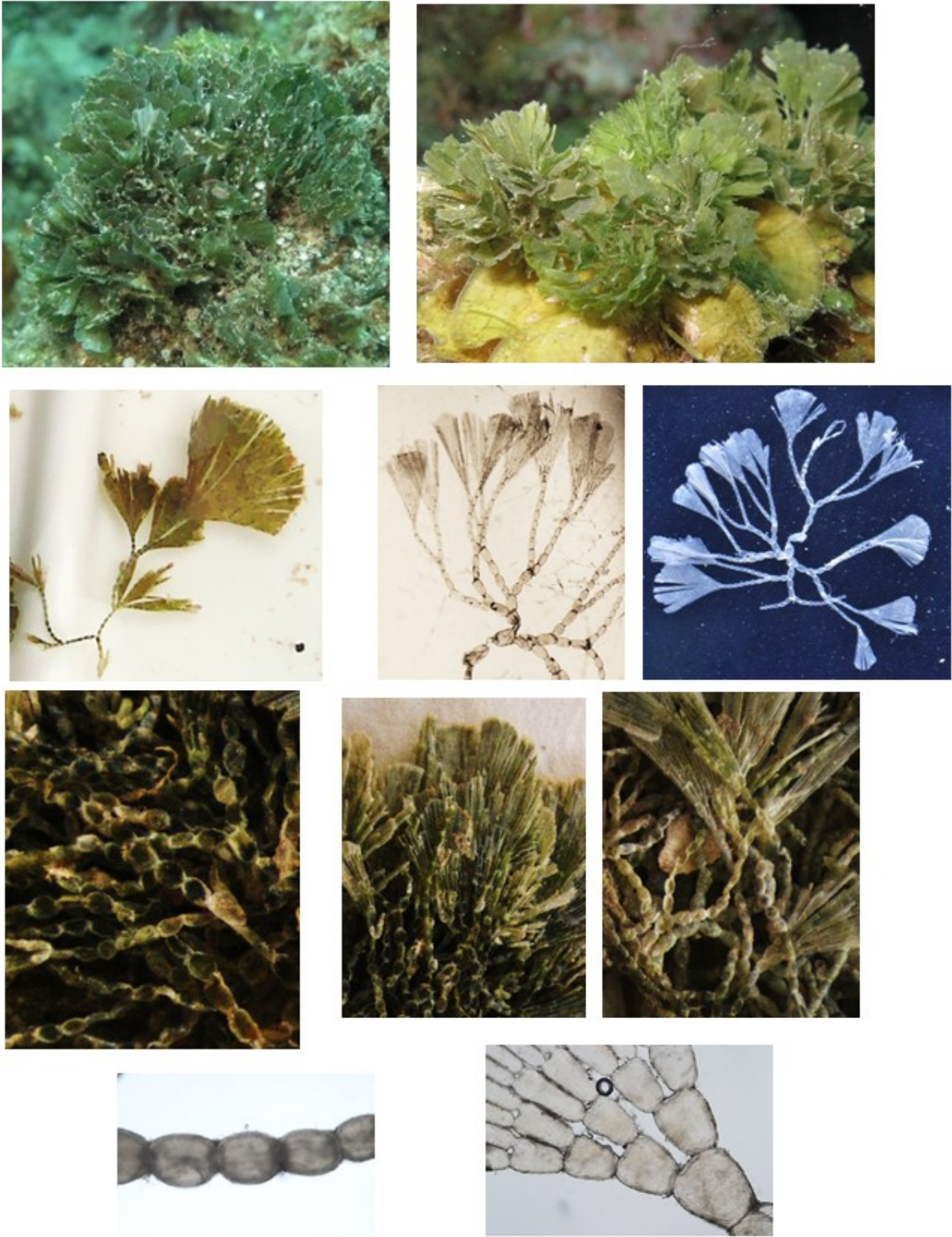


Fig. 3: *Tydemanina gardineri*: A-D: *In situ* and *ex situ* habit of the thalli. X-X: Morpho-anatomical characters: (X) groups of flabella supported by long, moniliform and highly dichotomously divided stipites; (X) focus on beaded and crowded aspect of stipites at the basis of flabella; (X) moniliform and strongly constricted stipites; (X) Basis of flabella showing the first articuli

DISCUSSION

Molecular data and morphology support the resurrection of *Tydemania gardineri*

From both molecular and morpho-anatomical analysis, the specimens studied separate into two distinct groups among the genus *Tydemania*. The first one is assigned to *T. expeditionis* based on both genetic and morpho-anatomical verification. The second genetically distinct group corresponds to *Tydemania gardineri* in its morpho-anatomical features based on the description of Gepp and Gepp (1911). Meinesz (1981), based on previous studies and his own observations, synonymized *T. gardineri* with *T. expeditionis*, emphasizing that the differences in siphon diameter were not significant and hypothesizing that the flabelliform thalli were juvenile or restricted forms of *T. expeditionis* under unfavorable environmental conditions. Here, we bring the proof that the genus *Tydemania* is composed of two distinct and well-supported species, namely *T. expeditionis* and *T. gardineri* (Figure 1 and 5). Statistical analysis of morpho-anatomical data on filament sizes based on a large collection of samples highlighted that the main axis is thinner in most of the specimens assigned to *T. gardineri*, as well as the flabella filament diameter at the apices, these latter difference being well-marked and undoubtful (Table 1). We thus retrieved the argument brought by Gepp and Gepp and confirm this morphological character as diagnostic to discriminate both species. The general habit of the thalli is also useful for species identification, with *T. gardineri* lacking glomeruli and only having numerous flabellules from the main axis, and with *T. expeditionis* only having a few flabella if any. This gives *T. gardineri* the appearance of a dense tufts or patches of flabella (Fig. 3). In *T. gardineri*, the main axis creeps along the substrate rather than growing upright as in *T. expeditionis*. The form and the length of stipites supporting the flabellules are also distinguishable, being long, monoliform (beaded aspect) and highly dichotomously divided in *T. gardineri* (Fig. 3), while short and reduced to a simpler form (few and thickset segment) in *T. expeditionis*. These morphological significant differences are resumed in Table 1.

We were not able to incorporate specimens from the type localities of *T. gardineri* (Chagos Archipelagos or Amirante islands) in this study. Nevertheless, the specimens that we used are from close localities (within the WIO). Along with the morphological evidence with *T. gardineri* description, this gives confidence in the conclusion that the lineage in question is in fact *T. gardineri*.

Quid of *Tydemania mabahithae*?

The reappraisal of *T. gardineri* raises the question of the status of a third species, *T. mabahithae*, described by Nasr (1939), which only has glomeruli. The species was also synonymized to *T. expeditionis* by Meinesz (1981) who made this decision from morphological analysis of several samples collected in the type-locality (Red sea). The Red Sea samples were morphologically similar to the description of *T. mabahithae* by being composed of glomeruli only, but did not differ from *T. expeditionis* in siphon diameter. Our molecular analysis concurs with Meinesz, as our specimens from the Red Sea (Egypt, Sudan) bearing exclusively glomeruli clearly fell in the *T. expeditionis* clade. The siphon diameter of our samples fell inside the size ranges of *T. expeditionis*, as previously reported by Meinesz (1981). In conclusion, we confirm the synonymization of *T. mabahithae* under *T. expeditionis*.

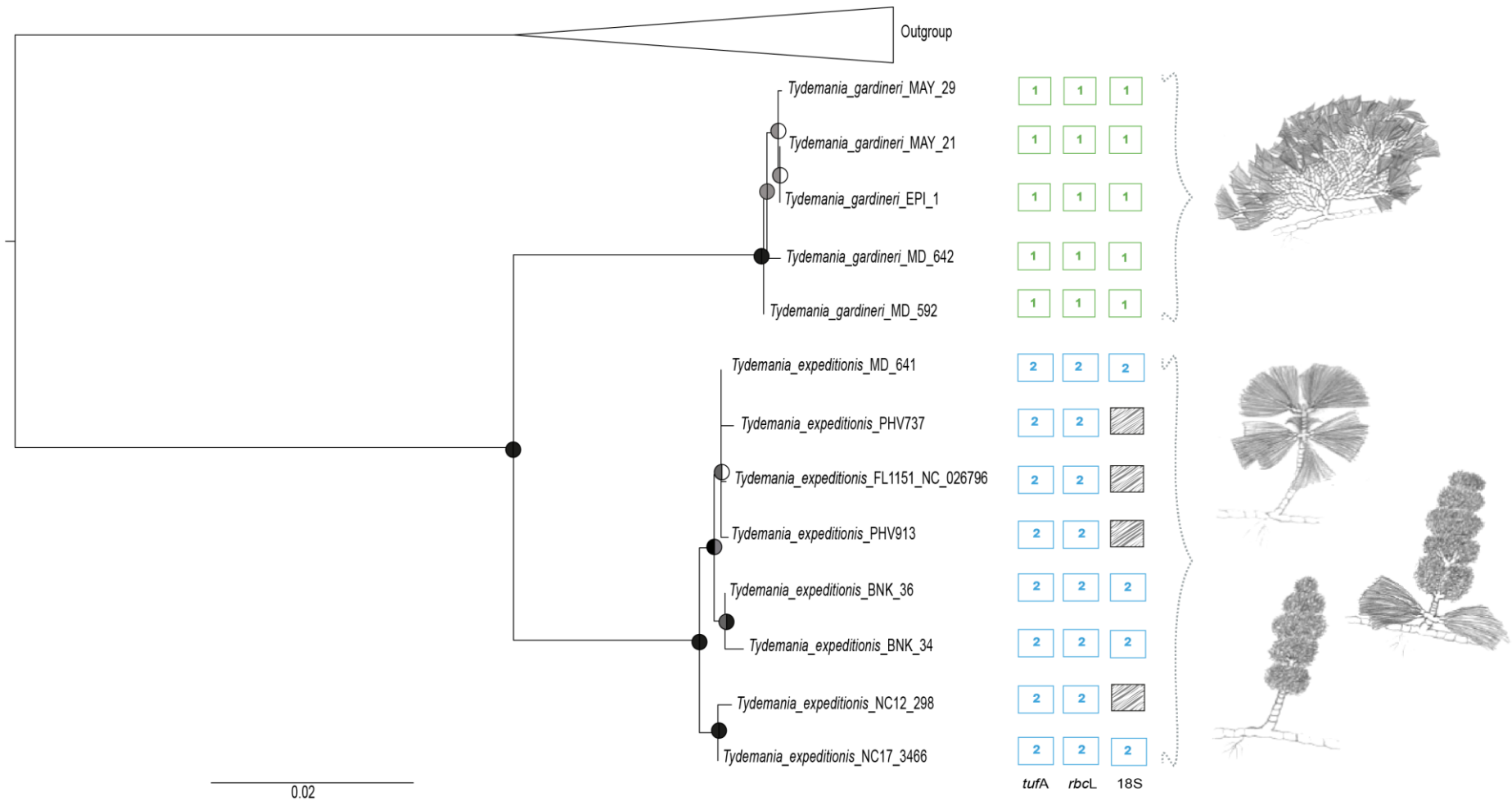


Fig 4: Maximum likelihood tree reconstruction from the concatenated matrix (*tufA*, *rbcL* and 18S rDNA). Circles at each nodes represent MI bootstrap values (left) and Posterior probabilities (right). Black circles indicate high support (bs>90 and PP >95), grey circles indicate low support (bs<90 and PP <95), and white circles indicate incongruence between maximum likelihood and Bayesian trees. Species delimitations results for each markers is reported: Numbers in colored box indicate in which group the sample is falling. Blue color refers to the species *T. expeditionis*, green to *T. gardineri* while gray color indicate the lack of sample sequences available for the marker. Distribution and extern habit characterizing the two species are indicated on the right

Table 1: Morpho-anatomical characters and geographical distribution of *Tydemania expeditionis* and *Tydemania gardineri*. Bold values refer to the descriptions of Gepp & Gepp (1911). Ms: mean size.

Morpho-anatomical characters	<i>Tydemania expeditionis</i>	<i>Tydemania gardineri</i>
Habit	Ascending structures formed by the succession of glomeruli and/or flabella (less marked)	Caespitose patch of flabella issuing of creeping main axis
Glomeruli	Predominant when present/ Lack in flabella strictly form	Always absent
Flabella	Sometimes absent (glomeruli strictly form)	Always present
Diameter of the main axis (μm)	360 to 760 (ms: 515 \pm X) (450-500)	285 to 570 (ms: 426 \pm X) (250-400)
Diameter of flabella siphons at apices (μm)	60-110 (ms: 78.5 \pm X) (Min. 63)	30-60 (ms: 44.4 \pm X) (50-40)
Flabella form and number	Flabella arising singly or in pairs from a same stipite forming lightly groups of 1-4. Flabella fewer but often bigger	Flabella generally small but numerous, assembled in dense groups of several dozens of individuals
Stipite	Short, thickset and fewly divided dichotomously (1-2)	Long, highly dichotomously divided, monoliform with strong constrictions (beaded filaments). Crowded aspect at the basis of the flabella issuing from the superposed filaments of stipites
Stipite aspect	Monoliform to septate	Monoliform
Stipite attachment in main axis	In whorls arising in two or four parts at same level of the main axis.	Unique arising from the main axis
Growth	Horizontal and vertical growth (main axis both creeping and ascending)	Horizontal growth (creeping main axis only)
Distribution	Indo-Pacific Red Sea	WIO only

Geographical distribution of *Tydemania* species

Based on our collections, *Tydemania gardineri* distribution appears to be restricted to the WIO whereas *T. expeditionis* is found across the Indo-Pacific region and Red Sea. Range limits of *T. expeditionis* could be the northern coast of Madagascar for the eastern distribution limit to Japan and Fiji in its western limits. The two species live in sympatry in Madagascar. Several records of *T. gardineri* are reported from Taiwan by Shao (2003-2014) and New Caledonia by Farghaly (1980) but these specimens have not been confirmed with molecular data and the identifications were based on the only presence of flabella. However, among our collections, some specimens of New Caledonia (e.g., NOU087203 and NOU087205) were composed of flabella only, but genetically ranged among *T. expeditionis*, and microscopic observations remove all ambiguities. We thus suspect that the specimens reported by Farghaly were flabelliform of *T. expeditionis*. Evolutionary and diversification patterns of the genus need to be further studied to better understand and explained these distribution schemes.

Taxonomical treatment:

We resurrect *Tydemanina gardineri* and summarise the taxonomical diagnosis of the genus and of the two *Tydemanina* species.

***Tydemanina*, Weber Bosse, 1901**

Type species: *Tydemanina expeditionis* Weber Bosse

Modified diagnosis from Weber-van-Bosse, (1901)

***Tydemanina gardineri*, Gepp and Gepp 1911**

Holotype: not designated by the authors. We propose to nominate the specimen **MDXX (NOUXX)** from Madagasar as a lectotype of the species

Syntype localities: Chagos Archipelago and Amirante Islands (Gepp & Gepp, 1911, Silva, Basson & Moe, 1996).

Original diagnosis from Gepp & Gepp (1911): "Plants low, laxly caespitose, calcified. Main axis prostrate, monosiphonous, cylindric, 250-400 µm thick, now and again emitting branches, some which are cylindric and bear rhizoids (which are tough and adhere closely to the substratum), and others which are monoliform and divide trichotomously and then dichotomously 5-6 times, divaricately, at short intervals, and in alternate planes, and bear ultimately the flabella on 4-6 beaded stipites (250 µm diam.); the flabella are monostromatic and composed of laterally connate, dichotomously branched filaments, 50 µm in diam. (rarely 40 µm) above, 200 µm at base, where the articuli are very short. Glomeruli absent."

Remarks: Some others morphological characters appears relevant to distinguish the species: The thalli presents a horizontal growth by creeping main axis. The light ascending aspect comes from the flabella structures but the apex of the main axis is not retrieved among them.

Specimens studied:

DNA and morphological analysis: Housed at NOU: Mayotte, Tanakari, 2016: MAY_30 (NOU087208), MAY_21 (NOU087206), MAY_29 (NOU087207), Mayotte, N'gouja, 2016: MAY_40 (NOU087209); Madagascar, Radama island, Nosy Ovy, 2016: MD_592 (NOU087211), MD_594 (NOU087213), MD_593 (NOU087212), Madagascar, Radama island, Nosy Antanimora, 2016: MD_642 (NOU087214); French Southern and Antarctic Lands, Scattered Islands, Banc du Geysier, 2016: EPI_1 (NOU087210); Housed at GENT: Tanzania, Mtwara, 2008: TZ0264, TZ0453.

Digitalized herbarium: Seychelles (Coppejans et al., 2001), housed in Leiden Museum: L.3958458.

Distribution: Restricted to the WIO region: Chagos archipelagos and Amirante island (Gepp and Gepp 1911, Silva, Basson & Moe 1996: 883); Madagascar (this study), Mayotte (this study), Banc du Geysier (this study), Tanzania (this study), Seychelles (Coppejans et al., 2001); Asia: Taiwan * (Shao 2003-2004).

N.B.: the localities indicated with "*" are thought to be erroneous records from misleading species identification (here referring to *T. expeditionis* rather than *T. gardineri*).

***Tydemania expeditionis*, Weber Boss 1901**

Holotype: XX

Syntype localities: various in Indonesia (Weber-van Bosse, 1901)

Diagnosis: Since the original diagnose of the species from Weber-van-Bosse is the same as the genus, we report here the description proposed by Gepp & Gepp (1911): "Plants more or less calcified, glaucous green, moderately large, about 12 cm. long simple or with a few main branches above. Main axis prostrate below, cylindrical, monosiphonous, straggling, tough, about 400 -450 um thick, now and again putting out branches, some of which put out a few rhizoids, and others which sometimes bear a few lateral flabella at short irregular intervals below, and above **always** bear a series of glomeruli which arise at intervals of about 1 cm; the flabella (1-1.5 cm. long) are short-stalked, beaded at base, monostromatic, calcified, and composed of laterally connate dichotomous filaments, which taper from 250 um at the base to 63 um at the apices; the glomeruli are often contiguous and are composed of **four** verticillate branches which divide repeatedly, dichotomously and divaricately in alternate planes and at short distances onto a sub-spheroid tangle of laxly interwoven ramelli (Gepp and Gepp,1911)

Remarks: Some others morphological characters appears relevant to distinguish the species: Some specimens do not bear glomeruli contrary to the description of Gepp & Gepp (1911); the glomeruli and flabella stipites both arising from the main axis in whorls (not only the glomeruli and not always composed of four verticillate branches as presented in the description); the growth of the thalli is both horizontal and vertical: the main axis is both creeping and ascending with its apex retrieved at the end of flabella and/or glomeruli succession.

Specimens studied:

DNA and morphological analysis: Housed at NOU: Papua New Guinea, Madang, 2012: PHV008 (NOU087070), PHV737 (NOU087071), PHV913 (NOU087073); Madagascar, Radama island, Nosy Antanimora, 2016: MD_641 (NOU087193) ; Indonesia, Northern Sulawesi, Bunaken, 2014): BNK_1 (NOU087194), BNK_11 (NOU087195), BNK_28 (NOU087196), BNK29 (NOU087197), BNK_30 (NOU087198), BNK_34 (NOU087199), BNK_36 (NOU087201), BNK_35 (NOU087200); New Caledonia, Grande Terre, Eastern lagoon, 2012: NC12_298 (NOU087203), NC12_287 (NOU087202); and 2017: NC17_3465 (NOU087204), NC17_3466 (NOU087205); New Caledonia, Astrolabe, 2014 : LOY_19-2 (NOU087076); New Caledonia , Loyalties Islands, Ouvea, 2014: LOY_20 (NOU087085), LOY_21 (NOU087140); Housed at GENT: Sudan, Kebir, 2010: HV02644; Egypt, Marsa Alam, 2011 : HV03410, HV03414 HV03456

Morphological analysis only: Housed at NOU : Salomon Islands, Lologhan island, 2004: S822_66 (NOU087216); Papua New Guinea, Kavieng, 2014; KVG14_CP111 (NOU087217); Papua New Guinea, Madang, 2012: PAP023 (NOU087220), PHV460 (NOU087221); Vanuatu, Santo, Aoré island, 2006: VU0132-VT1006 (NOU087218), VU1321-VT1006 (NOU087235); Vanuatu, Tuvana Island, 2006: VU481-VT1016 (NOU087234); Fiji Islands, Vanua Levu, 2007: FJ07-055a (NOU087219), FJ07-048 (NOU087232), FJ07-074 (NOU087233); Fiji Islands, Kadavu, 2007: FJ07-885 (NOU087231); New Caledonia, Beautemps beaupres, 2005: NC05-968 (NOU087222); New Caledonia, Astrolabe, 2005: NC05-800 (NOU087223); New Caledonia, Loyalties Islands, Ouvea, 2005: NC05-573 (NOU087227), NC05-665 (NOU087224); New Caledonia, Loyalties Islands, Lifou, 2005: NC05-438 (NOU087225); New Caledonia, Loyalties Islands, Maré, 2005: NC05-300 (NOU087226); New Caledonia, Grande Terre, Eastern Lagoon, 2007: NC07-310 (NOU087228), NC07-212 (NOU087229), NC07-249 (NOU087230); Madagascar, Radama island, Nosy Antanimora: MD_666 (NOU087236).

Distribution: Africa: Egypt (Marconi et al. 2011, this study), Tanzania* (incl. Zanzibar) (Coppejans, Leliaert & De Clerck 2000), Sudan (this study). Indian Ocean Islands: Amirante Islands* (Silva, Basson & Moe 1996), Andaman Islands* (Silva, Basson & Moe 1996), Chagos Archipelago* (Silva, Basson & Moe 1996), Maldives (Silva, Basson & Moe 1996, this study), Nicobar Islands (Silva, Basson & Moe 1996), Seychelles* (Silva, Basson & Moe 1996). South-west Asia: India (Silva, Basson & Moe 1996, Sahoo et al. 2001, Gupta 2012, Rao & Gupta 2015). Asia: China (Tseng 1984, Liu 2008), Japan (Okamura 1936, Segawa 1981, Yoshida, Nakajima & Nakata 1990, Yoshida 1998, Yoshida, Suzuki & Yoshinaga 2015), South China Sea (Phang et al. 2016), Taiwan (Shao 2003-2014, Anon. 2012, Anon. 2012). South-east Asia: Indonesia (Verheij & Prud'homme van Reine 1993, Atmadja & Prud'homme van Reine 2014), Philippines (Silva, Meñez & Moe 1987, Ang, Sin Man Leung & Mei Mei Choi 2014), Vietnam (Tien 2007, Nguyen et al. 2013). Australia and New Zealand: Lord Howe Island (Lewis 1987), Papua New Guinea (Coppejans et al. 2001), Queensland (Lewis 1987, Phillips 1997, Phillips 2002, Bostock & Holland 2010). Pacific Islands: American Samoa (Skelton et al. 2004), Central Polynesia (Tsuda & Walsh 2013), Federated States of Micronesia (Lobban & Tsuda 2003, Lobban & Tsuda 2003, Tsuda 2006), Fiji (N'Yeurt, South & Keats 1996, South & Skelton 2003, Littler & Littler 2003, this study), Guam (Lobban & Tsuda 2003, Lam & Zechman 2006), Mariana Islands (Tsuda 2003), Marshall Islands (Taylor 1950), New Caledonia (Payri 2007, this study), Republic of Palau (Ohba et al 2007), Solomon Islands (Womersley & Bailey 1970 ; this study), Vanuatu (this study).

N.B.: the localities indicated with "*" are thought to be erroneous records from misleading species identification (referring to *T. gardineri* rather than *T. expeditionis*)

Annexe 11 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données *tufA* sur les Rhipiliaceae

PSH 1 (support = 0.499)

Callipsygma_wilsonii_HV03983, H.0890

PSH 2 (support = 0.916)

MD_255, MD_254

PSH 3 (support = 0.950)

SUP17_3289, CP15_1830, CP15_1639, CP15_1898, Rhipiliopsis_sp_TS1651_KU361954, NC17_3459, Rhipiliopsis_sp_TS1632_KU361953, CP15_1425, NC17_3509, CP15_1055, SUP17_3360, SUP17_3388, NC17_3091, CP15_1003_bis, IDP13_CP328, MD_333, MD_725, CP15_1512b, CP15_1512, NC17_3112, NC17_3115, NC17_3118

PSH 4 (support = 0.501)

Rhipiliopsis_peltata_JFC00414, H.0891

PSH 5 (support = 1.000)

M05_132

PSH 6 (support = 0.949)

MD_128, MD_478, MD_601, MD_543

PSH 7 (support = 0.906)

SUP17_3301, NC17_3481, NC17_3494

PSH 8 (support = 0.505)

Rhipilia_pusilla_AD-A88532_JQ082493_Australia, Rhipilia_pusilla_G.091_JQ082494_Australia

PSH 9 (support = 0.900)

CP15_1656, CP15_2128

PSH 10 (support = 1.000)

MD_69

PSH 11 (support = 0.983)

MD_560, MD_564

PSH 12 (support = 0.903)

CP15_2102, SUP17_3411

PSH 13 (support = 0.998)

NC15_3566

PSH 14 (support = 0.977)

SUP17_3324, CP15_1605, CP15_1565, SUP17_3331, CP15_1597, SUP17_3397, SUP17_3177, CP15_1598, CP15_1598_bis, SUP17_3329, SUP17_3288, SUP17_3323, SUP17_3179

PSH 15 (support = 0.998)

Rhipiliopsis_profunda_FJ432659_Cayman

PSH 16 (support = 0.512)

CP09_902, CP09_741A

PSH 17 (support = 0.875) NC17_3092, NC17_3120

PSH 18 (support = 0.566)

CP15_1995, CP15_1824, CP15_2101, CP15_1540, KVG14_CP188, PHV916, MAY_41, LYDIO_045, BNK_21, Rhipilia_crassa_HV738_FJ432657_Philippines, BNK_22, MD_638, NC17_3498, CP15_900, KVG14_CP511, CP15_1714, TV_105, CP15_1110, SUP17_3309, JN_114, FJ07_615

PSH 19 (support = 0.813)

CP15_1117, SUP17_3114, NC17_3493, IDP13_CP35, NC17_3457

PSH 20 (support = 0.956)

KVG14_CP555, KVG14_CP237, KVG14_CP457

PSH 21 (support = 0.878)

NC17_3563, TARA_SUP17_3633, CP15_1994, SUP17_328

PSH 22 (support = 0.665)

SUP17_3390

PSH 23 (support = 0.336)

SUP17_3286, SUP17_3296

PSH 24 (support = 0.482)

NC17_3454, SUP17_3200, NC17_3087

PSH 25 (support = 0.513)

NC05_746, IDP13_CP37a

PSH 26 (support = 0.383)

HV03984, HV02290

PSH 27 (support = 0.563)

KVG14_CP973, KVG_627, Rhipilia_coppejansii_GH0011084_JQ082491_Guam, Rhipilia_coppejansii_PIT1044_JQ082492_Guam, MD_698, CP15_1701, CP15_2027, CP15_1997, CP15_1621, CP15_1589, SUP17_3128, TARA_SUP17_3652, SUP058, Rhipilia_nigrescens_H.0864_JQ082496_Australia, S839_882, S851_793A_C, Rhipilia_orientalis_AD-A88388_JQ082497_Australia, FJ07_654, CP15_1020, NC17_3492, FJ07_316, FJ07_802, TV_47, TV_46, HV788, CP15_2063, CP15_1601, IDP13_CP124, CP15_1441, CP15_1623

PSH 28 (support = 0.663)

MD_283

PSH 29 (support = 0.333)

MD_351, MD_350

PSH 30 (support = 0.336)

PHV683, PHV431

PSH 31 (support = 0.667)

PHV258

Annexe 12: Probabilités *a posteriori* des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur *tufA* pour les Rhipiliaceae

PSHs	PP
H.0891, Rhipiliopsis_peltata_JFC00414_NC039526	0.9676
MD_254, MD_255	0.8478
Callipsygma_wilsonis_HV03983_NC_039522, H.0890	0.8428
M05_132	0.8286
CP15_1656, CP15_2128	0.7489
SUP17_3286, SUP17_3296, SUP17_3390	0.6843
NC17_3481, NC17_3494, SUP17_3301	0.6807
MD_69	0.6708
Rhipilia_pusilla_AD-A88532_JQ082493_Australia, Rhipilia_pusilla_G.091_JQ082494_Australia	0.6705
MD_128, MD_478, MD_543, MD_601	0.6352
Rhipiliopsis_profunda_FJ432659_Cayman	0.593
MD_560, MD_564	0.5776
HV02290, HV03984	0.5227
NC05_746, IDP13_CP37a, NC17_3087, NC17_3454, SUP17_3200	0.4827
NC15_3566	0.4741
MD_283, MD_350 MD_351	0.4667
CP15_2102, SUP17_3411	0.464
CP15_1117, IDP13_CP35, NC17_3457, NC17_3493, SUP17_3114	0.4443
NC17_3092, NC17_3120	0.4408
CP15_1639, CP15_1830, CP15_1898, SUP17_3289, CP15_1003_bis, IDP13_CP328, NC17_3459, CP15_1425, NC17_3509, CP15_1055, NC17_3091, SUP17_3360, SUP17_3388, MD_333, MD_725, CP15_1512, CP15_1512b, NC17_3112, NC17_3115, NC17_3118, Rhipiliopsis_sp_TS1632_KU361953, Rhipiliopsis_sp_TS1651_KU361954	0.41315
CP09_741a, CP09_902	0.377
PHV258, PHV431, PHV683	0.3752
NC17_3459, Rhipiliopsis_sp_TS1632_KU361953, Rhipiliopsis_sp_TS1651_KU361954 (alternative)	0.3388
KVG14_CP237, KVG14_CP457, KVG14_CP555	0.3304
MD_333, MD_725 (alternative)	0.32755
CP15_1994, NC17_3563, SUP17_3280, TARA_SUP17_3633	0.3153

Rhipilia nigrescens_HV788_FJ432658, TV_46, TV_47	0.2963
CP15_1441, CP15_1601, CP15_1623, CP15_2063, IDP13_CP124	0.2874
CP15_1003_bis, IDP13_CP328 (alternative)	0.26825
CP15_1512, CP15_1512_b, NC17_3112, NC17_3115, NC17_3118 (alternative)	0.263
Rhipilia nigrescens_H.0864_JQ082496_Australia, Rhipilia orientalis_AD-A88388_JQ082497_Australia, FJ07_654, S839_882, S851_793A	0.258
CP15_1639, CP15_1830, CP15_1898, SUP17_3289 (alternative)	0.237
CP15_1598_bis, CP15_1598	0.2124
CP15_1565, CP15_1597, CP15_1605, SUP17_3177_V2sp5, SUP17_3324, SUP17_3331, SUP17_3397	0.2022
CP15_1425, NC17_3509 (alternative)	0.1737
Rhipilia crassa_HV738_FJ432657_Philippines, BNK_21, _BNK_22, KVG14_CP188, LYDIO_045, MAY_41, MD_638, PHV916, CP15_1110, CP15_1714, CP15_900, FJ07_615, JN_114, KVG14_CP511, NC17_3498, SUP17_3309, TV_105, CP15_1540, CP15_1824, CP15_1995, CP15_2101	0.172
CP15_1055, NC17_3091, SUP17_3360, SUP17_3388 3509 (alternative)	0.1683
CP15_1020, CP15_1589, FJ07_316, FJ07_802, NC17_3492, SUP058, SUP17_3128, TARA_SUP17_3652	0.142
CP15_1621, CP15_1701, CP15_1997, CP15_2027	0.123
CP15_1110, CP15_1714, CP15_900, FJ07_615, JN_114, KVG14_CP511, NC17_3498, SUP17_3309, TV_105 (alternative)	0.1181
Rhipilia coppejansii_GH0011084_JQ082491_Guam, KVG14_CP973, KVG_627, MD_698, Rhipilia coppejansii_PIT1044_JQ082492_Guam	0.1147
CP15_1540, CP15_1824, CP15_1995, CP15_2101 (alternative)	0.0978
Rhipilia crassa_HV738_FJ432657_Philippines, BNK_21, BNK_22, MD_638 (alternative)	0.0843
KVG14_CP188, LYDIO_045, MAY_41, PHV916 (alternative)	0.08

Annexe 13 : Supports (ML) des partitions de hPTP pour le jeu de données *rbcl* sur les Rhipiliaceae

PSH 1 (support = 0.308)

MD_601, MD_597, MD_598, MD_279

PSH 2 (support = 1.000)

Rhipiliopsis_spB3_MD_69

PSH 3 (support = 1.000)

Rhipiliopsis_peltata_JFC00414

PSH 4 (support = 0.826)

SUP17_3297, NC17_3443, NC17_3497, NC17_3456, NC17_3455, NC17_3520, NC17_3441, SUP17_3301, SUP17_3305

PSH 5 (support = 0.485)

NC17_3120, NC17_3092_bis

PSH 6 (support = 0.701)

CP15_1746, CP15_2065, CP15_1540, CP15_1542, CP15_1541, CP15_1741, CP15_1744, CP15_1703, CP15_1706, CP15_1710, CP15_1745, CP15_1668, CP15_1826, CP15_1630, CP15_1915, CP15_2068, CP15_2069, CP15_2101, CP15_1669

PSH 7 (support = 0.745)

MAY_41, KVG14_CP188, PHV_915

PSH 8 (support = 1.000)

Callipsygma_wilsonii_HV03983

PSH 9 (support = 1.000)

Callipsygma_sp_MD_255

PSH 10 (support = 0.415)

MD_725, MD_333, CP15_1512, NC17_3112, NC17_3118, NC17_3115, CP15_1965, CP15_1641, CP15_1640, SUP17_3316, CP15_1776, CP15_1642, CP15_1596, CP15_1564, PHV191, NC12_297, NC17_3459, CP15_1425, NC17_3509, CP15_1055, CP15_1056, SUP17_3322, SUP17_3388, NC17_3084, IDP13_CP328, CP15_1003

PSH 11 (support = 0.772)

SUP17_3389, SUP17_3286, SUP17_3392

PSH 12 (support = 0.505)

Rhipilia_pusilla_AD-A88532, Rhipilia_pusilla_G093_JQ082484

PSH 13 (support = 0.711)

Rhipiliopsis_sp_AB619257, Rhipiliopsis_sp_AB619261

PSH 14 (support = 1.000)

Rhipiliopsis_profunda

PSH 15 (support = 0.343)

NC17_3119, NC17_3122, NC17_3495, NC17_3439, NC17_3454, SUP17_3176, NC17_3121, NC17_3438

PSH 16 (support = 0.690)

NC17_3114, CP15_1117, NC17_3496, CP15_1114, CP15_1111, CP15_1110, CP15_901, CP15_1115, CP15_900, CP15_960, CP15_1109, SUP17_3204, NC17_3498, SUP17_3233, SUP17_3180, SUP17_3204b, SUP17_3234, CP15_1714, FJ07_202, SUP17_3256, CP15_1713

PSH 17 (support = 0.534)

KVG_555, KVG_237, KVG14_CP457

PSH 18 (support = 0.347)

NC17_3563, SUP17_3302, CP15_2098

PSH 19 (support = 0.811)

BNK_17, BNK_19, BNK_21, HV748, MD_606, BNK_18, BNK_23, BNK_5

PSH 20 (support = 0.999)

SUP17_3179

PSH 21 (support = 1.000)

Rhipilia_tomentosa_325647

PSH 22 (support = 0.930)

H.0880, H.0889, HV03984

PSH 23 (support = 0.865)

CP15_1405, CP15_1104, CP15_1085, CP15_1262, CP15_1261, SUP17_3263, SUP17_3239, SUP17_3128, NC17_3490, SUP17_3279, SUP17_3287, CP15_2078, CP15_973, CP15_1568, CP15_1569, CP15_1211, CP15_1101, CP15_1758, CP15_1629, CP15_1997, CP15_1988, CP15_1989, KVG14_CP613, MAY_15, MD_698, Rhipilia_coppejansii_PIT1044_JQ082480, FJ07_728b, Rhipilia_coppejansii_GH0011084_JQ082481, Rhipilia_orientalis_AD-A88388, Rhipilia_orientalis_AD-A88500_JQ082488, S839_882, Rhipilia_nigrescens_H.0847_JQ082496, Rhipilia_nigrescens_H.0864_JQ082490

PSH 24 (support = 0.830)

CP15_1442, CP15_1920, CP15_1601

PSH 25 (support = 0.920)

PHV258

PSH 26 (support = 0.920)

PHV494

PSH 27 (support = 0.698)

MD_560

PSH 28 (support = 0.433)

CP15_1598_bis, MD_351

PSH 29 (support = 0.483)

TV_47

PSH 30 (support = 0.483)

TV_46

Annexe 14: Probabilités *a posteriori* des partitions définies par la méthode bGMYC sur le marqueur *rbcL* pour les Rhipiliaceae

PSHs	PP
Rhipiliopsis_peltata_JFC00414_NC039526	0.9151
MD_279, MD_597, MD_598, MD_601	0.9007
Callipsygma_wilsonis_HV03983_NC039522	0.8676
SUP17_3286, SUP17_3389, SUP17_3392	0.8389
MD_255	0.8333
MD_69	0.7894
NC17_3092_bis, NC17_3120	0.7554
KVG14_CP188, MAY_41, PHV_915	0.7186
Rhipilia_tomentosa_325647	0.7079
SUP17_3179	0.6901
Rhipiliopsis_profunda_FJ432647	0.6689
Rhipiliopsis_sp_AB619257, Rhipiliopsis_sp_AB619261	0.6486
Rhipilia_pusilla_AD-A88532_JQ082486, Rhipilia_pussilla_G093_JQ082484	0.6383
H.0880, H.0889, HV03984	0.6221
TV_46, TV_47	0.6037
CP15_1442, CP15_1601, CP15_1920	0.6001
PHV258, PHV494	0.5847
KVG14_CP457, KVG_237, KVG_555	0.5024
Rhipilia_crassa_H0748_FJ432645, BNK_17, BNK_18, BNK_19, BNK_21, BNK_23, BNK_5, MD_606	0.484
MD_333, MD_725	0.4529
CP15_2098, NC17_3563, SUP17_3302	0.4521
NC17_3119, NC17_3121, NC17_3122, NC17_3438, NC17_3439, NC17_3454, NC17_3495, SUP17_3176	0.4353
SUP17_3297, SUP17_3301, SUP17_3305	0.4321
CP15_1114, CP15_1117, NC17_3114, NC17_3496	0.4251
Rhipilia_nigrescens_H.0847_FJ432646, Rhipilia_nigrescens_H.0864_JQ082490, Rhipilia_orientalis_AD-A88388JQ082489, Rhipilia_orientalis_AD-A88500_JQ082488, FJ07_728b, S839_882	0.4087
CP15_1512, NC17_3112, NC17_3115, NC17_3118	0.3939
CP15_1003, IDP13_CP328	0.3898
NC17_3441, NC17_3443, NC17_3455, NC17_3456, NC17_3497, NC17_3520, SUP17_3297, SUP17_3301, SUP17_3305	0.3847
MD_560	0.3713
Rhipilia_coppejansii_GH0011084_JQ082481, KVG14_CP613, MAY_15, MD_698, Rhipilia_coppejansii_PIT1044_JQ082480	0.3688
CP15_1629, CP15_1758, CP15_1988, CP15_1989, CP15_1997	0.3395
CP15_1540, CP15_1541, CP15_1542, CP15_1630, CP15_1668, CP15_1669, CP15_1703, CP15_1706, CP15_1710, CP15_1741, CP15_1744, CP15_1745, CP15_1746, CP15_1826, CP15_1915, CP15_2065, CP15_2068, CP15_2069, CP15_2101	0.3374
CP15_1109, CP15_1110, CP15_1111, CP15_1115, CP15_1713, CP15_1714, CP15_900, CP15_901, CP15_960, FJ07_202, NC17_3498, SUP17_3180, SUP17_3204, SUP17_3204b, SUP17_3233, SUP17_3234, SUP17_3256	0.3004
CP15_1598_bis, MD_351	0.2827
CP15_1564, CP15_1596, CP15_1640, CP15_1641, CP15_1642, CP15_1776, CP15_1965, SUP17_3316	0.2671

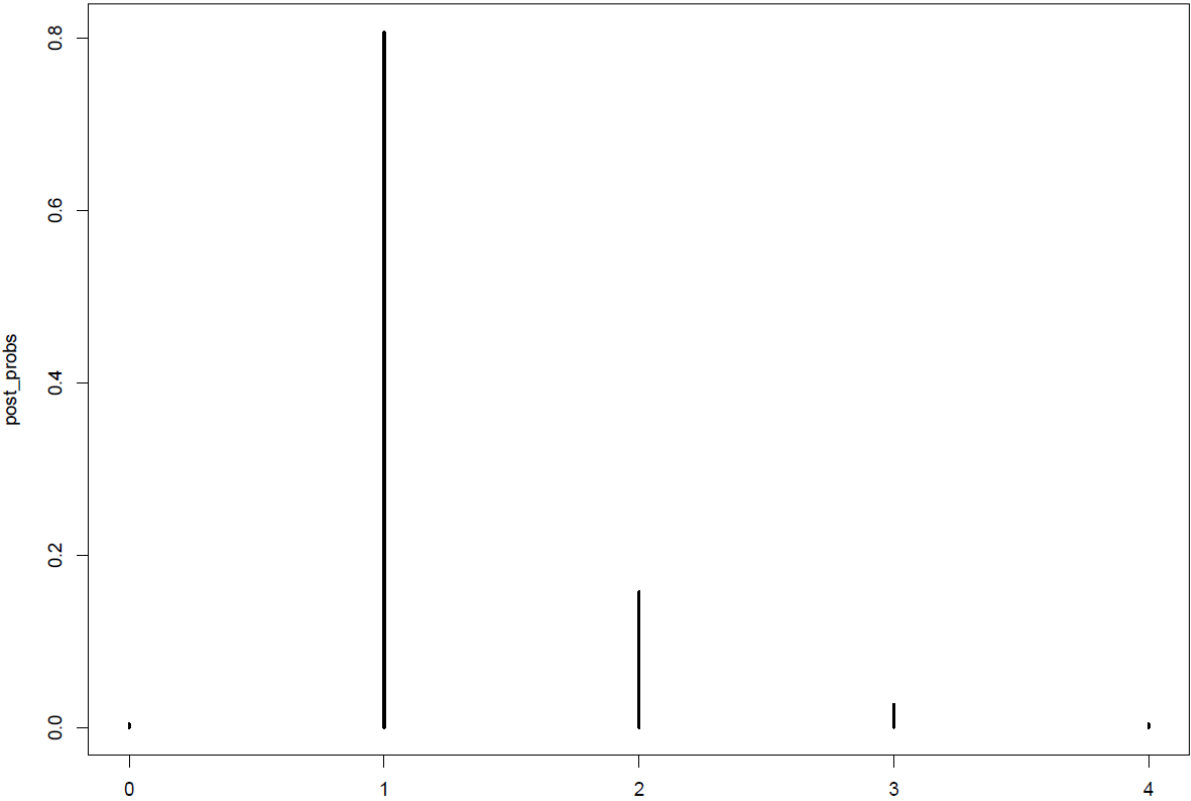
CP15_1085, CP15_1101, CP15_1104, CP15_1211, CP15_1261, CP15_1262, CP15_1405, CP15_1568, CP15_1569, CP15_2078, CP15_973, NC17_3490, SUP17_3128, SUP17_3239, SUP17_3263, SUP17_3279, SUP17_3287	0.2555
NC12_297, NC17_3459, PHV191	0.2022
CP15_1425, NC17_3509, CP15_1055, CP15_1056, NC17_3084, SUP17_3322, SUP17_3388	0.1663

Annexe 15 : Détails de distribution des espèces d'Udoteaceae et régions, domaines et sous-domaines correspondants. A l'échelle des régions : IAA = Indian-Australasian Archipelago ; OI = Océan Indien ; A = Atlantique ; PC = Pacifique central ; PE= Pacifique Est. A l'échelle des domaines : CIP = Indo-Pacifique central ; WIP =Indo-Pacifique Ouest ; TA : Atlantique tropical : TNA= Nord Atlantique Tempéré ; EIP : Indo-Pacifique Est ; TEP : Pacifique Est tempéré. A l'échelle des sous-domaines, acronymes identiques aux domaines, avec ajout de : Mi= Micronésie ; Me= Mélanésie ; SK= Sud Kuroshio ; TC= Triangle de Corail.

Espèces	Distribution	Régions	Domaines	Sous-domaines
Udotea_spf1_CP15_1433	Nouvelle-Calédonie, Chesterfield	IAA	CIP	Me
Udotea_papillosa_MD_53	Madagascar, Glorieuses, Indonésie	OI, IAA	WIP, CIP	WIP, TC
Udotea_indica_MD_413	Madagascar, Pakistan	OI	WIP	WIP
Udotea_orientalis_MD_497	Madagascar, Philippines	OI, IAA	WIP, CIP	WIP, TC
Udotea_spf2b_MAD_1228	Madagascar	OI	WIP	WIP
Udotea_spf3_MAD_1919	Madagascar, Juan de Nova	OI	WIP	WIP
Udotea_sp_PAC_CP15_809	Antilles, Floride, Bahamas, Colombie, Jamaïque	A	TA	TA
Udotea_conglutinata_PAC_CP15_782	Antilles, Mexique, Bahamas, Floride	A	TA	TA
Udotea_glaucescens_C_FJ07_801_12	Fidji, Vanuatu, Salomon, Tonga	IAA	CIP	Me
Udotea_cyathiformis_PAC_CP15_63	Antilles, Panama, Colombie, Floride, Belize	A	TA	TA
Udotea_unistratea	Jamaïque, Belize	A	TA	TA
Rhipidosiphon_lewmanomontiae	Okinawa, Thaïlande	IAA	CIP	TC, SK
Rhipidosiphon_floridensis	Panama	A	TA	TA
Rhipidosiphon_sp4_KVG14_CP923	Papouasie Nouvelle-Guinée	IAA	CIP	Me
Rhipidosiphon_sp9_NC17_3417	Nouvelle-Calédonie, Surprises, Papouasie Nouvelle-Guinée, Hawaii	IAA; PC	CIP; EIP	Me, EIP
Rhipidosiphon_sp1b_NC17_3463	Nouvelle-Calédonie	IAA	CIP	Me
Rhipidosiphon_javensis_MD_546	Madagascar, Juan de Nova, Mayotte, Maldives, Bunaken, Papouasie Nouvelle-Guinée, Surprises	IAA, OI	CIP, WIP	Me, TC, WIP
Rhipidosiphon_sp10_MAY_26	Mayotte, Madagascar	OI	WIP	WIP
Penicillus_capitatus_GUA_179	Antilles, Jamaïque, Bermudes, Panama, Floride, Colombie	A	TA	TA
Penicillus_dumetosus_PAC_CP15_627	Antilles, Floride, Panama	A	TA	TA
Penicillus_pyriiformis_PAC_CP15_305	Antilles, Floride, Panama, Iles Vierges, Jamaïque	A	TA	TA
Penicillus_nodosus_CP15_1863	Nouvelle-Calédonie, Maldives, Lizard IS (Australie)	IAA, OI	CIP, WIP	WIP, Me
Rhipocephalus_oblongus_GUA_176	Antilles, Floride	A	TA	TA

Rhipocephalus_phoenix_PAC_CP15_84 2	Antilles, Jamaïque, Floride, Mexique, Colombie, Panama	A	TA	TA
Poropsis_sp1_C_SUP17_3391_GLO170	Glorieuses, Nouvelle-Calédonie	IAA, OI	CIP, WIP	WIP, Me
Udotea_flabellum_PAC_CP15_215	Antilles, Mexique, Bermudes, Floride, Bahamas, Panama, Jamaïque	A	TA	TA
Udotea_dotyi_PAC_CP15_352	Antilles, Honduras	A	TA	TA
Udotea_dixonii_C_709_156	Antilles, Floride, Jamaïque	A	TA	TA
Udotea_argentea1_KVG14_CP398	Papouasie Nouvelle-Guinée	IAA	CIP	Me
Udotea_occidentalis_GUA_146	Antilles	A	TA	TA
Udotea_geppiorum_CP15_1610	Tonga, Fidji, Nouvelle-Calédonie, Surprises, Chesterfield, Salomon, Papouasie Nouvelle-Guinée, Hawaï, Iles Carolines (Palao)	IAA; PC	CIP; EIP	EIP, Me, Mi
Udotea_sp1_CP15_1450	Nouvelle-Calédonie, Chesterfield	IAA	CIP	Me
Udotea_argentea2_MD_466	Madagascar, Glorieuses, Mayotte, Juan de Nova	OI	WIP	WIP
Tydemania_expeditionis_BNK_34	Egypte, Soudan, Madagascar, Glorieuses, Maldives, Bunaken, Philippines, Taïwan, Okinawa, Guam, Papouasie Nouvelle-Guinée, Salomon, Vanuatu, Nouvelle-Calédonie, Fidji	OI, IAA	WIP, CIP	WIP, Me, TC, SK, Mi
Tydemania_gardineri_MAY_21	Madagascar, Mayotte, Tanzanie	OI	WIO	WIP
Flabellia_petiolata	Méditerranée	A	TNA	TNA
Chlorodesmis_fastigiata_NC17_3416	Nouvelle-Calédonie, Chesterfield, Surprises, Polynésie-Française, Guam, Okinawa, Lizard Is (Australie), Cook Is.	IAA; PC	CIP; EIP	EIP, Me, Mi, SK
Chlorodesmis_sp1a_KVG14_CP547	Papouasie Nouvelle-Guinée	IAA	CIP	Me
Chlorodesmis_sp1b_MD_490	Madagascar, Mayotte, Juan de Nova	OI	WIP	WIP
Chlorodesmis_sp3b_PAP244	Papouasie Nouvelle-Guinée	IAA	CIP	Me
Chlorodesmis_sp5_GLO_134	Glorieuses, Maldives	OI	WIP	WIP
Chlorodesmis_sp2_MAD_1871	Madagascar	OI	WIP	WIP
Rhipidodesmis_caespitosa_NC17_3491	Nouvelle-Calédonie, Surprises, Hawaï, Clipperton, Papouasie Nouvelle-Guinée, Sri Lanka	IAA, PC, PE, OI	CIP, EIP, TEP, WIP	Me, EIP, TEP, WIP

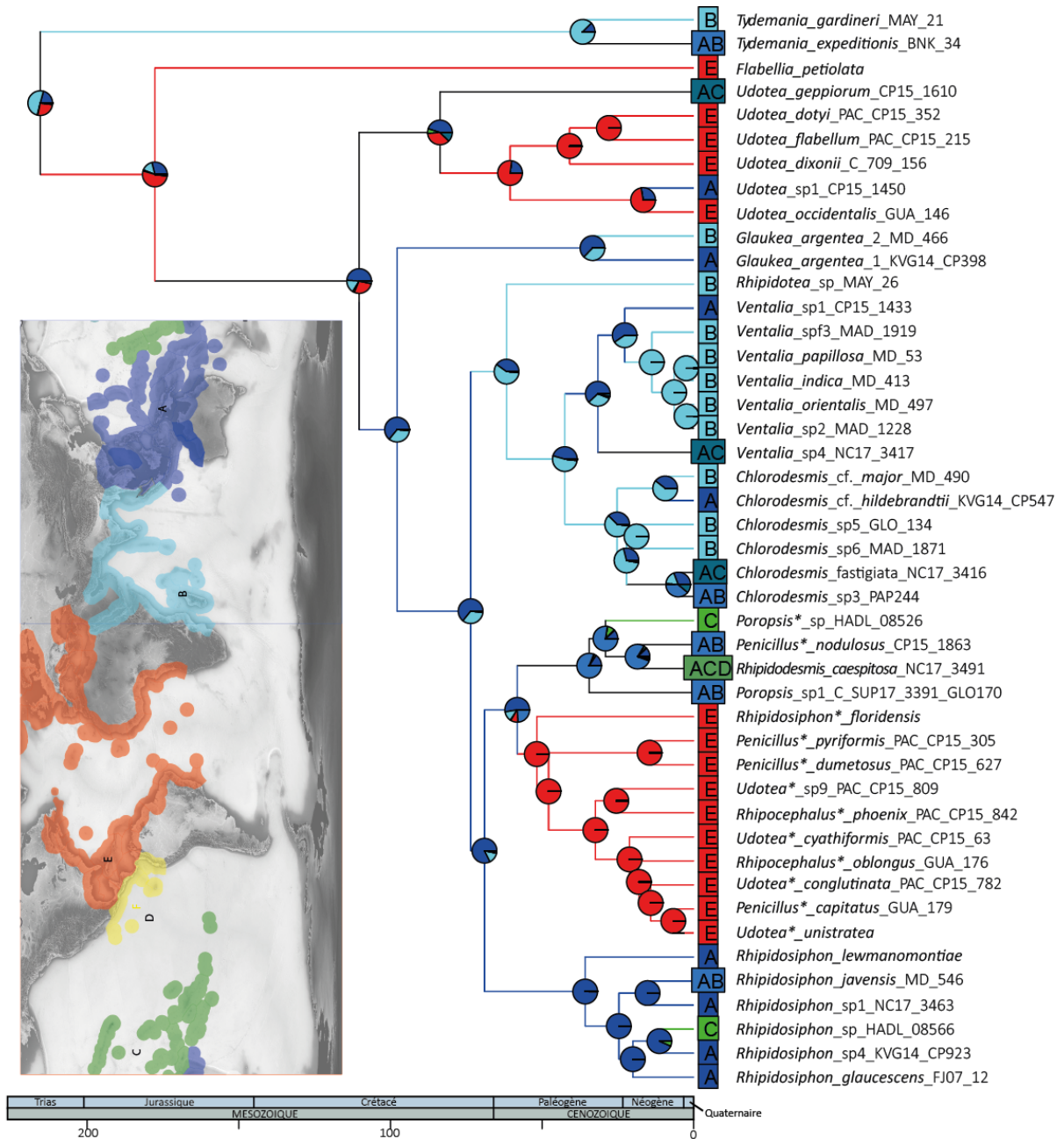
Annexe 16 : Résultats de l'analyse BMM: Probabilités de changements (0-4) dans le taux de diversification pour les Udoteaceae.



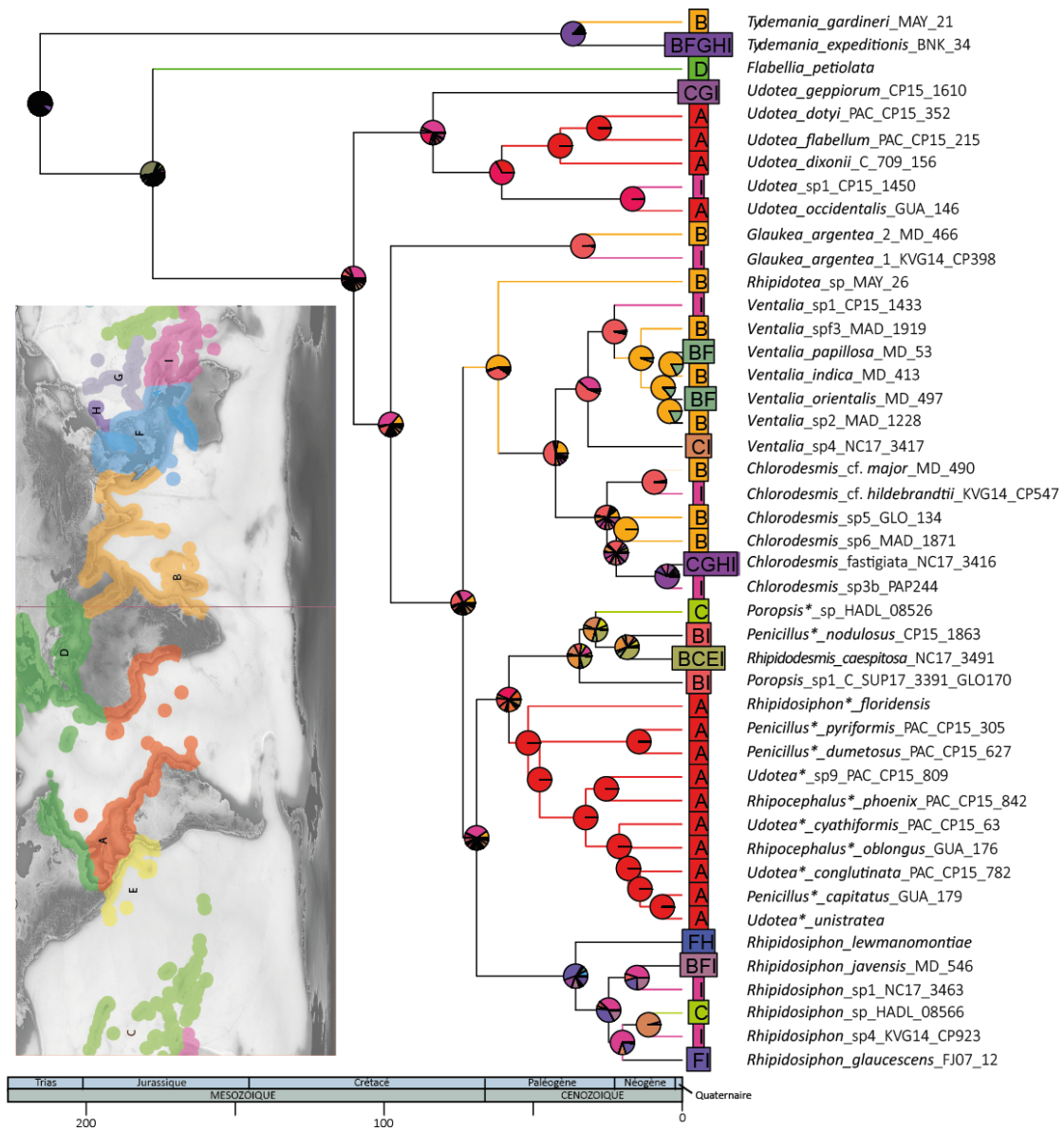
Annexe 17: Résultats du test de significativité pour l'ajout du paramètre (+J)

alt	null	LnLalt	LnLnull	DFalt	DFnull	DF	Dstatistic	pval	test	tail	AIC1	AIC2	AICwt1	AICwt2	AICweight_ratio_model1	AICweight_ratio_model2
Régions																
DEC+J	DEC	-96.81	-96.88	3	2	1	0.14	0.71	chi-squared	one-tailed	199.6	197.8	0.28	0.72	0.39	2.54
DIVALIKE+J	DIVALIKE	-93.38	-97.38	3	2	1	8	0.0047	chi-squared	one-tailed	192.8	198.8	0.95	0.047	20.09	0.050
BAYAREALIKE+J	BAYAREALIKE	-94.07	-107.3	3	2	1	26.55	2.6e-07	chi-squared	one-tailed	194.1	218.7	1.00	4.7e-06	214754	4.7e-06
Domaines																
DEC+J	DEC	-102.2	-102.3	3	2	1	0.18	0.67	chi-squared	one-tailed	210.4	208.6	0.29	0.71	0.40	2.49
DIVALIKE+J	DIVALIKE	-99.22	-103.3	3	2	1	8.13	0.0044	chi-squared	one-tailed	204.4	210.6	0.96	0.045	21.42	0.047
BAYAREALIKE+J	BAYAREALIKE	-99.71	-110.6	3	2	1	21.85	3.0e-06	chi-squared	one-tailed	205.4	225.3	1.00	4.9e-05	20396	4.9e-05
Sous-Domaines																
DEC+J	DEC	-134.8	-134.9	3	2	1	0.22	0.64	chi-squared	one-tailed	275.6	273.8	0.29	0.71	0.41	2.43
DIVALIKE+J	DIVALIKE	-135.1	-137.8	3	2	1	5.55	0.019	chi-squared	one-tailed	276.1	279.6	0.85	0.15	5.89	0.17
BAYAREALIKE+J	BAYAREALIKE	-138.8	-146.8	3	2	1	15.94	6.5e-05	chi-squared	one-tailed	283.6	297.6	1.00	0.0009	1065	0.0009

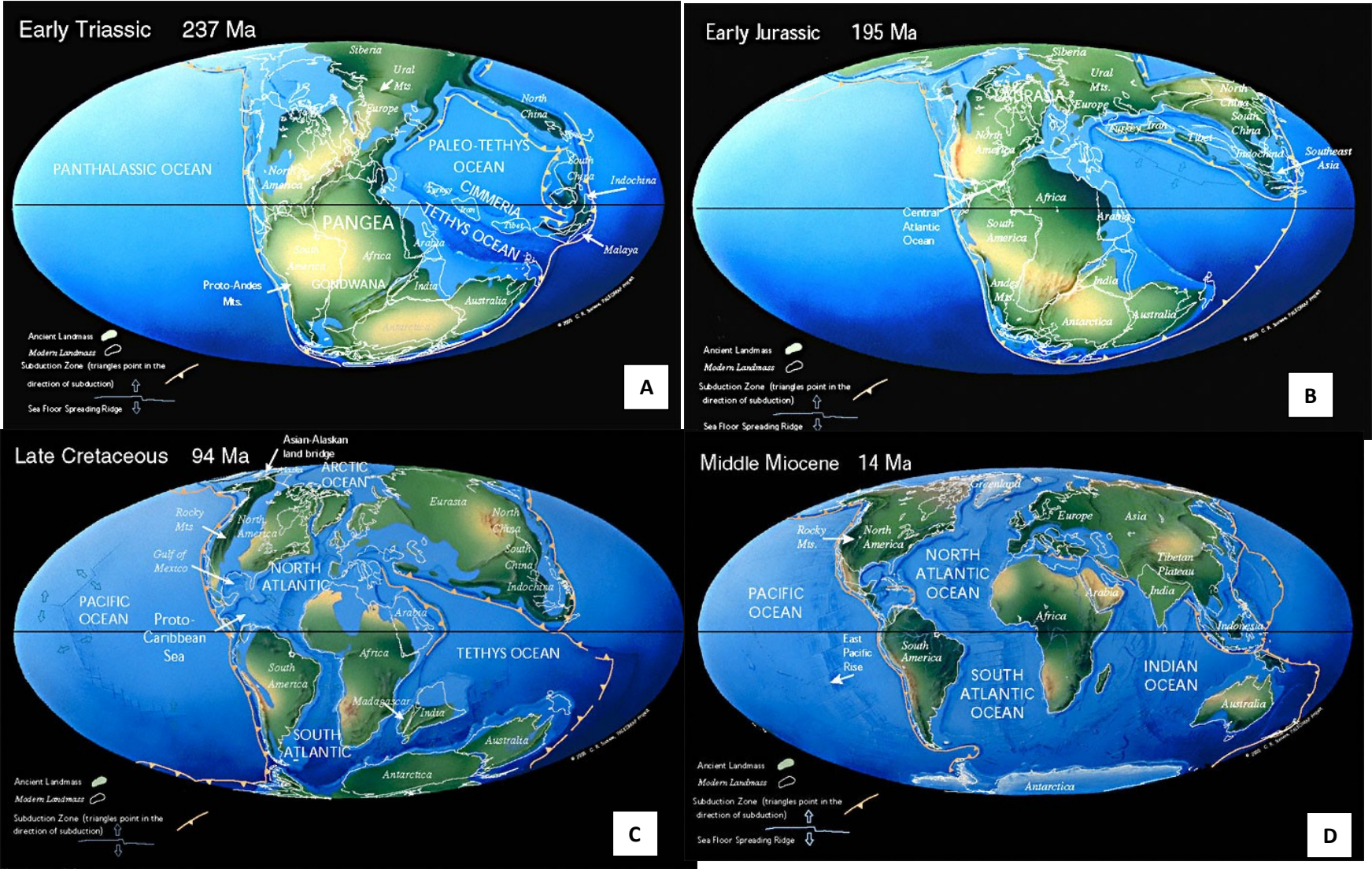
Annexe 18 : Résultats de l'analyse BioGGeoBEARS à l'échelle des régions pour les Udoteaceae



Annexe 19 : Résultats de l'analyse BioGeoBEARS à l'échelle des sous-domaines pour les Udoteaceae



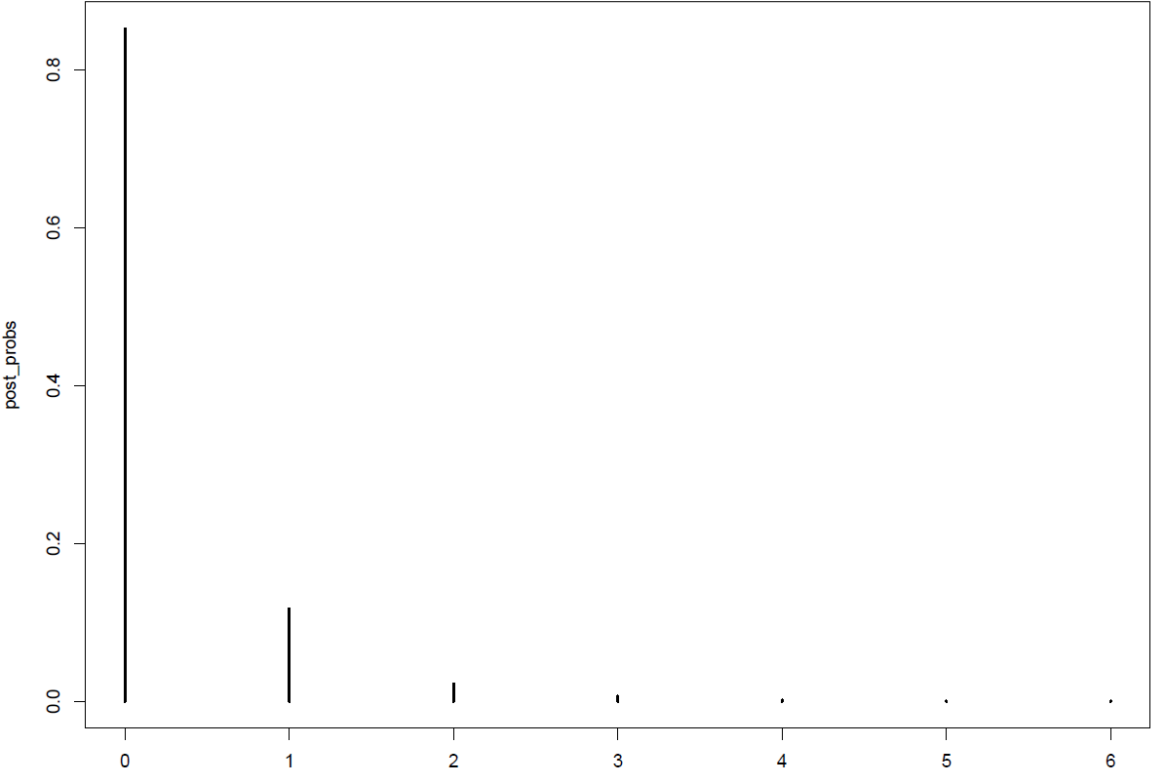
Annexe 20 : Représentation de la configuration de la Terre à différentes ères géologiques : A : Trias ; B : Jurassique ; C : Crétacé inférieur ; D : Miocène. Tiré de <http://scotese.com/>



Annexe 21 : Détails de distribution des espèces de Rhipiliaceae s.s. et régions, domaines et provinces correspondants. A l'échelle des régions : IAA = Indian-Australasian Archipelago ; OI = Océan Indien ; A = Atlantique ; PC= Pacifique central. A l'échelle des domaines : CIP = Indo-Pacifique central ; WIP =Indo-Pacifique Ouest ; TpA : Atlantique tropical : TA= Australasie Tempérée. A l'échelle des provinces, voir les références des numéros dans Spalding et al. (2017).

Espèces	Distribution	Régions	Domaines	Provinces
Rhipilia_penicilloidesCP15_1101	Chesterfield, Surprises, Nouvelle-Calédonie, Fidji	IAA	CIP	35
Rhipilia_coppejansii_KVG14_CP613	Papouasie Nouvelle-Guinée, Guam, Madagascar, Mayotte	IAA, OI	WIP; CIP	20;31;29
Rhipilia_sp1a_CP15_1988	Chesterfield	IAA	CIP	35
Rhipilia_diaphana_FJ07_654_803	Fidji, Salomon, Iles Marshall, Ouest de l'Australie	IAA; PC	CIP;EIP	31;35;34; 38
Rhipilia_sp1b_TV_46	Tuvalu, Philippines	IAA, PC	CIP; EIP	30;39
Rhipilia_sp1f_CP15_1601	Chesterfield, Heron Is.	IAA	CIP	33;35
Rhipili_crassa_BNK_5	Madagascar, Juan de Nova, Bunaken, Philippines, Kurima Is., Australie de l'Ouest, Heron Is.	IAA, OI	CIP; WIP	20;30;28;35;34;33
Rhipilia_sp2b_CP15_1713	Papouasie Nouvelle-Guinée, Tuvalu, Fidji, Nouvelle-Calédonie, Surprises, Chesterfield, Juan de Nova	IAA, OI, PC	CIP, WIP, EIP	39;31;35;20
Rhipilia_sp2c_CP15_1710	Chesterfield	IAA	CIP	35
Rhipilia_orientalis_MAY_41	Mayotte, Philippines (Fau Is.), Papouasie Nouvelle-Guinée	OI, IAA	CIP, WIP	20;30;31
Rhipilia_sp2e_NC17_3092	Nouvelle-Calédonie	IAA	CIP	35
Rhipiliella_verticillata_CUP17_3297	Nouvelle-Calédonie, Surprises, Heron Is., Wistarri reef	IAA	CIP	33; 35
Rhipiliopsis_mortensenii_SUP17_3296	SUP	IAA	CIP	35
Rhipiliopsis_yaeyamensis_NC17_3116	Nouvelle-Calédonie, Surprises, Japon	IAA	CIP	28;35
Rhipiliopsis_sp5_KVG14_CP457	Papouasie Nouvelle-Guinée	IAA	CIP	31
Rhipiliopsis_gracilis_SUP17_3302	Nouvelle-Calédonie, Surprises, Chesterfield	IAA	CIP	35
Rhipiliopsis_sp7_CP15_1117	Surprises, Chesterfield, Nouvelle-Calédonie	IAA	CIP	35
Rhipiliopsis_profunda	Iles Cayman	A	TpA	12
Chlorodesmis_baculifera_HV03984_3m	Sud Australie, Australie de l'Ouest	IAA	TA	56;57
Rhipiliopsis_sp1_HV06676	Queensland	IAA	CIP	33
Rhipilia_pusilla_AD-A88532	Sud Australie	IAA	TA	57
Rhipilia_tomentosa_325647	Antilles, Mexique	A	TpA	12

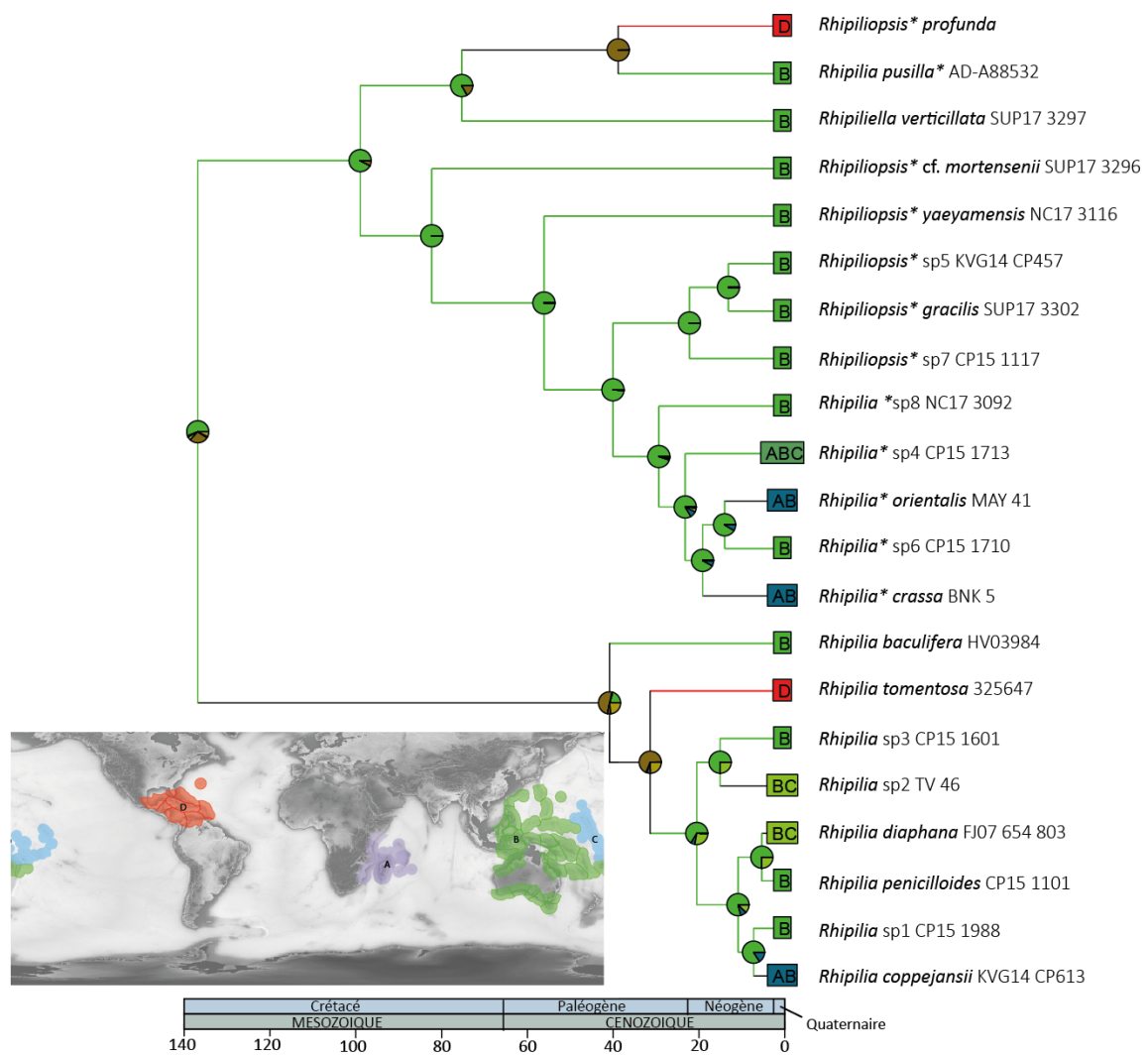
Annexe 22 : Résultats de l'analyse BAMM: Probabilités de changements (0-4) dans le taux de diversification pour les Rhipiliaceae.



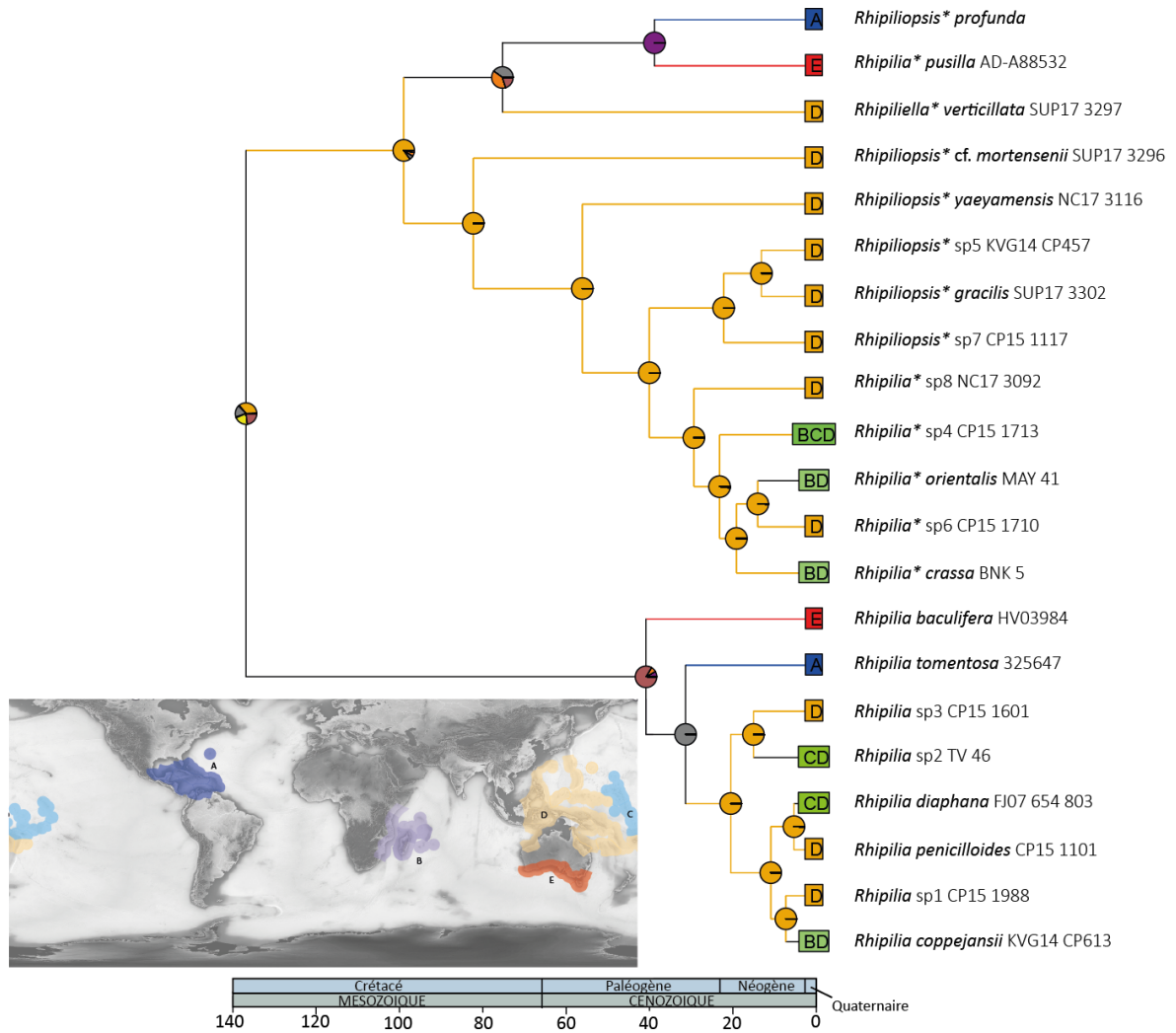
Annexe 23: Résultats du test desingificativité pour l'ajout du paramètre (+J)

alt	null	LnLalt	LnLnull	DFalt	DFnull	DF	Dstatistic	pval	test	tail	AIC1	AIC2	AICwt1	AICwt2	AICweight_ratio_model1	AICweight_ratio_model2
Régions																
DEC+J	DEC	-36.92	-36.92	3	2	1	0.0016	0.97	chi-squared	one-tailed	79.84	77.84	0.27	0.73	0.37	2.72
DIVALIKE+J	DIVALIKE	-36.93	-36.93	3	2	1	-0.0004	1	chi-squared	one-tailed	79.86	77.86	0.27	0.73	0.37	2.72
BAYAREALIKE+J	BAYAREALIKE	-39.15	-40.73	3	2	1	3.17	0.075	chi-squared	one-tailed	84.3	85.47	0.64	0.36	1.79	0.56
Domaines																
DEC+J	DEC	-43.6	-43.6	3	2	1	-0.0003	1	chi-squared	one-tailed	93.2	91.2	0.27	0.73	0.37	2.72
DIVALIKE+J	DIVALIKE	-41.91	-41.91	3	2	1	-0.0012	1	chi-squared	one-tailed	89.82	87.82	0.27	0.73	0.37	2.72
BAYAREALIKE+J	BAYAREALIKE	-47.76	-49.4	3	2	1	3.3	0.069	chi-squared	one-tailed	101.5	102.8	0.66	0.34	1.91	0.52
Provinces																
DEC+J	DEC	-92.88	-92.94	3	2	1	0.12	0.72	chi-squared	one-tailed	191.8	189.9	0.28	0.72	0.39	2.55
DIVALIKE+J	DIVALIKE	-89.98	-92.17	3	2	1	4.37	0.037	chi-squared	one-tailed	186	188.3	0.77	0.23	3.28	0.31
BAYAREALIKE+J	BAYAREALIKE	-93.42	-96.2	3	2	1	5.56	0.018	chi-squared	one-tailed	192.8	196.4	0.86	0.14	5.94	0.17

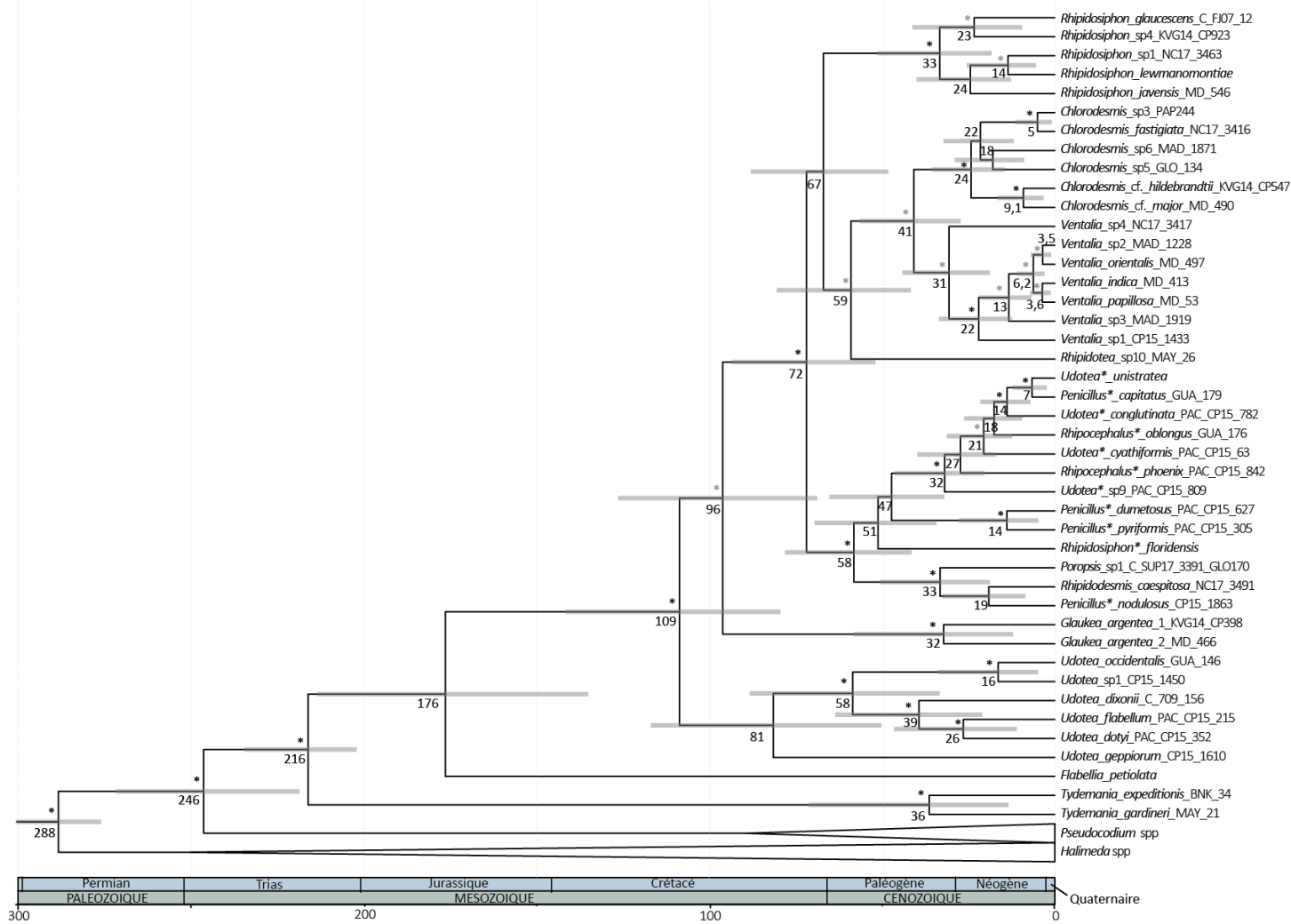
Annexe 24 : Résultats de l'analyse BioGeoBEARS à l'échelle des régions pour les Rhipiliaceae



Annexe 25 : Résultats de l'analyse BioGeoBEARS à l'échelle des domaines pour les Rhipiliaceae



Annexe 26 : Phylogénie des Udoteaceae calibrée dans le temps issue de l'analyse BEAST. Les temps de divergence estimés sont indiqués aux nœuds et les barres grises reportent les 95 % HDP (plus fortes densités de probabilités). Les astérisques noirs représentent les nœuds soutenus pour les deux méthodes (bs > 85 ; PP> 0.95) tandis que les grisés représentent les nœuds soutenus uniquement en inférence bayésienne (PP > 0.95 ; bs < 0.85).



Annexe 27. Caractères morpho-anatomiques étudiés et états associée.

Cortication (C): absente (1); partielle, seulement au niveau du stipe; (2); totale (stipe et fronde) (3)

[Si binaire = présence de cortication ou totalement absente]

Calcification (Ca): absente (1); présente (2)

Surface calcifiée des siphons (CS): non-poreuse (1); poreuse (2)

Port extérieur (croissance) (G): dressé (1); rampant et dressé (2)

Forme de la fronde (BS): flabellée (1); cyathiforme (2); capitule (3); cespiteuse (4); filiforme avec siphons libres (5); axe principal composé de structures secondaires (glomérule, flabellules) (6)

[Si binaire = flabellée ou autre]

Composition de la fronde (CB): unique (1) ; multiple (2) ; variable (3)

Épaisseur de la fronde (BTh): monostromatique (1); pluristromatique tout le long de la fronde ou en touffe (2); pluristromatique sauf à la marge monostromatique (3)

Attachement du thalle (TA): pied bulbeux (1); crampon discoïde (2); rhizoïdes basaux filamenteux, fasciculés (système réduit) (3)

[Si binaire = système d'ancrage réduit ou plus développé]

Stipe (S): absent (1); présent (2)

Type de stipe (ST): Monosiphonné (1); multisiphonné (2)

Forme du stipe (SS): simple, non-ramifié (1); pouvant être ramifié (2)

Jonction stipe-fronde (SBJ): marquée (1); continue (2)

Mode de ramification (MB): dichotomies (1), verticilles (2), pseudo-verticilles (3)

[Si binaire = dichotomique ou non]

Fronde :

Diamètre des siphons : moyenne par espèces (continu)

[Si discret (BsRS): gammes de taille : < 50 µm (1) ; entre]50 - 100[µm (2) ; entre [100-150[µm (3) ; >150 µm (4)]

[Si binaire : < 50 µm ou > 50 µm]

Taille dégressive des siphons (BsDS): oui (1); non, égale tout le long de la fronde (2)

Aspect des siphons (BsA): moniliforme (1); tortueux ou toruleux (2); moniliformes, tortueux ou contorsionnés uniquement à l'apex (3); droits et cylindriques, ou avec des constriction occasionnelles (4); variable le long du siphon ou différentes formes de siphons au sein d'un même individu/espèce (5)

[Si binaire = cylindriques ou autres]

Arrangement des siphons (BsAr): parallèles ou subparallèles (1); entremêlés(2); subparallèles à entremêlés (3); variable (4)

[Si binaire = strictement parallèles or subparallèles ou autre]

Disposition des siphons primaires (SD): sur un plan (1); sur un ou plusieurs plans (2)

Structures secondaires(BsF) : Aucune (siphons lisses, dénudés (1); Siphons lisses mais avec protubérances en partie basale (jonction avec le stipe) (2); Protubérances tout le long des siphons de la fronde (3); Protubérances uniquement en partie exposée de siphons ou éparses (4); Appendices (5)

[Si binaire = aucune structure ou présence de structures secondaires]

Alignement des dichotomies sur un même niveau le long de la fronde (BDA): oui (1); oui mais seulement à la base de la fronde (2); non (3)

[Si binaire = strictement alignées ou non]

Type de dichotomies (BDT) : isomorphes (1) ; présence d'anisomorphes (2)

Présence de constrictions supra-dichotomiques (BDC): oui (1); non (2); variable (3)

Type de constrictions (BDCT): symétrique (1); asymétrique (2); les deux (3)

[Si binaire = strictement symétriques ou non]

Cortication de la fronde (BC): absente (1); complète (2); incomplète (3)

[Si binaire = absence ou présence de cortication]

Stipe

Diamètre des siphons : moyenne par espèce (continu)

[Si discret : $\leq 50 \mu\text{m}$ (1);] 50-100[μm (2); [100-150[μm (3); $\geq 150 \mu\text{m}$ (4)]

[Si binaire : $< 50 \mu\text{m}$ ou $> 50 \mu\text{m}$]

Aspect des siphons (SsA): droits et cylindriques (1); moniliformes (2); tortueux (3); anguleux, difformes par la présence de constrictions (4); variables (5)

[Si binaire = cylindriques ou autre]

Structures secondaires (SsF): Aucune (siphons lisses, dénudés) (1) ; Appendices (2); latéraux descendants (3)

[Si binaire = aucune structure ou présence de structures secondaires]

Cortication du stipe (SC): absente (1); pseudocortex (2); cortication complète (3)

[Si binaire = absence ou présence de cortication]

Annexe 28. Résultats de l'analyse de corrélations entre les caractères discrets

	L(I)	AIC(I)	L(D)	AIC(D)	LR	p-value	Dépendance	Sens
C/Ca	-32.43806	72.87611	-30.75138	77.50275	3.37336	0.4973935	I	
C/CS								
C/BS	-41.67436	91.34871	-36.85873	89.71745	9.631258	0.05585743	D	C dépend de BS ou interdépendance
C/BTh	-42.48404	92.96807	-38.6679	93.33582	7.632252	0.106017	I	
C/CB	-41.46074	90.92149	-39.67144	95.34289	3.578603	0.4660277	I	
C/S	-32.29727	72.59453	-26.97138	69.94276	10.65177	0.03076943	D	C dépend de ST
C/TA	-39.27536	86.55073	-30.10547	76.21095	18.33978	0.001058971	D	C dépend de TA
C/BsRS	-41.29905	90.59809	-35.08737	86.17473	12.42336	0.01446567	D	C dépend de BsRS
C/ BsDS	-50.10602	108.2120	-47.13930	110.2786	5.933438	0.2041746	I	
C/ BsA	-47.44003	102.8801	-47.04402	110.0880	0.7920262	0.9395139	I	
C/ BsAr	-47.94062	103.8812	-45.43220	106.8644	5.016858	0.2855721	I	
C/SD	-42.30209	92.60418	-36.07143	88.14286	12.46132	0.01423102	D	Interdépendance ou C dépend de SD
C/ BsF	-36.66812	81.33625	-31.51865	79.03730	10.29895	0.03568202	D	C dépend de BsF
C/ BDT	-38.01631	84.03262	-37.56860	91.13721	0.8954158	0.9252176	I	
C/ BDC	-31.12495	70.24991	-30.28177	76.56355	1.68636	0.7931938	I	
C/ BDCT	-32.04752	72.09505	-30.29116	76.58232	3.51273	0.4759453	I	
C/ BC	-33.69744	75.39489	-29.48540	74.97080	8.424088	0.07722193	D	BC dépend de C
C/SsF	-41.37931	90.75861	-28.35207	72.70415	26.05447	3.085436e-05	D	C dépend de SsF
C/SC	idem	idem	idem	idem	idem	idem	idem	C dépend de SC
C/G	-24.32250	56.64500	-22.90809	61.81617	2.828833	0.5868659	I	
C/MB	-31.32288	70.64576	-30.35961	76.71922	1.926545	0.7492672	I	
Ca/BS	-32.83396	73.66792	-31.08209	78.16419	3.503729	0.4773115	I	
Ca/BTh	-33.64364	75.28727	-33.17600	82.35201	0.9352687	0.9194473	I	
Ca/CB	-32.62035	73.24069	-31.15555	78.31111	2.929584	0.5696777	I	
Ca/S	-23.45687	54.91373	-17.04057	50.08113	12.8326	0.01212338	D	S dépend de Ca
Ca/T	-30.4349	68.86993	-29.67422	75.34844	1.521488	0.8228285	I	
Ca/ BsRs	-32.45865	72.91729	-31.73627	79.47254	1.444758	0.8363797	I	

Ca/ BsDs	-41.26562	90.53124	-39.55345	95.10690	3.424337	0.4894759	I	
Ca/BsA	-38.59963	85.19926	-37.96890	91.93781	1.261454	0.8678807	I	
Ca/BSsAr	-39.10023	86.20045	-36.03298	88.06596	6.13449	0.1893271	I	
Ca/DS	-33.46169	74.92338	-31.21244	78.42487	4.498511	0.3427241	I	
Ca/BsF	-27.82773	63.65545	-27.29893	70.59787	1.057585	0.9009421	I	
Ca /BDA	-29.17799	66.35598	-26.81746	69.63492	4.721055	0.3171344	I	
Ca/BDC	-22.28456	52.56911	-21.28400	58.56799	2.001119	0.7355531	I	
Ca/ BDCT	-23.20712	54.41425	-22.25858	60.51715	1.897099	0.754678	I	
Ca/ BC	-24.85705	57.71409	-24.29553	64.59106	1.123028	0.8906016	I	
Ca/SsF	-32.53891	73.07782	-29.88279	75.76557	5.312245	0.2567328	I	
Ca/SC	idem	idem	idem	idem	idem	idem	idem	
Ca/G	-15.48210	38.96421	-14.76191	45.52381	1.440394	0.8371448	I	
Ca/ MB	-22.48248	52.96496	-21.43549	58.87097	2.093989	0.7184769	I	
BS/BTh	-42.87994	93.75988	-40.45050	96.90100	4.85888	0.3020862	I	
BS/ CB	-41.85665	91.71329	-39.57527	95.15055	4.562749	0.3351718	I	
BS/S	-32.69317	73.38634	-25.34557	66.69114	14.6952	0.005376994	D	BS dépend de S
BS/ TA	-39.67127	87.34253	-38.39485	92.78971	2.552824	0.6352024	I	
BS/BsRS	-41.69495	91.38990	-35.01167	86.02334	13.36655	0.00961693	D	BS dépend de BsRS
BS/BsDS	-50.50192	109.0038	-49.99739	115.9948	1.009057	0.9084196	I	
BS/BsA	-47.83593	103.6719	-46.98235	109.9647	1.707159	0.7894168	I	
BS/BsAr	-48.33653	104.67305	-41.64609	99.29219	13.38087	0.00955724	D	BsAr dépend de BS
BS/DS	-42.69799	93.39599	-24.76734	65.53467	35.86131	3.09016e-07	D	DS dépend de BS
BS/BsF	-37.06403	82.12805	-32.29531	80.59062	9.537434	0.04898371	D	BsF dépend de BS
BS/ BDT	-38.41221	84.82443	-37.23534	90.47068	2.353752	0.6710007	I	
BS/BDC	-31.52086	71.04171	-29.84804	75.69607	3.345644	0.501733	I	
BS/ BDCT	-32.44343	72.88685	-25.07367	66.14734	14.73951	0.005273125	D	BS dépend de BDCT
BS/ BC	-34.09335	76.18669	-30.36555	76.73111	7.455583	0.1136839	I-	(C dépend de BS)
BS/SsF	-41.77521	91.55042	-36.97857	89.95714	9.593283	0.04786539	D	BS dépend de SsF
BS/ G	-24.71840	57.43681	-23.15872	62.31744	3.11937	0.5380516	I	

BD/ MB	-31.71878	71.43756	-28.74562	73.49124	5.94632	0.2031931	I	
BTh/ CB	-42.66633	93.33265	-35.32777	86.65553	14.67712	0.005419944	D	CB dépend de BTh
BTh /S	-33.50285	75.00570	-32.89938	81.79875	1.206942	0.8769543	I	
BTh/TA	-40.48095	88.96189	-31.71923	79.43846	17.52343	0.001528836	D	BTh dépend de TA
BTh/BsRS	-42.50463	93.00926	-38.99848	93.99697	7.012288	0.1352403	I-	(BTh dépend BsRS)
BTh/BsDS	-51.31160	110.6232	-49.56105	115.1221	3.501094	0.477712	I	
BTh/BsA	-47.08821	105.2912	-48.64561	110.1764	3.1148	0.538801	I	
BTh/BsAr	-49.14621	106.2924	-43.41668	102.8334	11.45906	0.02186156	D	BsAr depend de BTh
BTh/DS	-43.50767	95.01535	-42.80998	101.61997	1.395376	0.8449982	I	
BTh/BsF	-37.87371	83.74741	-34.39545	84.79090	6.956512	0.1382043	I-	(BTh depend de BsF)
BTh/BDT	-39.22270	86.44540	-37.55633	91.11267	3.332729	0.5037634	I	
BTh/BDC	-32.33054	72.66107	-29.97198	75.94395	4.717122	0.3175727	I	
BTh/BDCT	-33.25311	74.50621	-31.98143	79.96287	2.543345	0.6368913	I	
BTh/BC	-34.90303	77.80605	-31.39965	78.79931	7.006742	0.1355323	I-	(BTh depend de BC)
BTh/SsF	-42.58489	93.16978	-39.99562	95.99123	5.178547	0.2694631	I	
BTh/G	-25.52808	59.05617	-23.77001	63.54002	3.51615	0.4754269	I	
BTh/MB	-32.52846	73.05692	-29.11910	74.23820	6.818725	0.1457835	I-	(BTh depend de MB)
CB/S	-32.47956	72.95911	-29.69554	75.39107	5.56804	0.2338131	I	
CB/TA	-39.45765	86.91531	-35.73297	87.46595	7.449364	0.113963	I	
CB/BsrRS	-41.48134	90.96267	-40.90689	97.81379	1.148888	0.88644	I	
CB/BsDS	-50.28831	108.5766	-49.25572	114.5114	2.065182	0.7237715	I	
CB/BsA	-47.62232	103.2446	-46.73529	109.4706	1.774068	0.7772233	I	
CB/BsAr	-48.12292	104.2458	-46.27595	108.5519	3.693923	0.4490104	I	
CB/DS	-42.48438	92.96876	-39.97392	95.94784	5.020926	0.2851571	I	
CB/BsF	-36.8504	81.70083	-36.03914	88.07828	1.622549	0.8047338	I	
CB/BDT	-38.19860	84.39721	-37.37544	90.75088	1.646328	0.8004425	I	
CB/BDC	-31.30725	70.61449	-30.34259	76.68518	1.929316	0.7487577	I	
CB/BDCT	-32.22981	72.45963	-30.55727	77.11454	3.345091	0.5018198	I	

CB/BC	-33.87973	75.75947	33.16770	82.33540	1.424066	0.8400017	I	
CB/SsF	-41.56160	91.12320	-39.41053	94.82107	4.302127	0.3666588	I	
CB/G	-24.50479	57.00958	-20.09739	56.19479	8.814795	0.06589916	D	CB dépend de G
CB/MB	-31.50517	71.01034	-26.73162	69.46325	9.547094	0.04878851	D	CB dépend de MB
S/TA	-30.29418	68.58835	-28.94218	73.88437	2.703984	0.6085177	I	
Stipe/BsRS	-32.31786	72.63571	-28.74070	73.48140	7.15431	0.1279549	I	
S/BsDS	-41.12483	90.24966	-39.81584	95.63167	2.617986	0.6236404	I	
S/BsA	-38.45884	84.91768	-37.16972	90.33945	2.578231	0.6306842	I	
S/ BsAr	-38.95944	85.91887	-36.01054	88.02108	5.897796	0.206912	I	
S/DS	-33.32090	74.64180	-25.49222	66.98445	15.65735	0.003515153	D	DS dépend de S
S/BsF	-27.68694	63.37387	-24.47639	64.95278	6.421091	0.1698307	I-	(S dépend de BsF)
S/BDT	-29.03512	66.07025	-26.86283	69.72567	4.344579	0.3613762	I	
S/BDC	-22.14377	52.28753	-20.86520	57.73040	2.55713	0.6344358	I	
S/BDCT	-23.06633	54.13267	-20.39415	56.78830	5.344372	0.2537517	I	
S/BC	-24.71626	57.43251	-21.67233	59.34465	6.087858	0.1926824	I	
S/SsF	-32.39812	72.79624	-25.03688	66.07377	14.72247	0.005312843	D	SsF dépend de S
S/G	-15.34131	38.68263	-14.59061	45.18122	1.501409	0.8263919	I	
S/MB	-22.34169	52.68338	-21.55141	59.10281	1.580569	0.8122801	I	
TA/BsRS	-39.29596	86.59191	-35.84406	87.68812	6.903793	0.1410605	I	
TA/BsDS	-48.10293	104.2059	-44.89993	105.7999	6.405995	0.1708106	I	
TA/BsA	-45.43694	98.87388	-44.75186	105.50372	1.370161	0.8493643	I	
TA/ BsAr	-45.93753	99.87507	-44.10095	104.20190	3.673168	0.4520405	I	
TA/DS	-40.29900	88.59800	-37.41548	90.83096	5.767037	0.2172347	I	
TA/BsF	-34.66504	77.33007	-30.99784	77.99568	7.334386	0.1192378	I-	(TA dépend de BsF)
TA/BDT	-36.01354	80.02708	-34.63148	85.26296	2.764123	0.5980415	I	
TA/BDC	-29.12187	66.24373	-26.45637	68.91274	5.330994	0.2549895	I	
TA/BDCT	-30.04443	68.08887	-29.15571	74.31142	1.777444	0.7766064	I	
TA/BC	-31.69435	71.38871	-29.69955	75.39910	3.98961	0.4074138	I	

TA/SsF	-39.37622	86.75244	-34.45017	84.90035	9.852086	0.04299436	D	SsF dépend de TA
TA/G	-22.31941	52.63882	-19.48255	54.96511	5.673716	0.2248764	I	
TA/MB	-29.31979	66.63958	-28.80319	73.60638	1.033198	0.9047209	I	
BsRS/BsDS	-50.12661	108.2532	-47.01912	110.0382	6.214983	0.1836582	I	
BsRS/ BsA	-47.46062	102.9212	-44.88358	105.7672	5.154077	0.2718504	I	
BsRS/BsAr	-47.96122	103.9224	-46.92084	109.8417	2.080743	0.720911	I	
BsRS/DS	-42.32268	92.64536	-36.08028	88.16057	12.4848	0.01408781	D	DS dépend de BsRS
BsRS/BsF	-36.68872	81.37743	-29.16969	74.33938	15.03805	0.004622936	D	BsF dépend de BsRS
BsRS/BDT	-38.03690	84.07381	-37.17451	90.34901	1.724798	0.7862082	I	
BsRS/BDC	-31.14555	70.29109	-30.16224	76.32448	1.966614	0.7418996	I	
BsRS/BDCT	-32.06812	72.13623	-28.92864	73.85728	6.278952	0.179262	I	
BsRS/BC	-33.71804	75.43607	-27.95164	71.90329	11.53279	0.02118579	D	BC dépend de BsRS
BsRS/SsF	-41.39990	90.79980	-34.53802	85.07604	13.72376	0.00823096	D	BsRS depend de SsF
BsRS/G	-24.34309	56.68619	-23.59532	63.19063	1.495553	0.8274288	I	
BsRS/MB	-31.34347	70.68694	-29.72617	75.45234	3.234607	0.5193595	I	
BsDS/BsA	-56.26759	120.5352	-53.02126	122.0425	6.492662	0.1652533	I	
BsDS/BsAr	-56.76819	121.5364	-54.63129	125.2626	-54.63129	0.3702182	I	
BsDS/ DS	-51.12965	110.2593	-50.74509	117.4902	0.7691369	0.9425371	I	
BsDS/BsF	-45.49569	98.99138	-42.12704	100.25409	6.73729	0.1504398	I	
BsDS/BDT	-47.07780	102.1556	-46.36144	108.7229	1.432723	0.8384881	I	
BsDS/BDC	-39.95252	87.90504	-39.42319	94.84637	1.058665	0.9007737	I	
BsDS/BDCT	-40.87509	89.75017	-39.04678	94.09356	3.656613	0.4544677	I	
BsDS/BC	-42.52501	93.05001	-40.04143	96.08285	4.967164	0.2906833	I	
BsDS/SsF	-50.20687	108.4137	-48.67466	113.3493	3.064418	0.5471037	I	
BsDS/G	-33.15006	74.30013	-32.74659	81.49317	0.8069573	0.9375129	I	
BsDS/MB	-40.15044	88.30089	-38.16948	92.33895	3.961935	0.4111819	I	
BsA/ BsAr	-54.10220	116.2044	-51.61896	119.2379	4.966473	0.2907549	I	

BsA/ DS	-48.46367	104.9273	-47.74379	111.4876	1.439744	0.8372587	I	
BsA/ BsF	-42.82970	93.65940	-41.70209	99.40418	2.255221	0.6889331	I	
BsA/BDT	-44.17789	96.35577	-43.73389	103.46778	0.8879898	0.9262775	I	
BsA/ BDC	-37.28653	82.57306	-35.95768	87.91536	2.657699	0.6166368	I	
BsA/BDCT	-38.20910	84.41820	-36.41216	88.82432	3.593873	0.463749	I	
BsA/ BC	-39.85902	87.71804	-38.93746	93.87493	1.843107	0.764587	I	
BsA/ SsF	-47.54088	103.0818	-46.83540	109.6708	1.410963	0.8422874	I	
BsA/ G	-30.48408	68.96815	-30.18922	76.37844	0.5897165	0.9641995	I	
BsA/ MB	-37.48445	82.96891	-37.33177	90.66355	0.30536	0.9894655	I	
BsAr/ DS	-48.96426	105.9285	-43.56571	103.1314	10.7971	0.0289415	D	BsAr dépend de DS
BsAr/BsF	-43.33030	94.66059	-40.73515	97.47030	5.190294	0.2683234	I	
BsAr/BDT	-44.67848	97.35697	-43.89695	103.79390	1.563063	0.8154151	I	
BsAr/BDC	-37.78713	83.57425	-37.52381	91.04762	0.5266287	0.9708574	I	
BsAr/BDCT	-38.70969	85.41939	-35.76152	87.52303	5.896355	0.2070234	I	
BsAr/BC	-40.35961	88.71923	-39.26864	94.53727	2.181958	0.7023336	I	
BsAr/SsF	-48.04148	104.0830	-45.47434	106.9487	5.134281	0.2737949	I	
BsAr/G	-30.98467	69.96934	-30.76035	77.52070	0.4486443	0.978304	I	
BsAr/MB	-37.98505	83.97010	-36.94254	89.88508	2.08502	0.7201248	I	
DS/BsF	-37.69176	83.38352	-33.09905	82.19811	9.185414	0.05662846	D	BsF dépend de DS
DS/BDT	-39.05367 8	86.10734	-37.66434	91.32867	2.778668	0.5955206	I	
DS/BDC	-32.14859	72.29718	-30.57871	77.15743	3.139754	0.5347164	I	
DS/BDCT	-33.07116	74.14232	-26.09385	68.18769	13.95463	0.007441283	D	DS dépend de BDCT
DS/BC	-34.72108	77.44216	-31.07899	78.15799	7.284174	0.1216116	I	(BC dépend de DS)
DS/SsF	-42.40294	92.80589	-39.00392	94.00785	6.798043	0.1469535	I	
DS/G	-25.34614	58.69228	-23.56989	63.13977	3.552504	0.46994	I	
DS/MB	-32.34652	72.69303	-29.17971	74.35942	6.333615	0.1755806	I	
BsF/ BDT	-33.40598	74.81197	-31.22161	78.44322	4.368748	0.3583954	I	

BsF /BDC	-26.51463	61.02925	-26.19857	68.39713	0.6321204	0.9594284	I	
BsF / BDCT	-27.43719	62.87439	-22.35992	60.71984	10.15455	0.03790321	D	BsF dépend de BDCT
BsF/ BC	-29.08711	66.17423	-17.43170	50.86340	23.31082	0.0001097476	D	BsF dépend BC
BsF / SsF	-36.76898	81.53796	-31.79629	79.59259	9.94537	0.04135804	D	Interdépendance ou SsF dépend de BsF
BsF/ G	-19.71217	47.42434	-19.33189	54.66379	0.7605576	0.9436563	I	
BsF/ MB	-26.71255	61.42510	-25.59972	67.19944	2.225664	0.6943335	I	
BDT/BDC	-27.86283	63.72566	-27.30257	70.60514	1.12052	0.8910029	I	
BDT/BDCT	-28.78538	65.57076	-28.56496	73.12992	0.4408386	0.9789988	I	
BDT/BC	-30.43924	68.87848	-28.46089	72.92179	3.956689	0.411899	I	
BDT/SsF	-38.11717	84.23433	-37.65950	91.31899	0.9153372	0.9223502	I	
BDT/G	-21.06036	50.12072	-20.56799	57.13598	0.9847388	0.9121012	I	
BDT/Mb	-28.06074	64.12148	-27.58834	71.17669	0.9447872	0.9180493	I	
BDC/BDCT	-21.89402	51.78805	-19.81603	55.63206	4.155993	0.385306	I	
BDC/BC	-23.54394	55.08789	-23.31223	62.62446	0.4634297	0.9769621	I	
BDC/SsF	-31.22581	70.45162	-29.94596	75.89191	2.559705	0.6339776	I	
BDC/G	-14.1690	36.33800	-13.8496	43.69921	0.6387971	0.9586564	I	
BDC/MB	-21.16938	50.33876	-20.89150	57.78299	0.5557712	0.9678494	I	
BDCT/BC	-24.46651	56.93303	-20.22108	56.44215	8.490875	0.07516431	D-	BDCT dépend de BC
BDCT/SsF	-32.14838	72.29675	-29.39631	74.79263	5.504127	0.2393669	I	
BDCT/G	-15.09157	38.18314	-14.43252	44.86504	1.3181	0.8582972	I	
BDCT/MB	-22.09195	52.18390	-19.11811	54.23622	5.94768	0.2030898	I	
BC/SsF	-33.79830	75.59659	-29.70406	75.40813	8.18847	0.08491324	D-	BC dépend de SsF
BC/G	-16.74149	41.48298	-16.18937	48.37873	1.104248	0.8935976	I	
BC/MB	-23.74187	55.48374	-22.75672	61.51344	1.970297	0.7412222	I	

SsF/G	-24.42335	56.84671	-22.55098	61.10195	3.744759	0.4416494	I	
SsF/MB	-31.42373	70.84747	-30.10538	76.21077	2.6367	0.6203358	I	
G/MB	-14.36693	36.73386	-13.38799	42.77598	1.957874	0.743507	I	
CS/ST	-24.49126	56.98252	-19.74481	55.48963	9.492894	0.04989347	D	CS dépend de ST
CS/SS	-31.16117	70.32234	-30.82746	77.65493	0.6674152	0.9552857	I	
CS/SBJ	-28.21963	64.43927	-23.42825	62.85650	9.582766	0.04807408	D	CS dépend de SBJ
CS/SsRS	-31.34708	70.69415	-25.11297	66.22594	12.46822	0.01418881	D	CS dépend de SsRS
CS/SsA	-24.59874	57.19747	-22.30746	60.61492	4.582551	0.3328709	I	
CS/C	-26.12984	60.25967	-20.10743	56.21487	12.04481	0.01702116	D	C dépend de CS
SC/Bs	-28.05785	64.11569	-22.84859	61.69717	10.41852	0.03393799	D	CS dépend de BS
CS/BTh	-32.20084	72.40168	-26.72476	69.44952	10.95216	0.02710691	D	BTh dépend de CS
CS/CB	-29.42461	66.84923	-27.86478	71.72956	3.119665	0.5380033	I	
CS/Stipe	-14.86031	37.72061	-14.34015	44.68030	1.040316	0.9036224	I	
CS/TA	-27.46109	62.92218	-21.86729	59.73458	11.1876	0.02453464	D	TA dépend de CS
CS/ BsRS	-31.74557	71.49115	-23.36524	62.73049	16.76066	0.002151228	D	CS depend de BsRS
CS/BsDS	-35.24721	78.49441	-33.81533	83.63067	2.863744	0.5808803	I	
CS/BsA	-32.89011	73.78022	-28.50631	73.01263	8.767591	0.06717851	D-	Bs dépend de CS
CS/BsAr	-34.89802	77.79603	-32.35304	80.70608	5.089955	0.2781914	I	
CS/DS	-28.21963	64.43927	-23.42825	62.85650	9.582766	0.04807408	D	CS dépend de DS
CS/BsF	-28.42839	64.85679	-21.19803	58.39606	14.46073	0.005960906	D	BsF dépend de CS
CS/BDT	-24.61357	57.22714	-24.26051	64.52102	0.7061184	0.9505723	I	
CS/BDC	-24.20156	56.40312	-22.44410	60.88819	3.514924	0.4756127	I	
CS/BDCT	-20.64714	49.29429	-18.24073	52.48146	4.812834	0.3070465	I	
CS/BC	-25.86814	59.73627	-19.93518	55.87036	11.86591	0.01837673	D	BC dépend de CS
CS/SsF	-24.13482	56.26964	-20.03743	56.07485	8.194782	0.0846981	D-	SsF dépend de CS
CS/G	-24.01291	56.02583	-23.14929	62.29858	1.727249	0.785762	I	
CS/MB	-22.11105	52.22209	-20.16033	56.32065	3.901444	0.4195082	I	

ST/SS	-25.93064	59.86128	-24.77856	65.55712	2.304157	0.6800122	I	
ST/SBJ	-23.22515	54.45030	-22.09648	60.19296	2.257341	0.6885462	I	
ST/ SsRS	-26.11773	60.23545	-24.35789	64.71578	3.519669	0.4748939	I	
ST/ StsA	-19.60425	47.20851	-18.85197	53.70394	1.504572	0.8258312	I	
ST/ C	-20.90048	49.80097	-15.68759	47.37518	10.42579	0.03383477	D	ST dépend de C
ST/ Ca	-12.56325	33.12649	-12.63977	41.27955	-0.153056	1	I	
ST/ BS	-23.06336	54.12673	-21.85675	59.71351	2.413222	0.6602391	I	
ST/ BTh	-26.97149	61.94298	-21.22207	58.44415	11.49883	0.02149445	D	BTh dépend de ST
ST/ CB	-24.19526	56.39052	-22.28704	60.57409	3.816436	0.4314182	I	
ST/ TA	-22.23174	52.46348	-16.05711	48.11423	12.34925	0.01493462	D	ST dépend de TA
ST/ BsRS	-26.51622	61.03245	-22.31997	60.63993	8.392513	0.0782131	D-	ST dépend de BsRS
ST/ BsDS	-30.01785	68.03571	-27.66130	71.32261	4.713103	0.3180211	I	
ST/ BsA	-27.89563	63.79125	-25.06858	66.13716	5.65409	0.2265132	I	
ST/ BsAr	-29.66867	67.33733	-27.24938	70.49875	4.838578	0.304265	I	
ST/ DS	-23.22515	54.45030	-22.09648	60.19296	2.257341	0.6885462	I	
ST/ BsF	-23.19904	54.39808	-19.97913	55.95827	6.439814	0.1686223	I	
ST/BDT	-19.38350	46.76699	-18.02784	52.05568	2.711315	0.607236	I	
ST/BDC	-19.20708	46.41415	-17.62802	51.25604	3.158114	0.5317226	I	
ST/BDCT	-15.65266	39.30532	-14.05119	44.10239	3.202936	0.5244569	I	
ST/BC	-20.63878	49.27757	-18.37985	52.75970	4.517866	0.3404343	I	
ST /SsF	-18.90547	45.81093	-16.26501	48.53001	5.280918	0.2596685	I	
ST /G	-16.30981	40.61963	-15.85364	47.70727	0.9123565	0.9227814	I	
ST /MB	-16.88170	41.76339	-16.49674	48.99349	0.7699019	0.942437	I	
SS/SBJ	-29.66833	67.33667	26.99334	69.98668	5.349988	0.2532337	I	
SS/ StRS	-32.78495	73.56991	-32.28990	80.57979	0.9901188	0.9112906	I	
SS/ SsA	-26.05067	60.10135	-25.20466	66.40932	1.692024	0.792166	I	
SS/C	-27.56771	63.13543	-26.41447	68.82893	2.306493	0.6795871	I	
SS/Ca	-20.48647	48.97295	-18.91339	53.82677	3.146178	0.5336677	I	
SS/ BS	-29.49572	66.99145	-27.45423	70.90846	4.082988	0.3948912	I	

SS/ BTh	-33.63892	75.27783	-32.91067	81.82134	1.456494	0.834319	I	
SS/ CB	-30.86249	69.72498	-30.64159	77.28318	0.441802	0.9789136	I	
SS/ TA	-28.89897	65.79793	-27.08941	70.17882	3.619111	0.4599998	I	
SS/ BsRS	-33.18345	74.36690	74.36690	82.10918	0.2577252	0.9923772	I	
SS/ BsDS	-36.82517	81.65033	-36.52890	89.05781	0.5925265	0.9638905	I	
SS/ BsA	-36.33589	80.67179	-33.74487	83.48973	5.182059	0.269122	I	
SS/ BsAr	-36.33589	80.67179	-33.74487	83.48973	5.182059	0.269122	I	
SS/ DS	-29.66405	67.32811	-26.99334	69.98668	5.341432	0.2540233	I	
SS/ BsF	-29.86627	67.73254	-29.23544	74.47088	1.261659	0.8678462	I	
SS/BDT	-26.05094	60.10187	-24.60586	65.21173	2.890148	0.576374	I	
SS/BDC	-25.63944	59.27887	-24.78717	65.57434	1.704528	0.789895	I	
SS/BDCT	-22.08502	52.17004	-21.28533	58.57067	1.599376	0.8089042	I	
SS/BC	-27.30670	62.61341	-26.27605	68.55209	2.061312	0.7244829	I	
SS/SsF	-25.57464	59.14928	-24.72785	65.45570	1.693585	0.7918827	I	
SS/G	-24.23363	56.46725	-22.98014	61.96027	2.506977	0.6433868	I	
SS /MB	-23.54892	55.09785	-23.09328	62.18657	0.9112798	0.922937	I	
SBJ/SsRS	-29.8461	67.6922	-27.3371	70.6742	5.018	0.2854556	I	
SBJ/SsA	-23.09776	54.19552	-19.62689	55.25377	6.941742	0.1389991	I	
SBJ/C	-24.62886	57.25771	-23.53161	63.06323	2.194487	0.7000387	I	
SBJ/Ca	-16.56142	41.12284	-16.07881	48.15762	0.9652166	0.9150236	I	
SBJ/ BS	-26.55687	61.11374	-15.81054	47.62107	21.49266	0.0002528309	D	SBJ dépen de BS
SBJ/ BTh	-30.69986	69.39972	-26.73125	69.46249	7.937233	0.09390469	I-	(BTh depend de SBJ)
SBJ/ CB	-27.92363	70.30429	-27.15214	70.30429	1.54298	0.8190017	I	
SBJ/ TA	-25.96011	59.92022	-24.16148	64.32295	3.59727	0.4632431	I	
SBJ/ BsRS	-30.24460	68.48919	-25.88758	67.77516	8.714029	0.06865868	D-	SBJ dépend de BsRS
SBJ/ BsDS	-33.74623	75.49245	-33.27552	82.55105	0.9414048	0.9185469	I	
SBJ/ BsA	-31.38913	70.77826	-27.22987	70.45974	8.318522	0.08058299	D-	BsA dépend de SBJ
SBJ/ BsAr	-33.39704	74.79408	-30.76366	77.52732	5.266758	0.2610049	I	

SBJ/ DS	-26.71865	61.43731	-13.38224	42.76449	26.67282	2.314786e-05	D	DS dépend de SBJ
SBJBsF	-26.92741	61.85483	-23.62391	63.24783	6.606998	0.1581723	I	
SBJ/BDT	-23.11182	54.22363	-22.97736	61.95473	0.2689073	0.9917319	I	
SBJ/BDC	-22.70058	53.40116	-21.50917	59.01835	2.382811	0.6657359	I	
SBJ/BDCT	-19.14617	46.29233	-12.98850	41.97701	12.31532	0.01515419	D	SBJ dépend de BCDT
SBJ/BC	-24.36716	56.73431	-21.65003	59.30006	5.434258	0.2455689	I	
SBJ/SsF	-22.63384	53.26768	-21.38998	58.77995	2.487727	0.6468348	I	
SBJ/G	-20.30799	48.61598	-18.57092	53.14183	3.474143	0.4818209	I	
SBJ/MB	-20.61007	49.22014	-17.02221	50.04443	7.175709	0.1268891	I	
SsRS/SsA	-26.22520	60.45040	-24.31775	64.63551	3.814895	0.4316363	I	
SsRS/ C	-27.75630	63.51260	-25.44448	66.88897	4.623633	0.3281384	I	
SsRS/ Ca	-19.97496	47.94992	-19.08428	54.16857	1.781352	0.7758924	I	
SsRS/BS	-29.68431	67.36862	-26.90120	69.80241	5.566218	0.2339699	I	
SsRS/ BTh	-33.82731	75.65461	-28.13690	72.27380	11.38081	0.02260168	D	BTh dépend de SsRS
SsRS/ CB	-31.05108	70.10216	-29.81248	75.62495	2.477207	0.6487218	I	
SsRS/ TA	-29.08755	66.17511	-25.77827	67.55654	6.618573	0.1574709	I-	(SsRS dépend de TA)
SsRS/ BsRS	-33.37204	74.74408	-26.25218	68.50435	14.23973	0.006567971	D	SsRS dépend de BsRS
SsRS/ BsDS	-36.87367	81.74734	-36.27409	88.54817	1.199172	0.878235	I	
SsRS/ BsA	-34.51657	77.03315	-30.46658	76.93316	8.099989	0.08798338	D-	BsA ddépend de SsRS
SsRS/ BsAr	-36.52448	81.04896	-36.23331	88.46661	0.58235	0.9650047	I	
SsRS/ DS	-29.8461	67.6922	-27.3371	70.6742	5.018	0.2854556	I	
SsRS/ BsF	-30.05486	68.10972	-27.64057	71.28115	4.828566	0.3053443	I	
SsRS/BDT	-26.24075	60.48151	-26.24075	67.91684	0.5646651	0.9669081	I	
SsRS/BDC	-25.82802	59.65605	-23.87794	63.75588	3.900164	0.4196857	I	
SsRS/BDCT	-22.27361	52.54722	-20.90665	57.81329	2.73393	0.6032906	I	
SsRS/BC	-27.49460	62.98920	-23.47562	62.95125	8.037957	0.09019765	D-	BC dépend de SsRS
SsRS/SsF	-25.76128	59.52257	-23.73311	63.46623	4.056338	0.3984351	I	
SsRS/G	-23.72153	55.44306	-22.90069	61.80137	1.641686	0.8012811	I	

SsRS/MB	-22.52687	55.47503	-23.73751	61.05373	2.421292	0.6587828		
StsA/ C	-21.00796	50.01592	-20.20225	56.40450	1.611422	0.8067378		
StsA/ Ca	-12.62798	33.25596	-12.35217	40.70433	0.5516261	0.9682844		
StsA/ BC	-22.93597	53.87194	-21.25801	58.51603	3.355915	0.5001221		
StsA/ BTh	-27.07897	62.15793	-25.30998	66.61995	3.53798	0.472127		
StsA/ CB	-24.30274	56.60548	-23.60801	63.21602	1.389452	0.8460262		
StsA/ TA	-22.33921	52.67843	-20.42388	56.84776	3.830667	0.4294074		
StsA/ BsRS	-26.62370	61.24740	-24.05125	64.10251	5.144888	0.2727515		
StsA/ BsDS	-30.12533	68.25066	-29.74023	75.48046	0.7701966	0.9423984		
StsA/ BsA	-27.76823	63.53647	-26.62357	69.24715	2.28932	0.6827142		
StsA/ BsAr	-29.77614	67.55228	-29.05481	74.10961	1.442671	0.8367456		
StsA/ DS	-23.09776	54.19552	-19.62663	55.25326	6.942252	0.1389716		
StsA/ BsF	-23.30652	54.61303	-21.42746	58.85492	3.758112	0.4397304		
StsA/BDT	-19.49092	46.98184	-19.17116	54.34231	0.6395249	0.9585719		
StsA/BDC	-18.73354	46.15937	-19.07968	53.46708	0.6922913	0.9522762		
StsA/BDCT	-15.52527	39.05054	-14.82736	45.65471	1.395825	0.8449204		
StsA/BC	-20.74626	49.49252	-19.11629	54.23258	3.259939	0.5153045		
StsA/SsF	-19.01294	46.02589	-17.62673	51.25346	2.772426	0.5966018		
StsA/G	-16.37455	40.74910	-14.21219	44.42438	4.324716	0.3638404		
StsA/MB	-16.98917	41.97834	-16.77568	49.55135	0.4269911	0.980208		
BDA/ C	-35.48406	78.96811	-33.12331	82.24663	4.721485	0.3170866		
BDA/Ca	-26.64366	61.28731	-24.90532	65.81064	3.476674	0.481434		
BDA/BS	-35.87996	79.75992	-27.49284	70.98569	16.77423	0.002138233	D	BS dépend de BDA
BDA/BTh	-36.68964	81.37928	-35.92743	87.85486	1.524415	0.8223081		
BDA/CB	-35.66635	79.33269	-33.04891	82.09782	5.234878	0.2640353		
BDA/ST	-26.50287	61.00573	-24.02509	64.05017	4.955561	0.2918877		
BDA/TA	-33.48097	74.96193	-31.93439	79.86877	3.09316	0.5423582		

BDA/BsRS	-35.50465	79.00929	-31.16845	78.33690	8.672394	0.06983055	D	BDA dépend de BsRS
BDA/BsDS	-44.31162	96.62324	-43.27058	102.54116	2.082079	0.7206654	I	
BDA/BsA	-41.64563	91.29126	-41.40089	98.80177	0.4894891	0.9745161	I	
BDA/BsAr	-42.14623	92.29245	-38.43420	92.86841	7.424043	0.1151057	I	
BDA/DS	-36.50769	81.01538	-30.73003	77.46006	11.55532	0.02098331	D	DS dépend de BDA
BDA/BsF	-30.87373	69.74745	-27.01923	70.03845	7.709002	0.1028386	I	
BDA/BDT	-32.22191	72.44383	-30.53618	77.07237	3.371458	0.4976905	I	
BDA/BDC	-25.33056	58.66111	-24.12029	64.24058	2.420537	0.6589191	I	
BDA/BDCT	-26.25312	60.50625	-19.47563	54.95126	13.55499	0.008859541	D	BDA dépend de BDCT
BDA/BC	-27.90305	63.80609	-24.26059	64.52118	7.284908	0.1215766	I	
BDA/SsF	-35.58491	79.16982	-33.20315	82.40630	4.763513	-35.58491	I	
BDA/G	-18.52810	45.05621	-17.89669	51.79337	1.262833	0.8676492	I	
BDA/MB	-25.52848	59.05696	-24.89403	65.78806	1.2689	0.8666296	I	
BDA/CS	-27.03788	62.07576	-23.07622	62.15244	7.923323	0.09442768	I	
BDA/S	-21.80853	51.61706	-20.55797	57.11595	2.50111	0.6444371	I	
BDA/SS	-28.47576	64.95152	-23.37452	62.74904	10.20248	0.03715162	D	SS depend de BDA
BDA/SBJ	-25.53690	59.07380	-20.43099	56.86199	10.21181	0.03700692	D	BDA dépend de SBJ
BDA/SsRS	-28.66435	65.32869	-25.85839	67.71677	5.611917	0.2300656	I	
BDA/StA	-21.91601	51.83201	-19.92655	55.85311	3.978901	0.4088688	I	

Annexe 29 : Fiches résumés des résultats de corrélation, d'estimations ancestrales et de « *stochasting mapping* » pour l'ensemble des caractères étudiés.

Cortication du thalle (C)

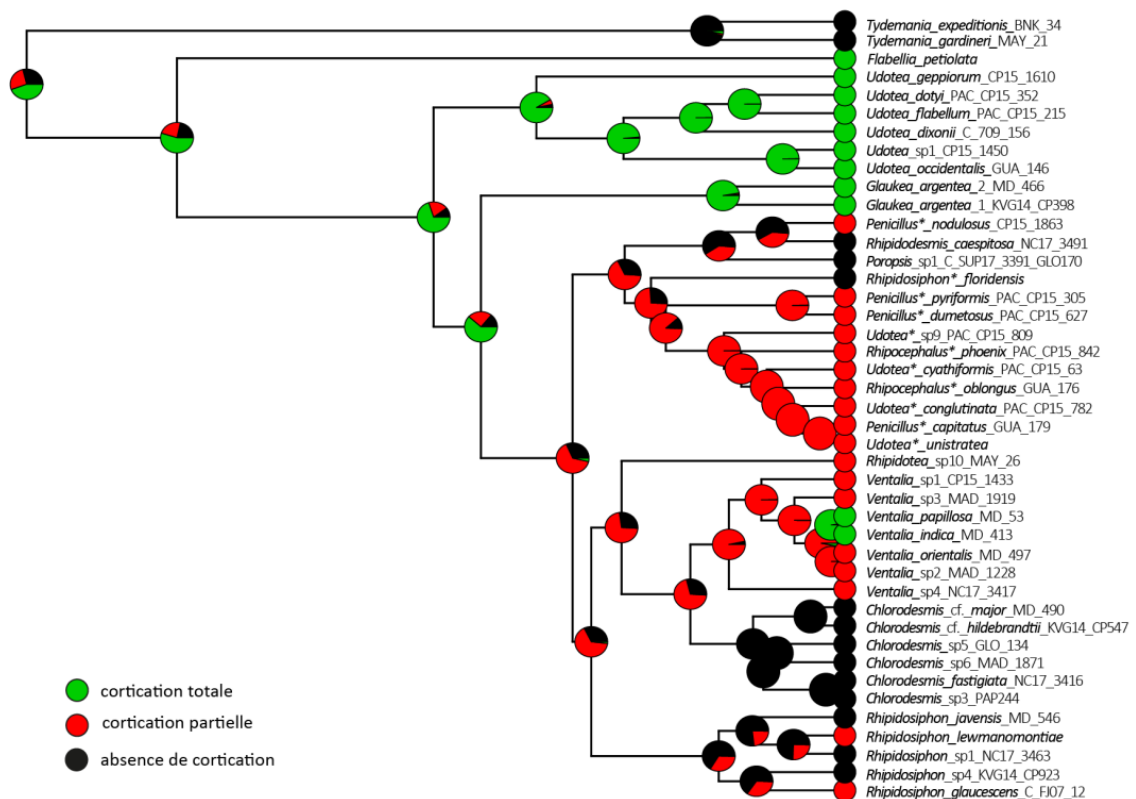
PS: -0.344621

Corrélation avec : Forme de la fronde, attachement du thalle, stipe (présence/absence), diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), structures secondaires sur les siphons du stipe et de la fronde, disposition des siphons primaires, cortication de la fronde, présence ou absence de pores, type de stipe

Ancêtre : Cortication complète (<50%)

Remarques:

- Cortication complète : **Synplésiomorphie** retrouvée chez *Udotea s.s*, *Glaukea*, *Flabellia* et quelques espèces de *Ventalia*
- Absence de cortication : **homoplasie** par convergence et/ou parallélisme : *Tydemania*, *Chlorodesmis*, « complexe Caraïbes », *Poropsis*, *Rhipidodesmis* et *Rhipidosiphon*
Synapomorphie pour les espèces des genres *Tydemania* et *Chlorodesmis*
- Cortication incomplète (uniquement stipe) = **homoplasie** par convergence et/ou parallélisme retrouvée chez des espèces de *Ventalia*, *Rhipidosiphon*, du « complexe Caraïbes » et du « complexe PPR »
Représente un état intermédiaire dérivé d'un état de cortication complète ou d'absence de cortication. Depuis cet état, un cas de réversion vers cortication complète est observé au sein de *Ventalia*.



Calcification (Ca)

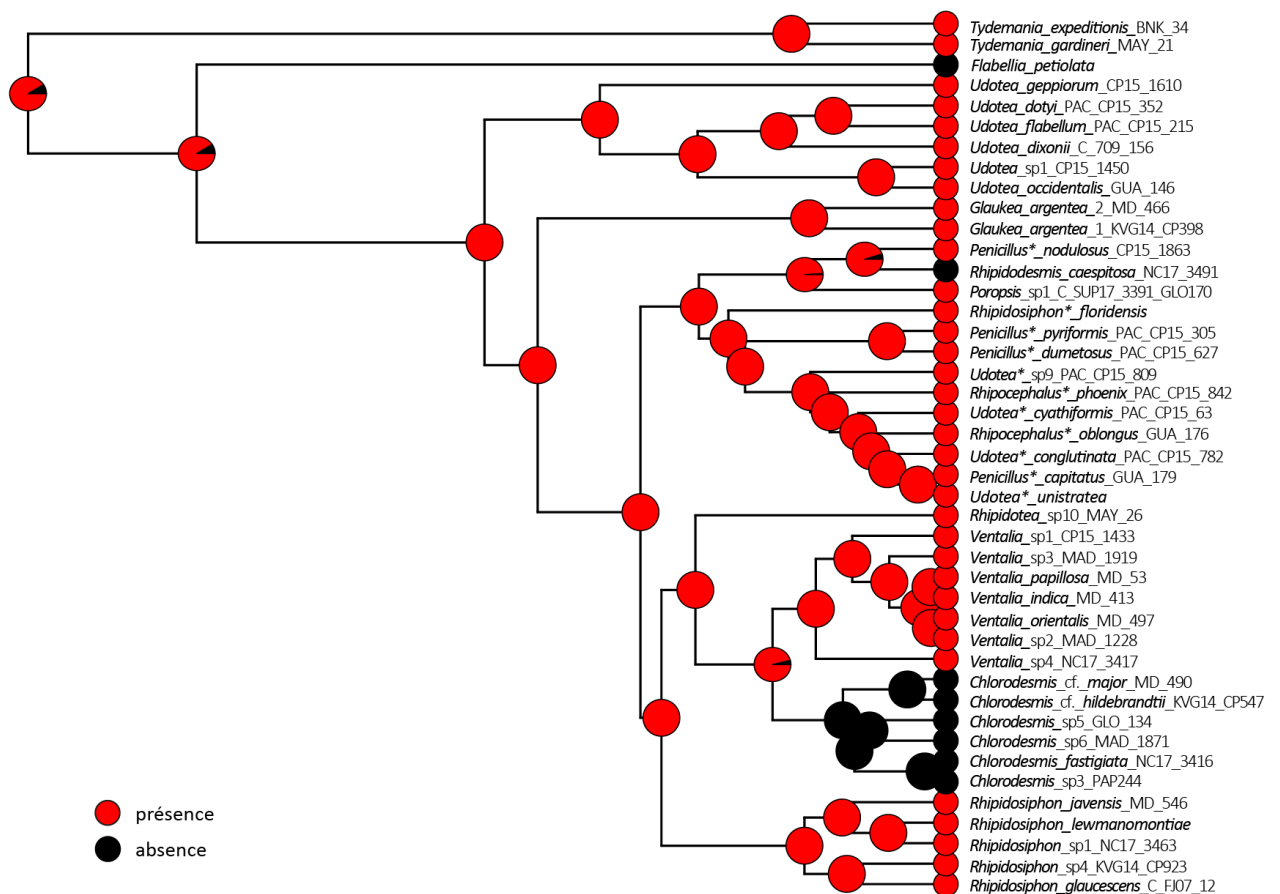
PS: -0.8089821

Corrélation avec : Stipe

Ancêtre : Calcifié (> 50 %)

Remarques:

- Présence de calcification : **Synplésiomorphie** retrouvée chez majorité des genres d'Udoteaceae
- Absence de calcification : Caractère apparu indépendamment plusieurs fois dans l'histoire des Udoteaceae. **Homoplasie par convergence** retrouvée chez *Chlorodesmis*, *Flabellia* et *Rhipidodesmis*. Représente une **synapomorphie** pour les trois genres. Cas de néoténie pour *Chlorodesmis* et *Rhipidodesmis*?
- Pas de cas de réversion



Surface calcifiée poreuse ou non-poreuse (CS)

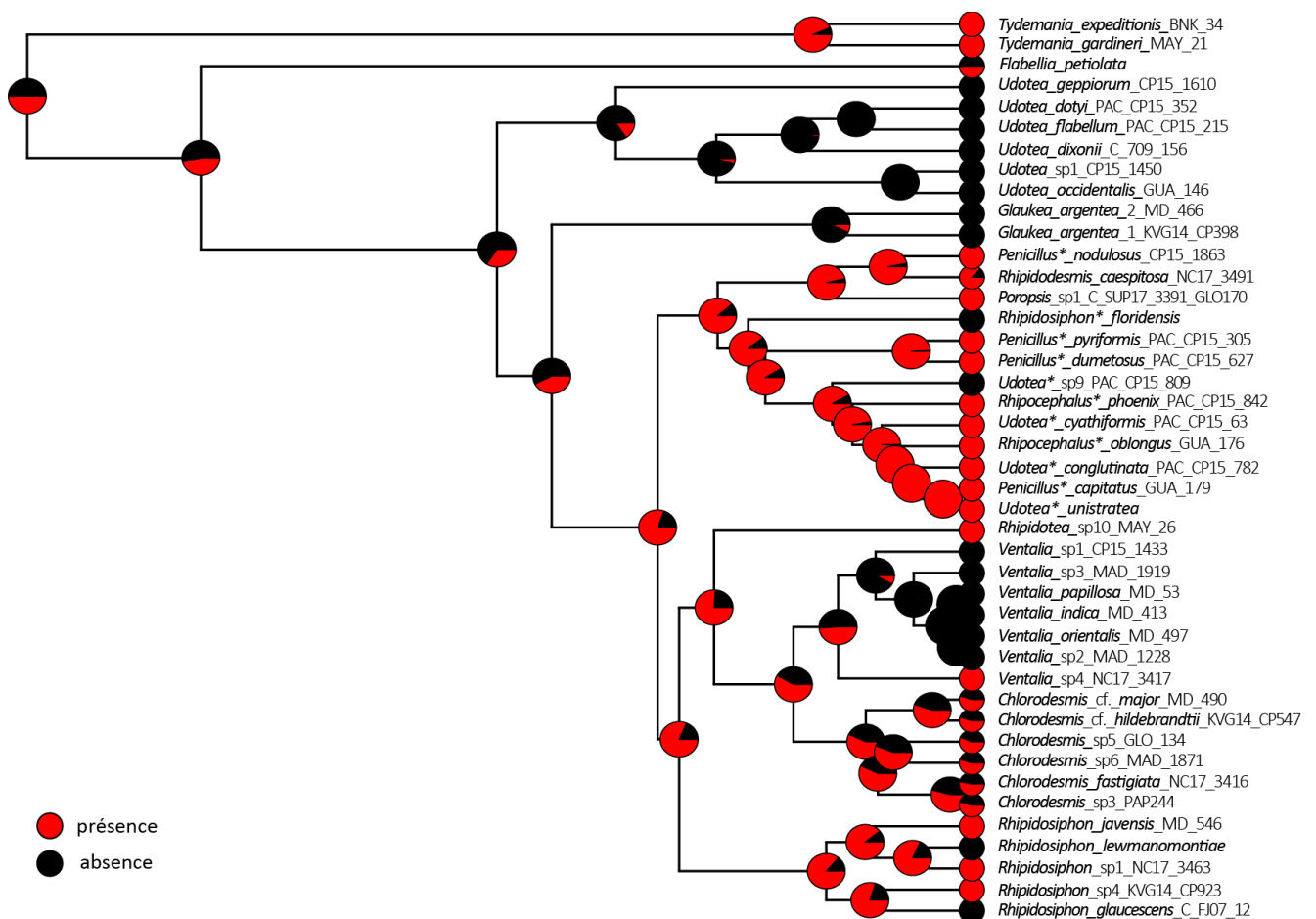
PS: -0.3444704

Corrélation avec : type du stipe, jonction stipe-fronde, diamètre des siphons du stipe et de la fronde (échelle de taille), forme de la fronde, épaisseur de la fronde, attachement du thalle, disposition des siphons primaires, structures secondaires sur les siphons de la fronde et du stipe, cortication de la fronde et du stipe

Ancêtre : non-poreux (>50%)

Remarques:

- Absence de pores : **Simplésiomorphie** retrouvée chez les genres *Udotea s.s.*, *Glaukea* et *Ventalia* mais schémas évolutifs différents : Acquisition « directe » pour les trois premiers genres, tandis que *Ventalia* réversion ancestrale puisque ancêtre avec surface poreuse. Egalement retrouvée chez certaines espèces au sein des genres *Rhipidosiphon* et du « complexe Caraïbes ». Caractère discriminant à l'échelle spécifique pour ces genres
- Pores : **Homoplasie par convergence et parallélisme** chez *Tydemania*, *Rhipidosiphon*, « complexe Caraïbes » et « complexe PPR »). Pourrait représenter une innovation clé ou avantage écologique été physiologique (facilitation contact et transferts avec colonne d'eau).



Forme de la fronde (BS)

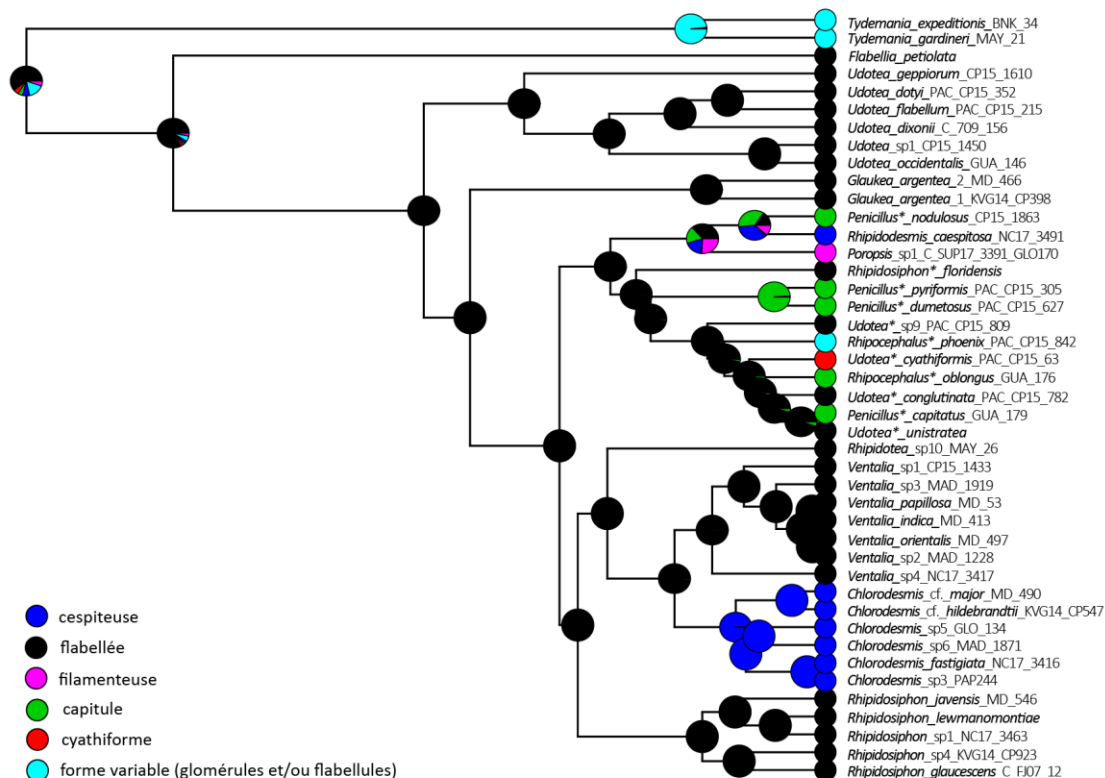
PS: -0.4172899

Corrélation avec: Cortication totale, diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), arrangement des siphons de la fronde, disposition des siphons primaires, structures secondaires sur les siphons de la fronde et du stipe, type de constrictions, cortication de la fronde, absence ou présence de pores, jonction stipe-fronde, présence ou absence du stipe

Ancêtre: Flabellé, en lame (> 50%)

Remarques:

- Forme flabellée : **Synplésiomorphie** : *Udotea s.s.*, *Flabellia*, *Glaukea*, *Ventalia*, *Rhipidosiphon*, *U. sp10*
- Axe principal avec différentes structures : Homoplasie de parallélisme ; **Synapomorphie** du genre *Tydemania*
- Forme filiforme : **Synapomorphie** pour *Paropsis*
- Forme caespitose : **Homoplasie** pour *Rhipidodesmis* et *Chlorodesmis*. **Synapomorphie** pour *Chlorodesmis*
- Forme capitata : **Homoplasie de parallélisme** au sein des espèces du « complexe Caraïbes » et *P. nodulosus* (« complexe PPR »)
- Forme cyathiforme : **Autapomorphie** de l'espèce *Udotea cyathiformis*
- Particularité des espèces des Caraïbes/ genre *Penicillus* : Synplésiomorphie chez l'ancêtre du genre (forme en lame) puis évolution de caractères dérivés (capitata, cyathiforme) ou maintien de la forme ancestrale. Multitude d'états de traits en intra-générique ; Caractère discriminant à l'échelle spécifique
- Caractère contrasté présentant des schémas évolutifs intéressants ; Alternativement informatif à l'échelle des genres ou des espèces



Composition de la fronde

N.B : pour siphon libres (ex : *Chlorodesmis*, *Penicillus* et autres) = 1 touffe= 1 partie supérieure par individu

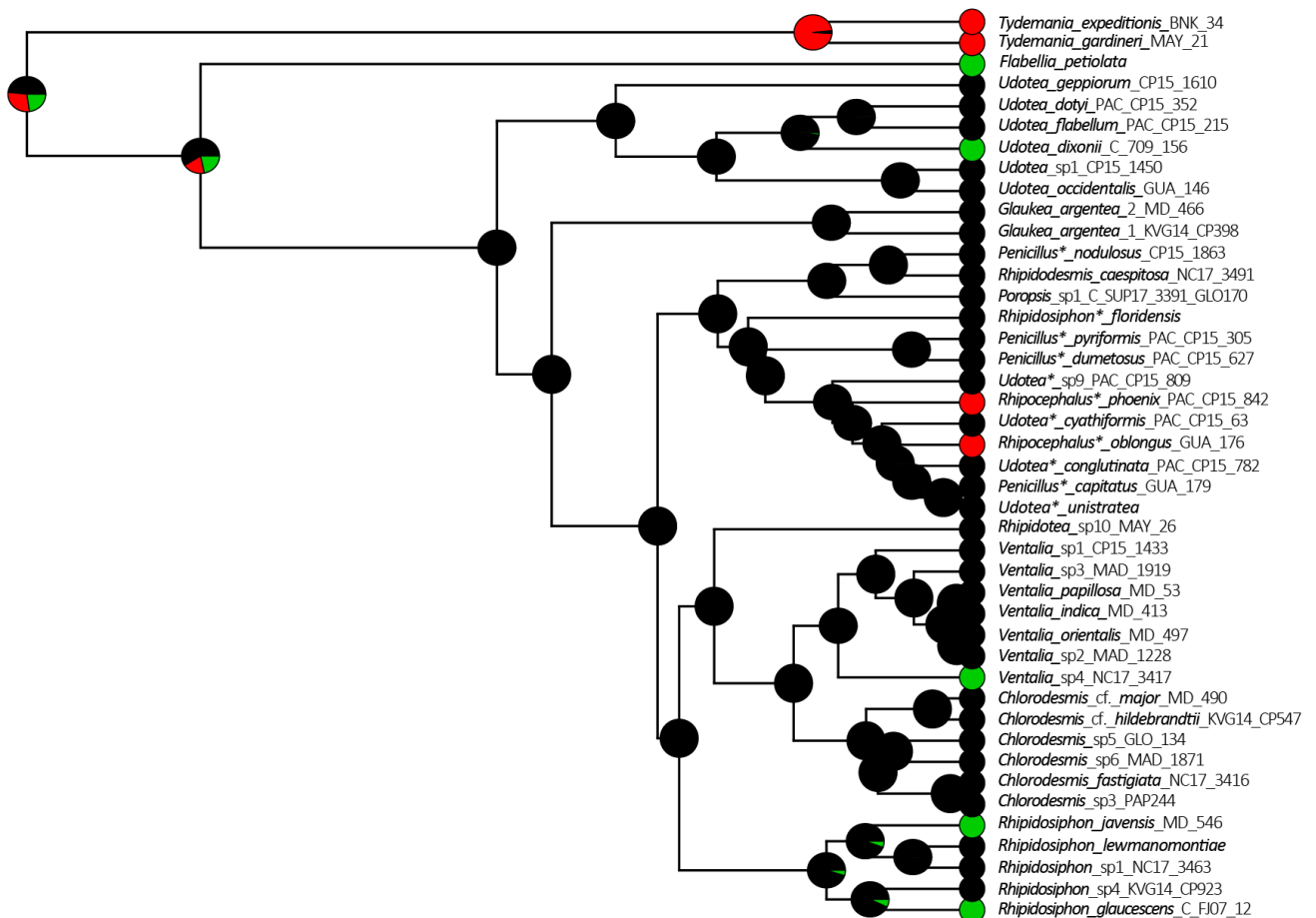
PS : 0.4464018 = NON

Corrélié à : Croissance, mode de ramification et épaisseur de la fronde

Ancêtre : une fronde par individu (50%)

Remarques :

- Une fronde par individu : **symplesiomorphie** retrouvée pour la majorité des espèces des Udoteaceae
- Fronde multiples : **homoplasie de convergence** (*Tydemania* et deux espèces du « complexe Caraïbes ») et **synapomorphie** du genre *Tydemania*
- L'état polymorphe (une ou plusieurs lames) est également retrouvé **homoplastique (convergence)** et décrit le genre *Flabellia* et informatif au niveau spécifique ensuite dans les genres *Udotea*, *Ventalia* ou *Rhipidosiphon*.



unique (1) = noir ; multiples (2)= rouge ; variable (3) =vert

Epaisseur de la fronde

N.B. : Fronde en touffe de siphon libres= non-monostromatique

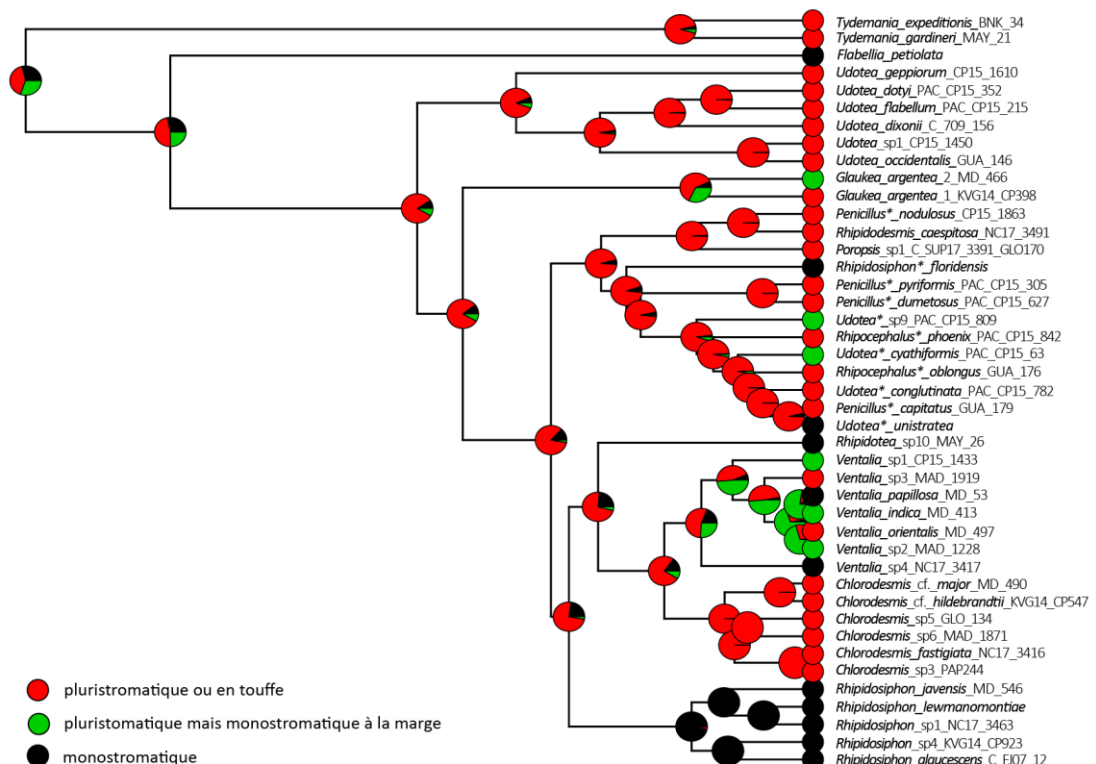
PS: -0.07478216

Corrélation avec : Composition de la fronde, attachement du thalle, arrangement des siphons de la fronde, présence ou absence de pores, type de stipe, diamètre des siphons du stipe (échelle de taille)

Ancêtre : pluristromatique (tout le long de la fronde ou en touffe) (<50 %)

Remarques:

- Probabilités proches pour l'estimation ancestrale mais la condition la plus vraisemblable est une fronde pluristromatique (tout le long ou avec marge monostromatique).
- Fronde entièrement pluristromatique : **homoplasie en parallélisme** (ou simplésiomorphie ?) retrouvée chez les genres *Chlorodesmis*, « complexe PPR », *Udotea s.s.*, *Glaukea*, *Ventalia* (mais évolution vers mono complet ou en marge pour ce dernier)
- Fronde monostromatique : état dérivé **homoplastique par convergence**. **Synapomorphie** pour les genres *Rhipidosiphon*, *Rhipidotea*, *Tydemania*. Autres apparitions indépendantes à l'échelle spécifique au sein du « complexe Caraïbes » (*R. floridensis*, *R. phoenix*, *U. unistratea*) ou du genre *Ventalia*
- Fronde pluristromatique avec marge monosiphonnée : **homoplasie de convergence** et davantage informatif pour la discrimination des espèces, notamment au sein de *Descaisnella* ou du « complexe Caraïbes »
- Le « complexe Caraïbes » et le genre *Ventalia* regroupent pour ce caractère une mosaïque de l'ensemble des états possibles



Monostromatique (1)= Noir; Pluristromatique tout le long ou en touffe (2)= Rouge; Pluristromatique mais avec marge monostromatique (3)= Bleu

Attachement du thalle au substrat (TA)

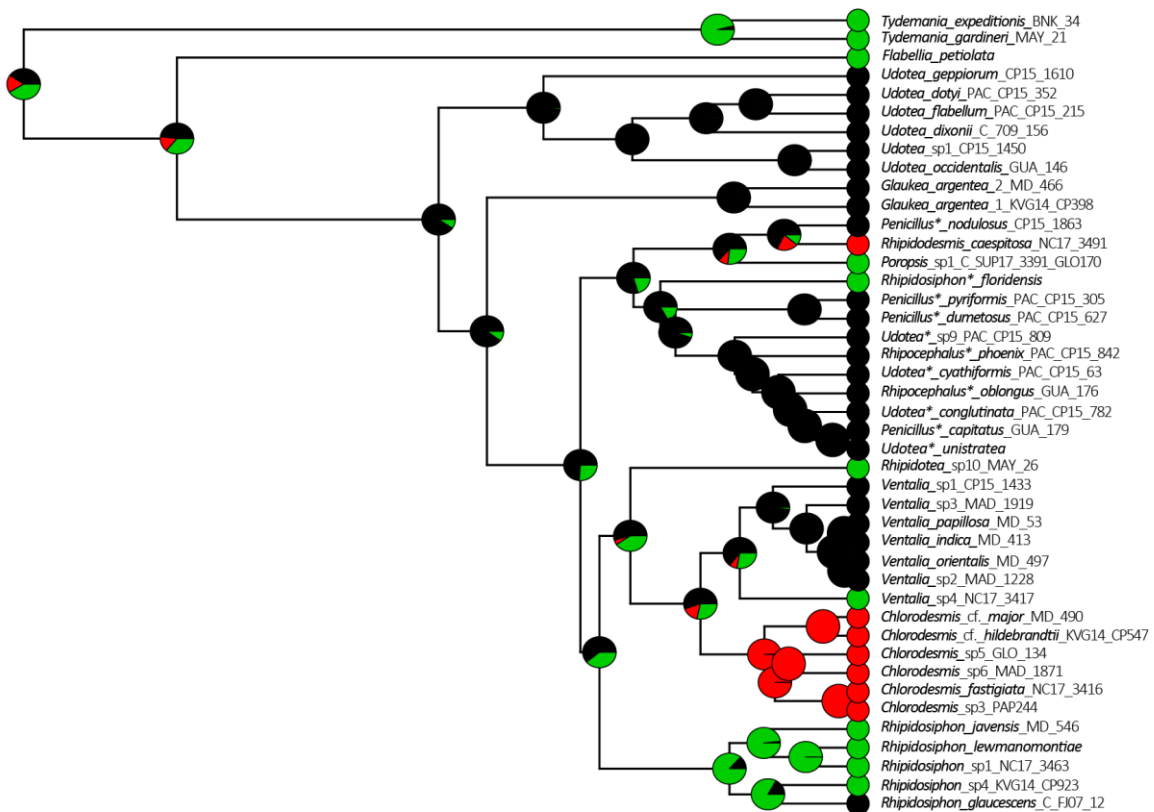
PS: -0.2934843

Corrélation avec : Cortication, épaisseur de la fronde, structures secondaires sur les siphons du stipe, cortication du stipe, présence ou absence de pores, type de stipe

Ancêtre : Incertain (Rhizoïdes ou pied bulbeux)

Remarques:

- Pied bulbeux : **Synapomorphie** pour les genres *Udotea s.s.* et *Glaukea*. Caractère ancestral du genre *Ventalia* et du « complexe Caraïbes », mais bien que le plus retrouvé à l'échelle spécifique, également évolution de caractères dérivés en leur sein.
- Système rhizoïdal réduit : **Synapomorphie** pour *Tydemania*, *Rhipidotea*, *Flabellia*, et *Poropsis*. Caractère ancestral du genre *Rhipidosiphon* (mais présence d'une évolution vers un état en pied bulbeux; Caractère retrouvé également de plusieurs fois indépendante à l'échelle de l'espèce au sein de *Ventalia*, « complexe Caraïbes »
- Crampon discoïde : Etat dérivé apparu deux fois de manière indépendante dans l'histoire des Udoteaceae, et correspond donc à une **homoplasie de convergence**. Cet état est une **synapomorphie** pour le genre *Chlorodesmis* et probablement aussi *Rhipidodesmis* mais ici une seule espèce n'est représentée. Pourrait correspondre à une adaptation écologique ou innovation clé.



Pied bulbeux (1)= Noir; Crampon discoïde(2)= Rouge; Rhizoïdes filamenteux basaux et fasciculés (système réduit) (3)= Vert;

Stipe (S)

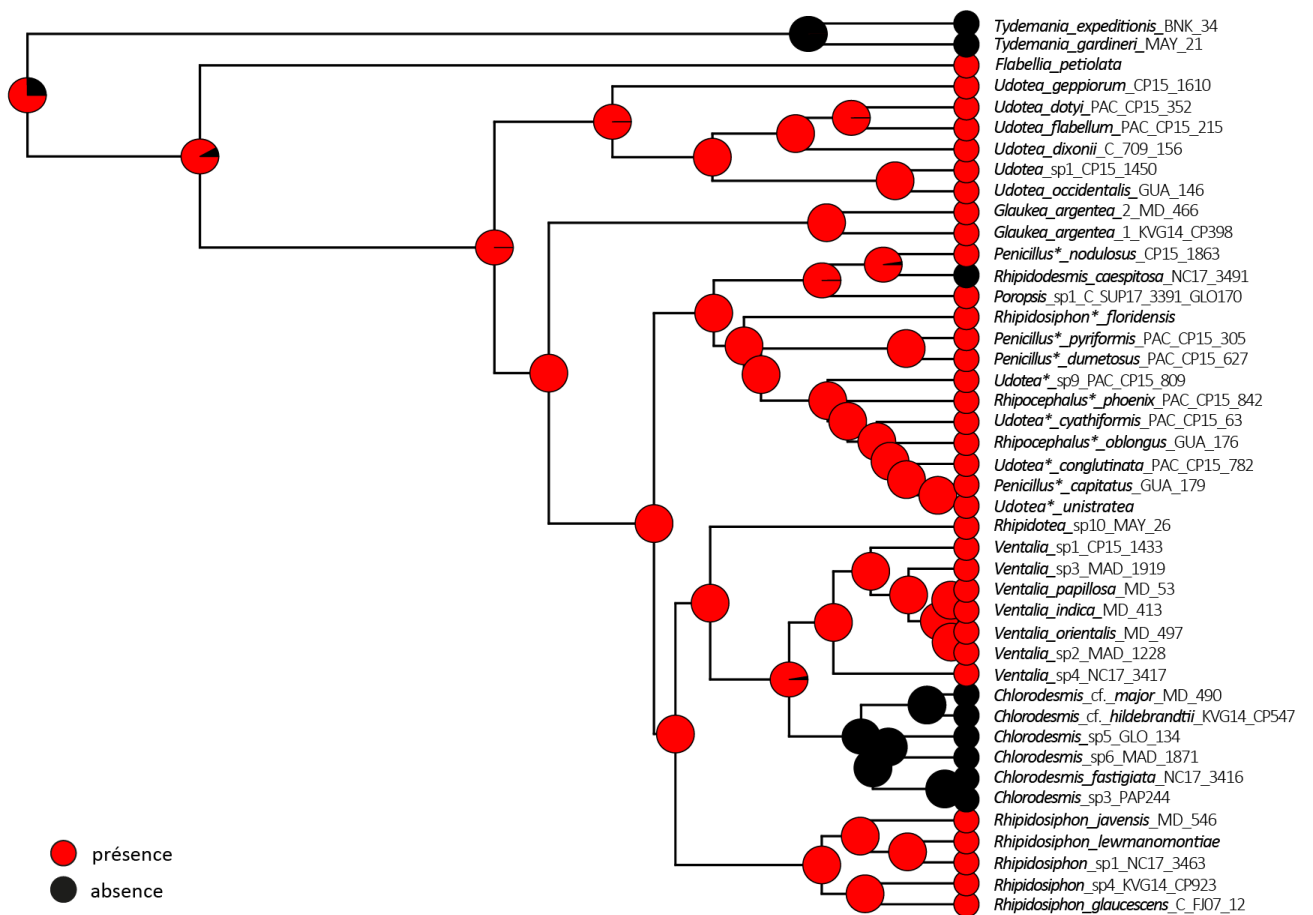
PS: -0.9551923

Corrélation avec : Cortication du thalle, calcification, disposition des siphons primaires

Ancêtre : Présence stipe

Remarques:

- Présence stipe : **Symlésiomorphie** partagée par la majorité des genres Udoteaceae
- Absence de Stipe : état apparu *a minima* trois fois de manière indépendante dans l'histoire des Udoteaceae, sans lien phylogénétique proche, et correspondrait à une **homoplasie de convergence**. Cette absence de stipe est également une **synapomorphie** pour les genres correspondants : *Chlorodesmis*, *Tydemania* et *Rhipidosesmis* (ce dernier à vérifier).



Type de stipe (ST)

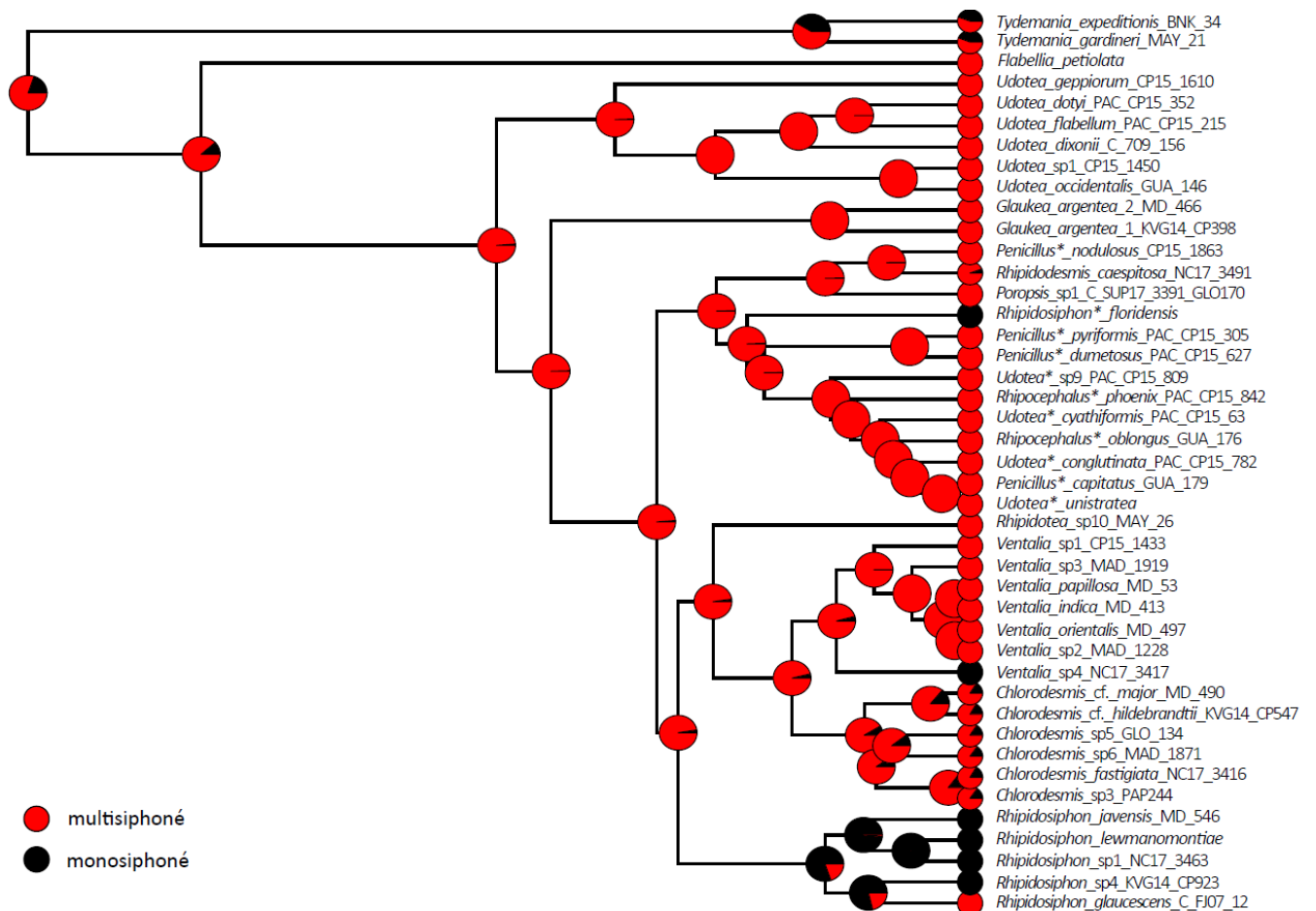
PS: -0.7550428

Corrélation avec : Présence ou absence de pores, cortication du thalle, épaisseur de la fronde, attachement du thalle, diamètre siphons de la fronde (échelle de taille)

Ancêtre : stipe multisiphonné

Remarques:

- Stipe multisiphonné : **Synplésiomorphie** conservée dans la majorité des genres
- Stipe monosiphonné : **homoplasie de convergence**, apparition trois fois de manière indépendante, soit une pour le genre *Rhipidosiphon* avec un cas de réversion vers le caractère ancestral. Les deux autres évolutions de cet état sont retrouvées à l'échelle spécifique, une au sein du « complexe Caraïbes », une au sein du genre *Ventalia*.



Ramification du stipe (SS)

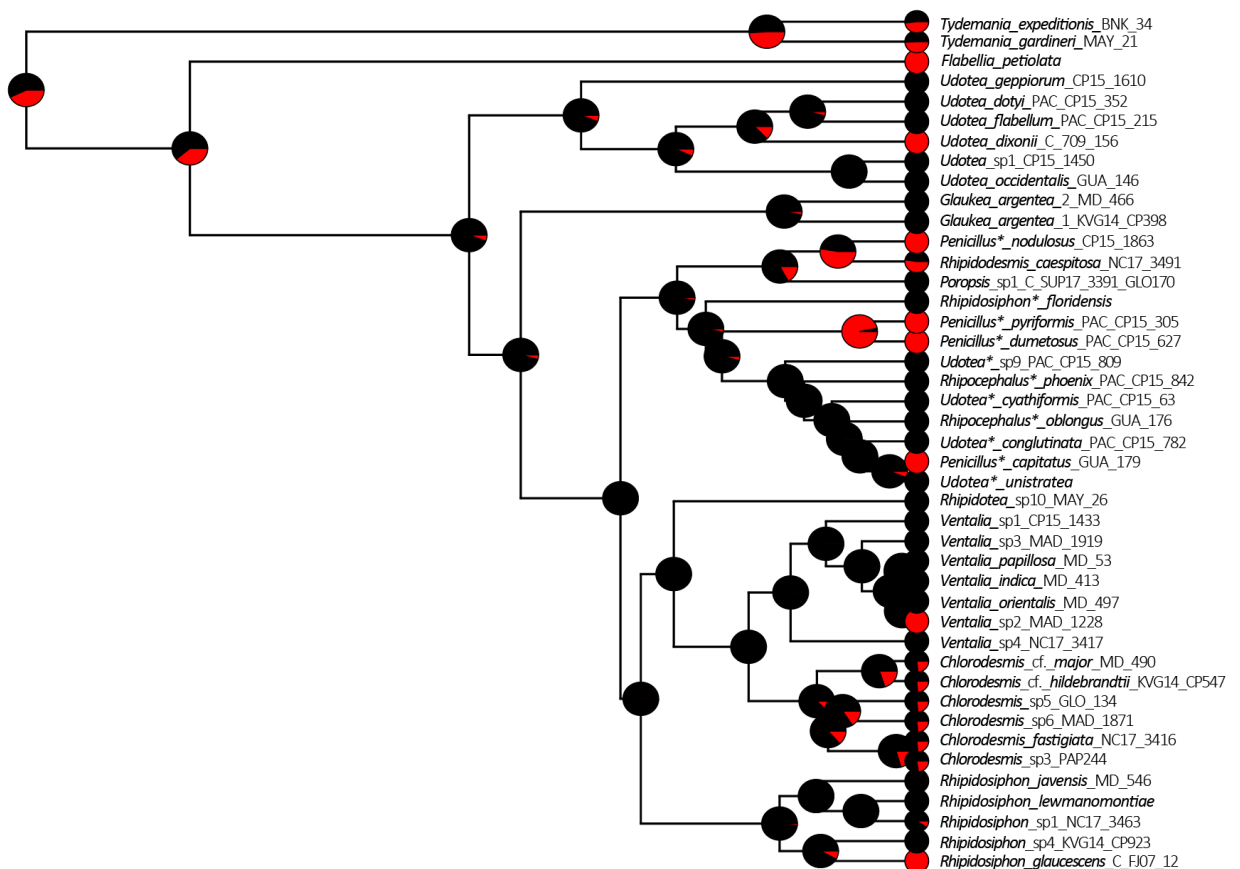
PS: 1.035196

Corrélation : Aucune

Ancêtre : Non-ramifié

Remarques:

- Stipe non-ramifié : **Simpléiomorphie** retrouvés majoritairement au niveau ancestral des genres d'Udoteaceae ainsi qu'à l'échelle spécifique
- Ramification du stipe : Etat dérivé **homoplastique** (convergence ou parallélisme) apparus plusieurs fois indépendamment au niveau spécifique au sein « complexe Caraïbes », « complexe PPR », *Rhipidosiphon*, *Udotea* s.s. et *Ventalia* mais l'état ancestral de tous ces genres correspond à un tipe non-ramifié.
- Caractère davantage informatif et diagnostique à l'échelle spécifique.



Simple, non-ramifié (1)= Noir; pouvant être ramifié (2)= Rouge

Jonction du stipe et de la fronde (SBJ)

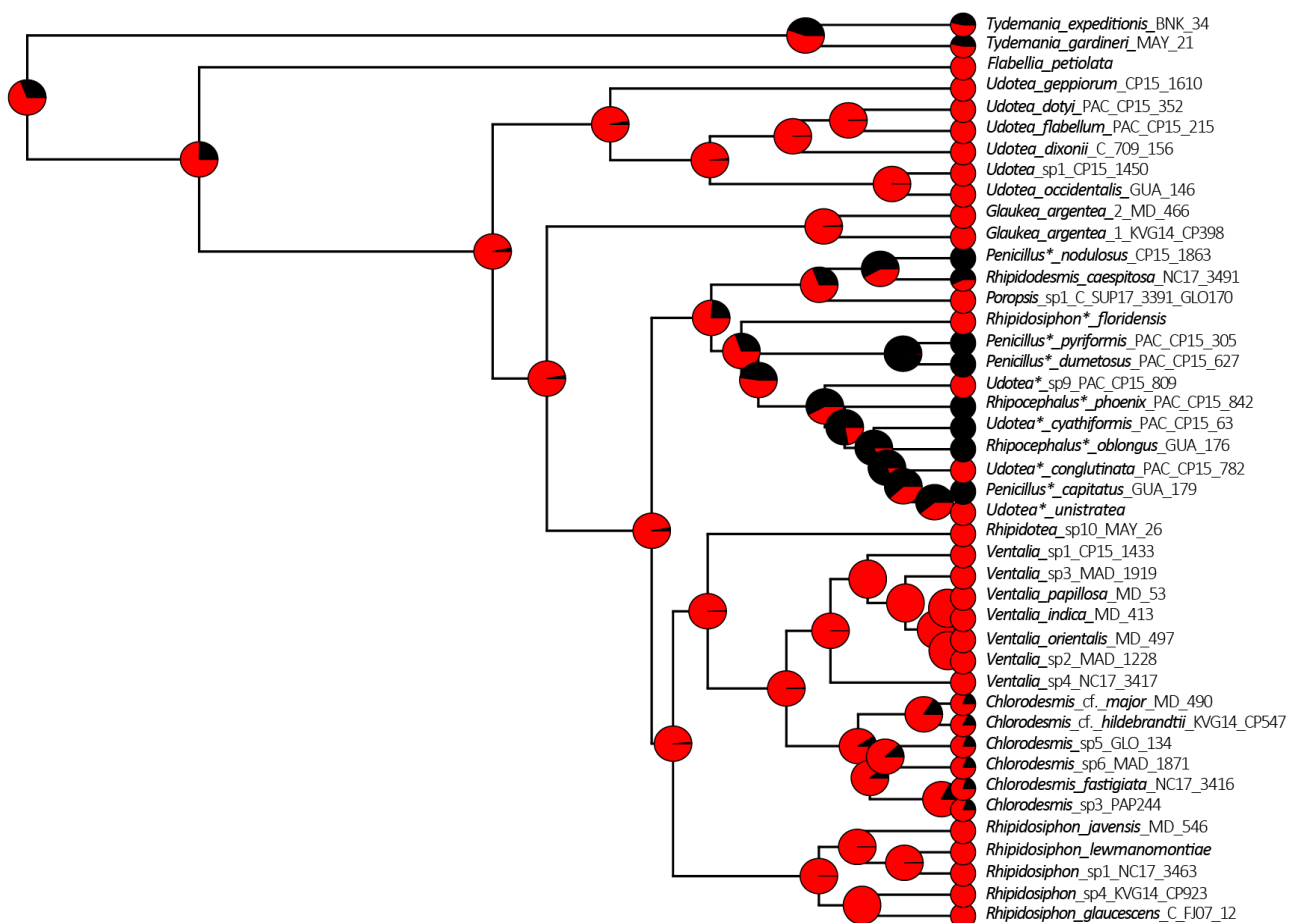
PS: -0.2149205

Corrélation avec : forme de la fronde, épaisseur de la fronde, diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), disposition des siphons primaires, type de constrictions, présence ou absence de pores

Ancêtre : Jonction continue

Remarques:

- Jonction continue : caractère **symplesiomorphe** le plus représenté chez les Udoteaceae.
- Une jonction marquée entre le stipe et la fronde est un état dérivé apparu plusieurs fois au niveau spécifique au sein du « complexe Caraïbes » et du complexe PPR », ce qui représente ici une **homoplasie en parallélisme**.



Marquée (1) = Noir; Conitnue (2) = Rouge

Port extérieur

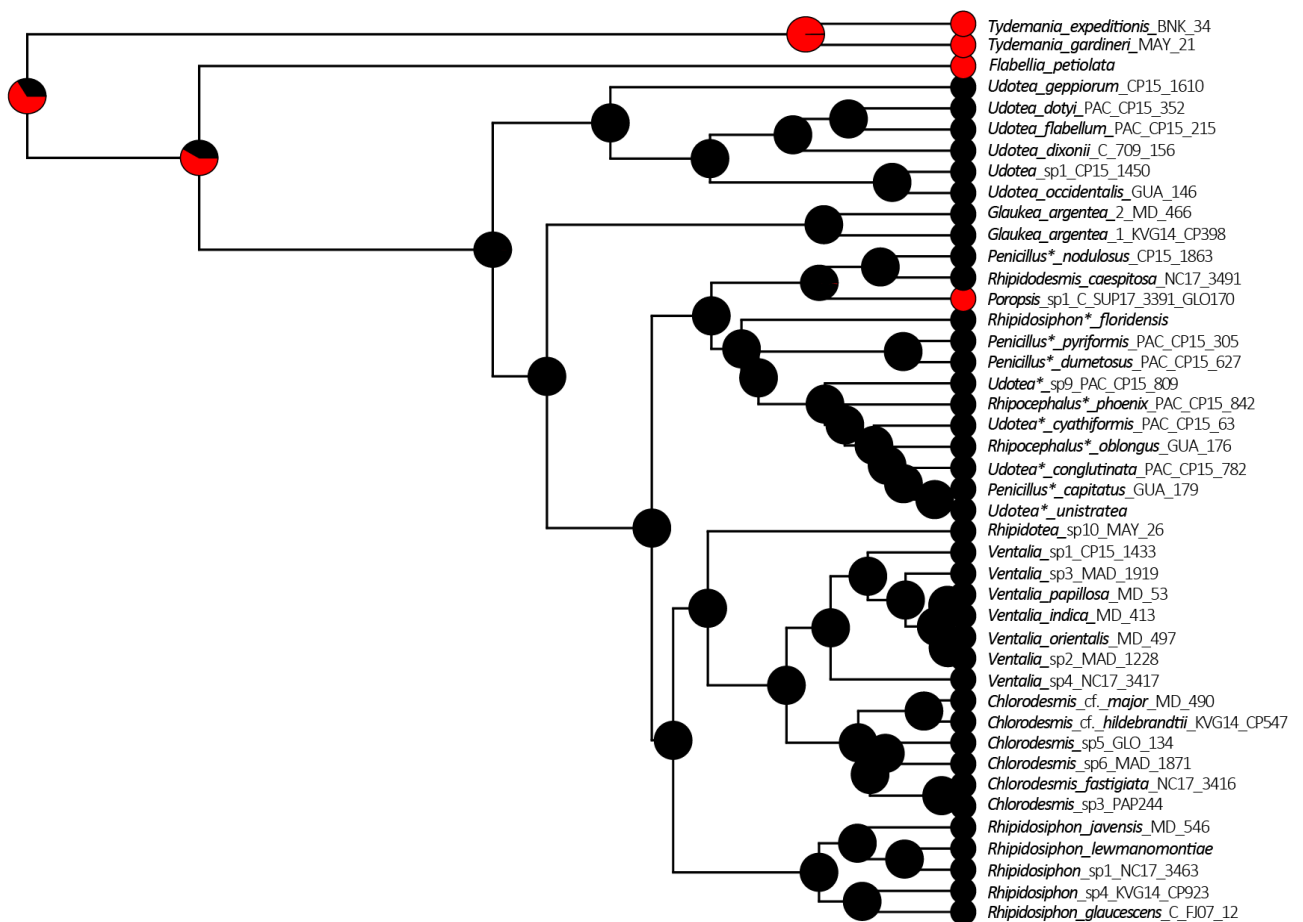
PS: -2.054558

Corrélation avec : Composition de la fronde

Ancêtre : axe rampant et dressé

Remarques:

- Axe rampant et dressé : **symplesiomorphie** uniquement retrouvée chez les genres *Tydemania*, *Flabellia* et *Poropsis*. Dans le dernier cas, il s'agit en réalité d'une **réversion** vers l'état ancestral depuis un état dérivé.
- Port dressé seul : Etat dérivé apparu une seule fois au sein des Udoteaceae mais qui semblerait avoir été préférentiellement héritée. **Synapomorphie** pour les genres *Udotea* s.s., *Glaukea*, *Rhipidosiphon*, *Ventalia*, *Rhipidosesmis*, *Chlorodesmis* et *Rhipidotea*. Pourrait correspondre à une innovation clé ou adaptation écologique conservée par pressions de sélection



Dressé (1)= Noir; Rampant et dressé (2)= Rouge

Mode de ramification (MB)

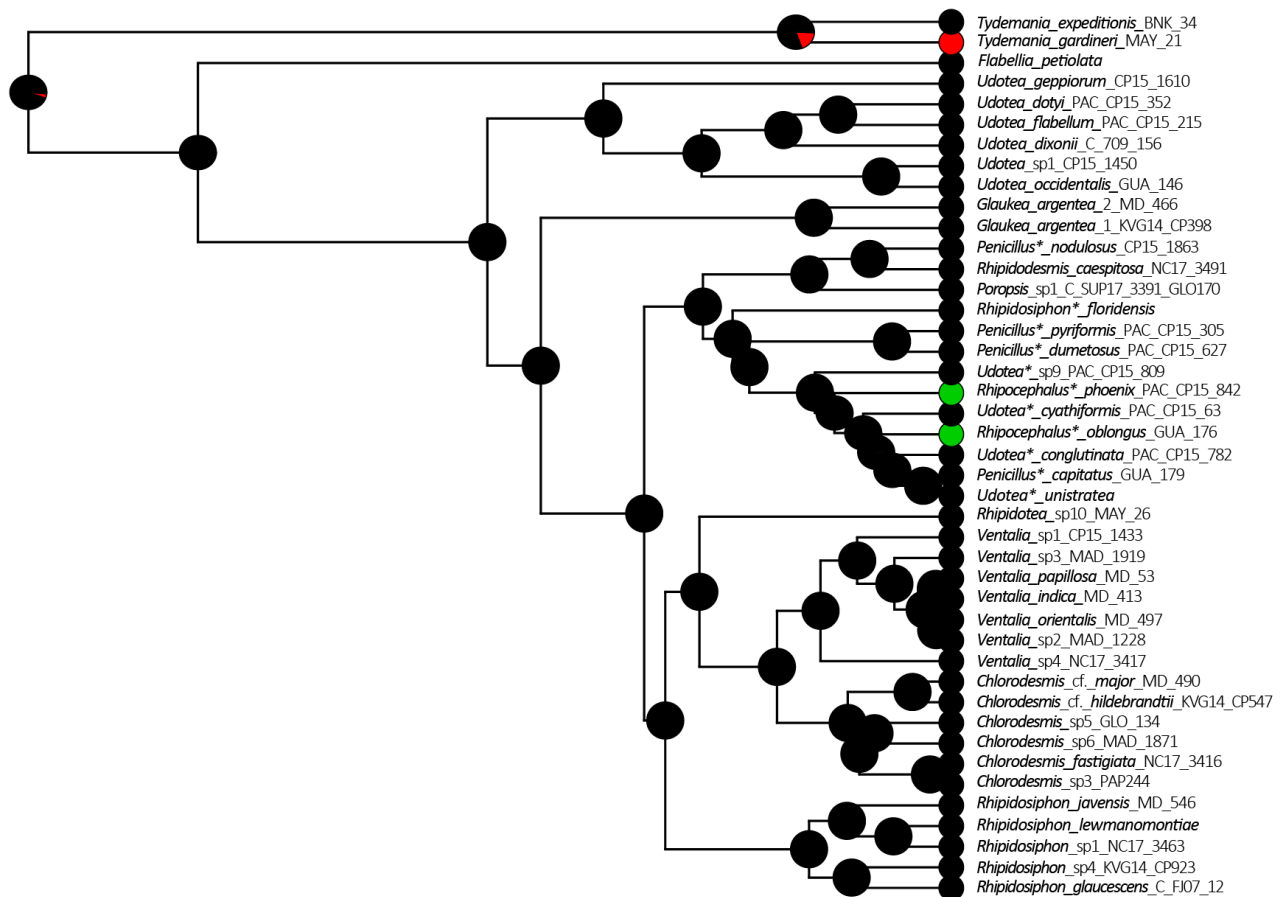
PS: 0.6545989 NON

Corrélation avec : Composition de la fronde

Ancêtre : Ramifications dichotomiques

Remarques:

- Dichotomies : **Synplésiomorphie** trouvées dans la grande majorité des espèces et genres des Udoteaceae
- Verticilles : **Synapomorphie (Autapomorphie)** de l'espèce *Tydemania expeditionis*, apparues depuis un ancêtre en dichotomie.
- Pseudo-verticilles : état **homoplastique (parallélisme)** apparu deux fois indépendamment chez les espèces de *Rhipocephalus*
- Répartition large de l'état dichotomies au sein des Udoteaceae et ne semble donc pas être très informatifs pour discriminer les genres ou espèces. Néanmoins, cette analyse devrait être dans un contexte plus large (Core Halimedineae ou Bryopsidales) puisque beaucoup de familles ou genres ne se ramifient pas sous forme de dichotomies. Placé dans ce contexte, le mode de ramification pourrait révéler un plus fort signal phylogénétique et s'avérer être utile pour la discrimination et l'identification inter et intrafamiliale.



Dichotomies (1)= Noir, Verticilles (2)= Rouge ; Pseudo-verticilles (3)= Vert

Diamètre des siphons

Continu (moyenne des diamètres des siphons par espèce) ; Si transformation en discret : classes de valeurs : 1 > 50 ; 2= 50-100 ; 3= 100-150 ; 4= >150)

PS (continu): K= 0.3273027 (PS plus faible que selon BM); Pagel= 0.8986201 (PS pas selon BM) >> OU modèle

PS (discret) : -0.2177721

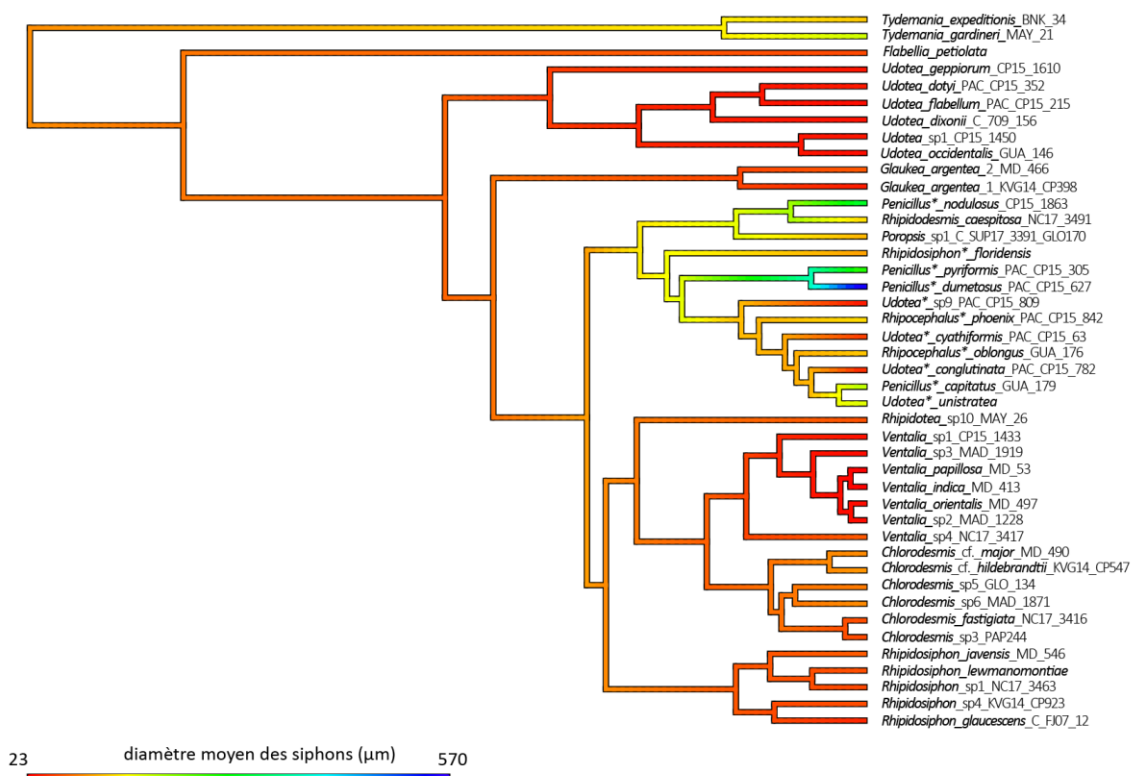
Corrélation avec autre trait continu (diamètres des siphons du stipe)= non

Corrélation avec autres caractères par transformation en trait discret : Cortication du thalle, forme de la fronde, disposition des siphons primaires, cortication de la fronde, structures secondaires sur les siphons de la fronde et du stipe, présence ou absence de pores, type de stipe, jonction stipe-fronde, diamètre siphons du stipe (échelle de taille)

Ancêtre = 95 μm

Remarques :

- Diminution par rapport à la taille ancestrale la plus vue et notamment pour les genres *Udotea*, *Glaukea*, *Ventalia*, *Rhipidosiphon*, *Rhipidotea*, *Flabellia*. La diminution évolutive semble unilatérale, c.-à-d. que pas d'augmentation perçue secondairement
- Augmentation du diamètre perçue chez *Tydemania*, « complexe PPR » et « complexe Caraïbes ». Des diminutions secondaires sont également vues et pourraient correspondre à des cas de réversions (*Poropsis*, *Rhipidodesmis* et certaines espèces du clade Caraïbes)
- *Chlorodesmis* a conservé un diamètre équivalent à l'ancêtre des Udoteaceae



Taille degressive des siphons de la fronde

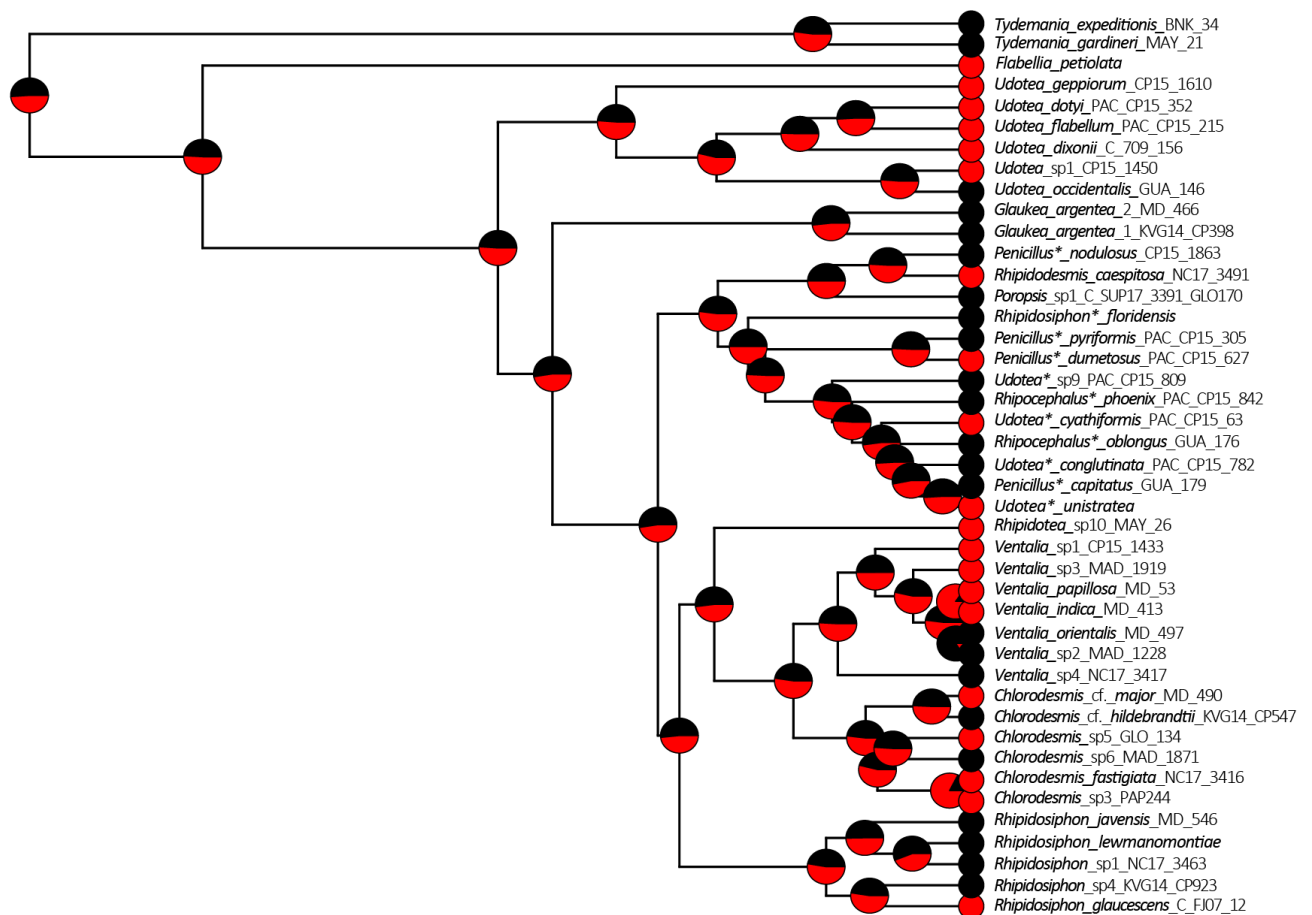
PS: 0.9387927 NON

Corrélation avec : Aucune

Ancêtre : Incertain (50/50)

Remarques:

- Caractère très labile
- Informatif uniquement à l'échelle spécifique mais pas diagnostique pour l'échelle des genres



Oui (1) = Noir ; Non (2) = Rouge

Aspect des siphons de la fronde

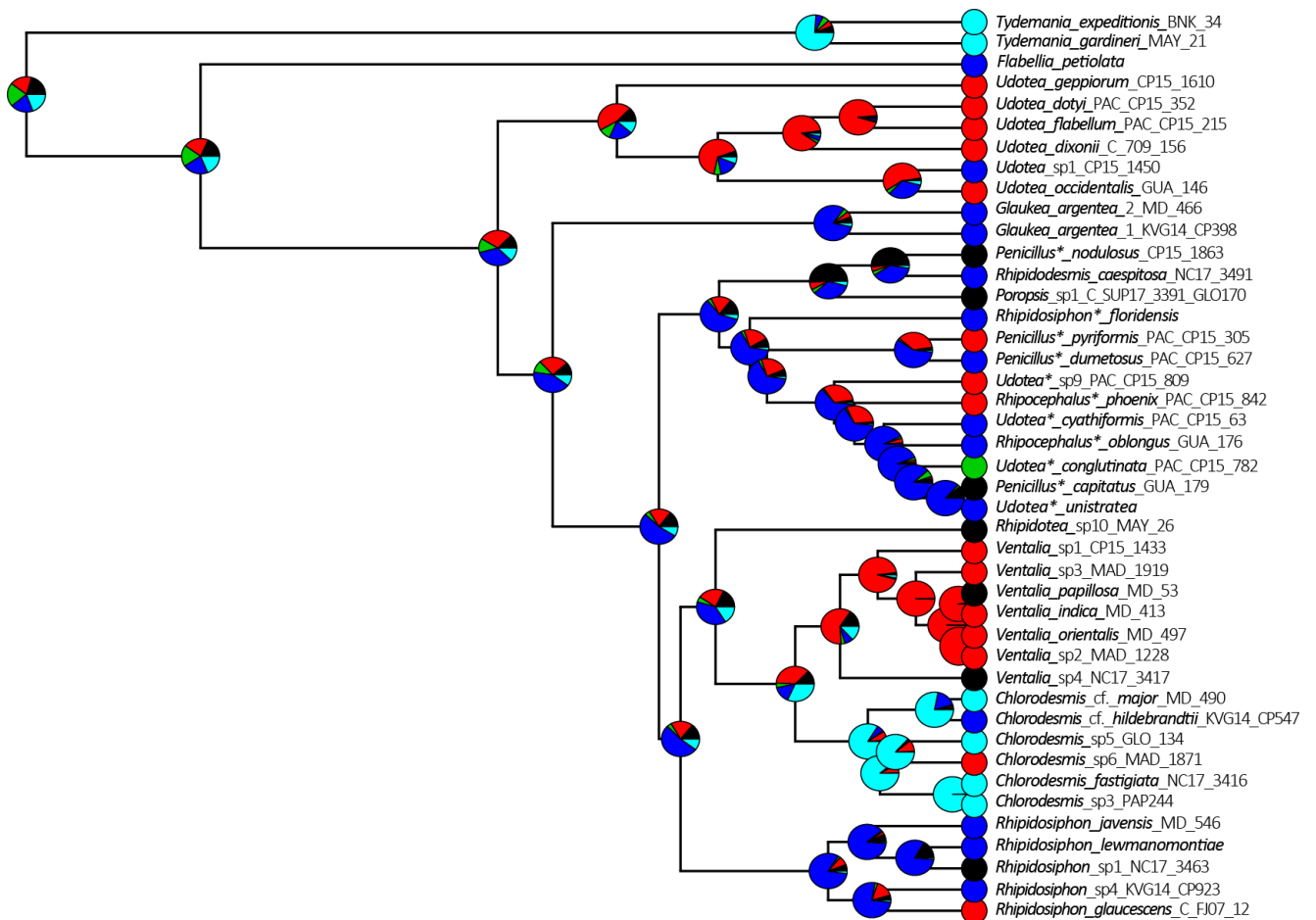
PS: 0.949624 NON

Corrélation avec : Aucune

Ancêtre : Incertain

Remarques:

- Estimation ancestrale incertaine
- Caractère très variable et labile
- Peut être diagnostique à l'échelle spécifique, mais également variable chez certaines espèces.
- Peu informatif à l'échelle des genres
-



Moniliformes (1)= Noir; Tortueux ou toruleux (2) Rouge; Moniliformes, tortueux ou contorsionnés aux apex uniquement (3)= Vert ; Droits et cylindriques ou avec contristions occasionnelles (4)= Bleu foncé; Aspect variable le long du siphon ou siphons de différentes formes chez même individu (5)= Turquoise

Arrangement des siphons de la fronde

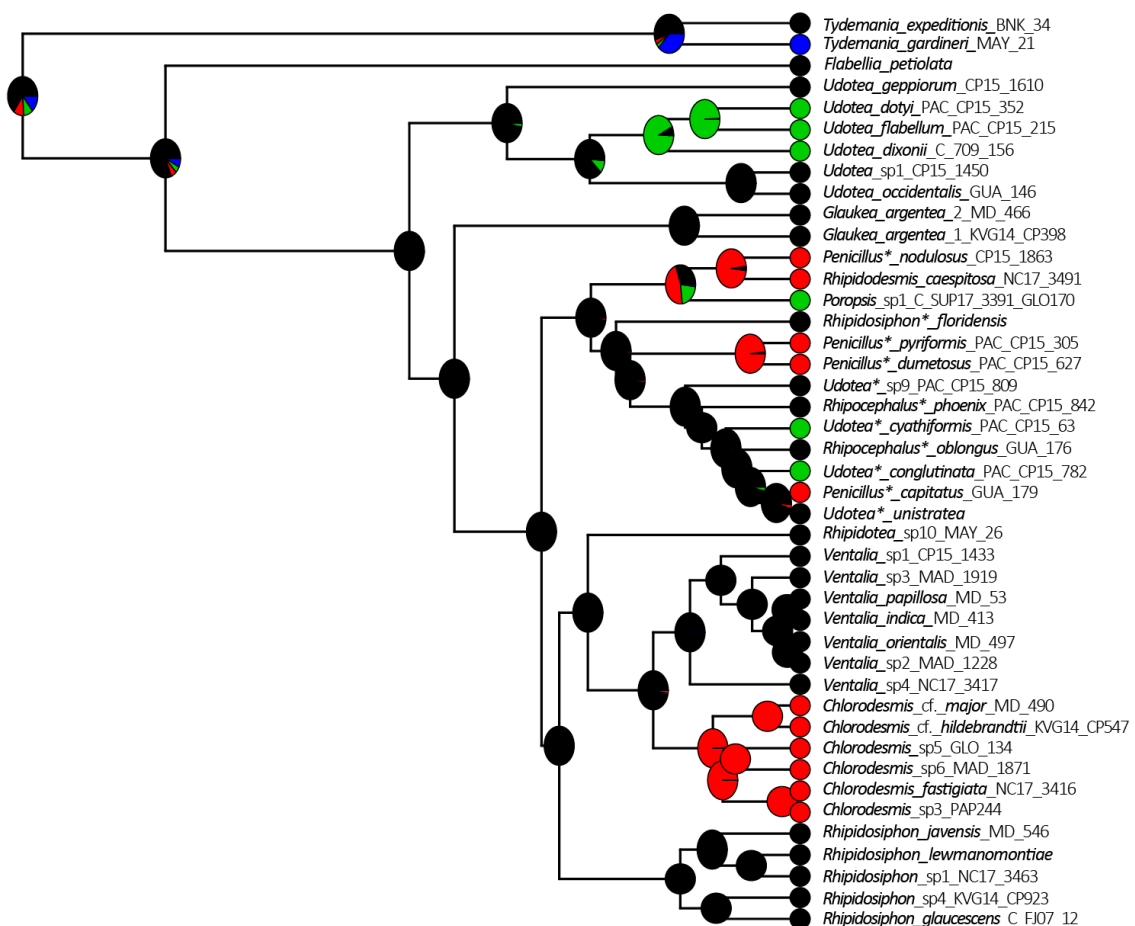
PS: 0.1973884 NON

Corrélation avec : Forme et épaisseur de la fronde, disposition des siphons primaires

Ancêtre : Parallèle à subparallèle (> 50 %)

Remarques:

- Arrangement parallèle à subparallèle : **Synplésiomorphie** retrouvée pour la majorité des formes ancestrales des genres et conservées jusqu'à l'échelle spécifique chez *Ventalia*, *Flabellia*, *Glaukea*, *Rhipidotea* et *Rhipidosiphon*, tandis que évolution différentes pour les genres *Udotea* s.s. (subparallèles à entremêlés), *Tydemania* et « complexe Caraïbes » (états multiples)
- Arrangement au hasard : Etat dérivé **synapomorphe** des genres *Chlorodesmis* et *Rhipidodesmis* puis également retrouvé à l'échelle spécifique au sein du « complexe Caraïbes »
- L'espèce *Tydemania expeditionis* est la seule à présenter différents états de caractères (polymorphes) au sein de mêmes individus en fonction des structures présentes (glomérules, flabellules).



Parallèles à subparallèles (1) = Noir; Entremêlés (2)= Rouge; subparallèles à entremêlés (3)= Vert; Variable (4)= Bleu

Disposition des siphons primaires

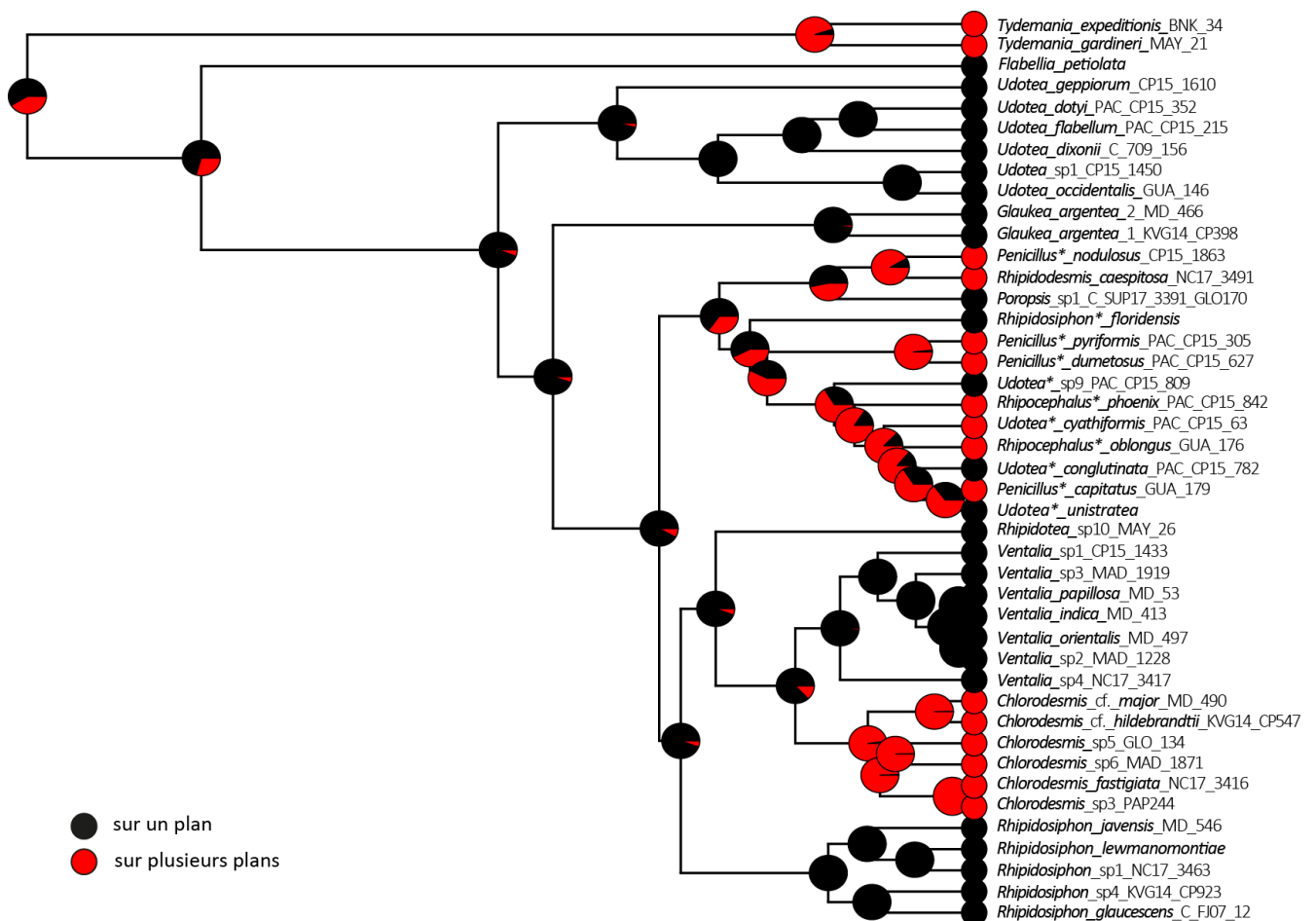
PS: -0.2950258

Corrélation avec : cortication du thalle, forme de la fronde, présence ou absence du stipe, diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), arrangement des siphons de la fronde, structures secondaires sur les siphons de la fronde, type de constriction, présence ou absence de pores, jonction stipe-fronde

Ancêtre : Ramification sur un seul plan

Remarques:

- Ramification sur un seul plan : **Simplésiomorphie** retrouvée pour les genres *Udotea s.s.*, *Flabellia*, *Glaukea*, *Rhipidotea*, *Ventalia* et *Rhipidosiphon* voire *Poropsis*
- Ramification sur plusieurs plans : **Homoplasie de convergence** apparue plusieurs fois indépendamment. **Synapomorphie** pour les genres *Tydemania*, *Chlorodesmis* et *Rhipidosiphon*.
- Le « complexe Caraïbes » présente les deux états du caractère, ce dernier étant davantage informatif à l'échelle spécifique



Structures secondaires sur les siphons de la fronde (BsF)

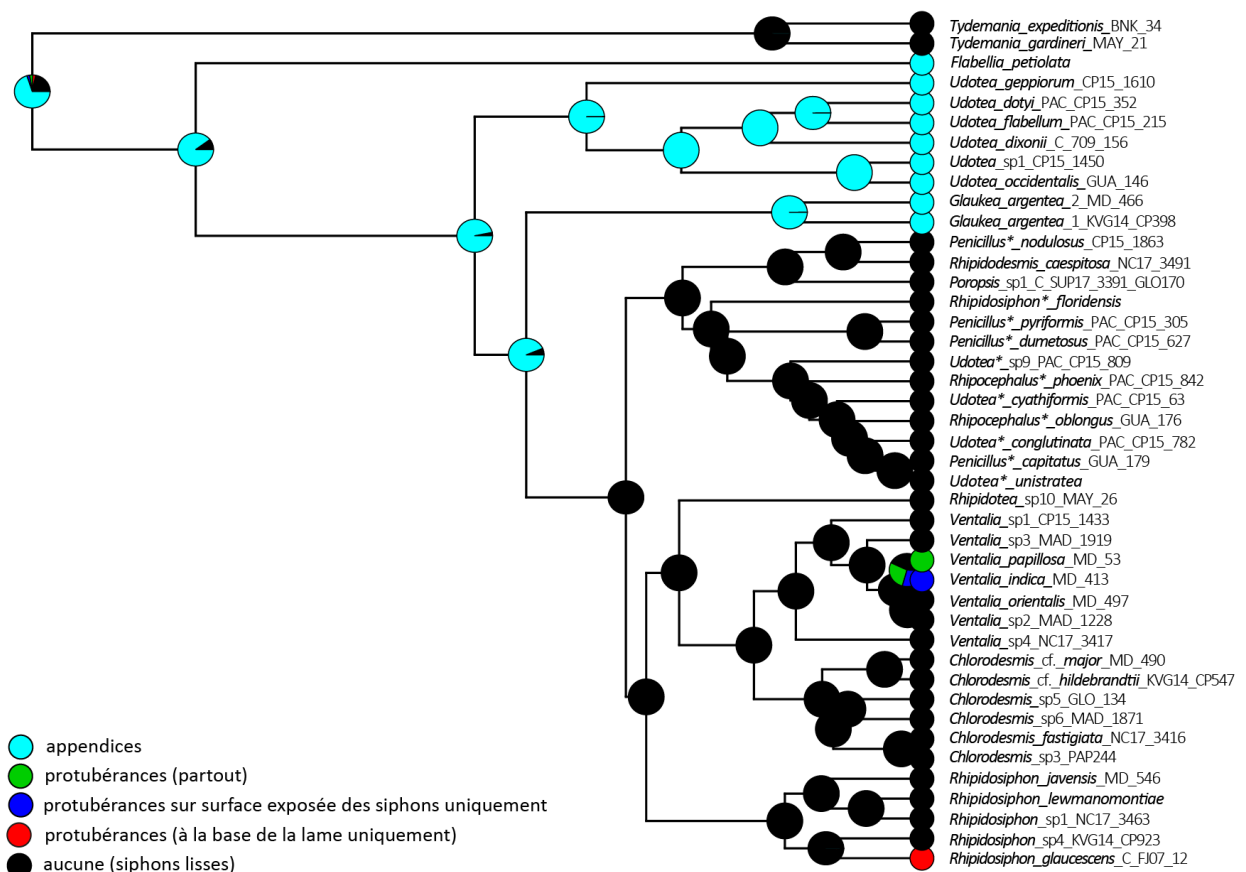
PS : -0.7253357

Corrélation avec : Cortication du thalle, forme de la fronde, diamètre siphons de la fronde (échelle de taille), disposition des siphons primaires, type de constrictions, cortication de la fronde, structures secondaires sur les siphons du stipe, présence ou absence de pores

Ancêtre : Appendices (> 50 %)

Remarques:

- Présence d'appendices : **Symlésiomorphie** pour les genres *Udotea s.s.*, *Flabellia* et *Glaukea*
- Siphons dénudés : Caractères **homoplastique de convergence ou parallélisme**. Retrouvé majoritaire au sein des Udoteaceae. **Synapomorphie** pour les genres *Tydemania*, *Chlorodesmis*, le « complexe Caraïbes » et le « complexe PPR » (donc *Poropsis* et *Rhipidosiphon*). Egalement état ancestral de *Ventalia* et *Rhipidosiphon* mais quelques évolutions vers des états différents sont perçues à l'échelle spécifique.
- Présence de protubérances : apparition deux fois indépendamment : **Homoplasie de convergence** informatif à l'échelle spécifique uniquement.
- Depuis l'état dérivé d'absence d'appendice, aucune réversion vers état ancestral mais quelques évolutions vers état pouvant être caractérisé d'intermédiaires avec l'apparition de protubérances
- N.B. : Les espèces avec protubérances notamment des Caraïbes (*Udotea. spinulosa*, *U. looensis*, *U. luna*, *U. goreau* etc.) n'ont pu être représentées ici.



Type de dichotomies (BDT)

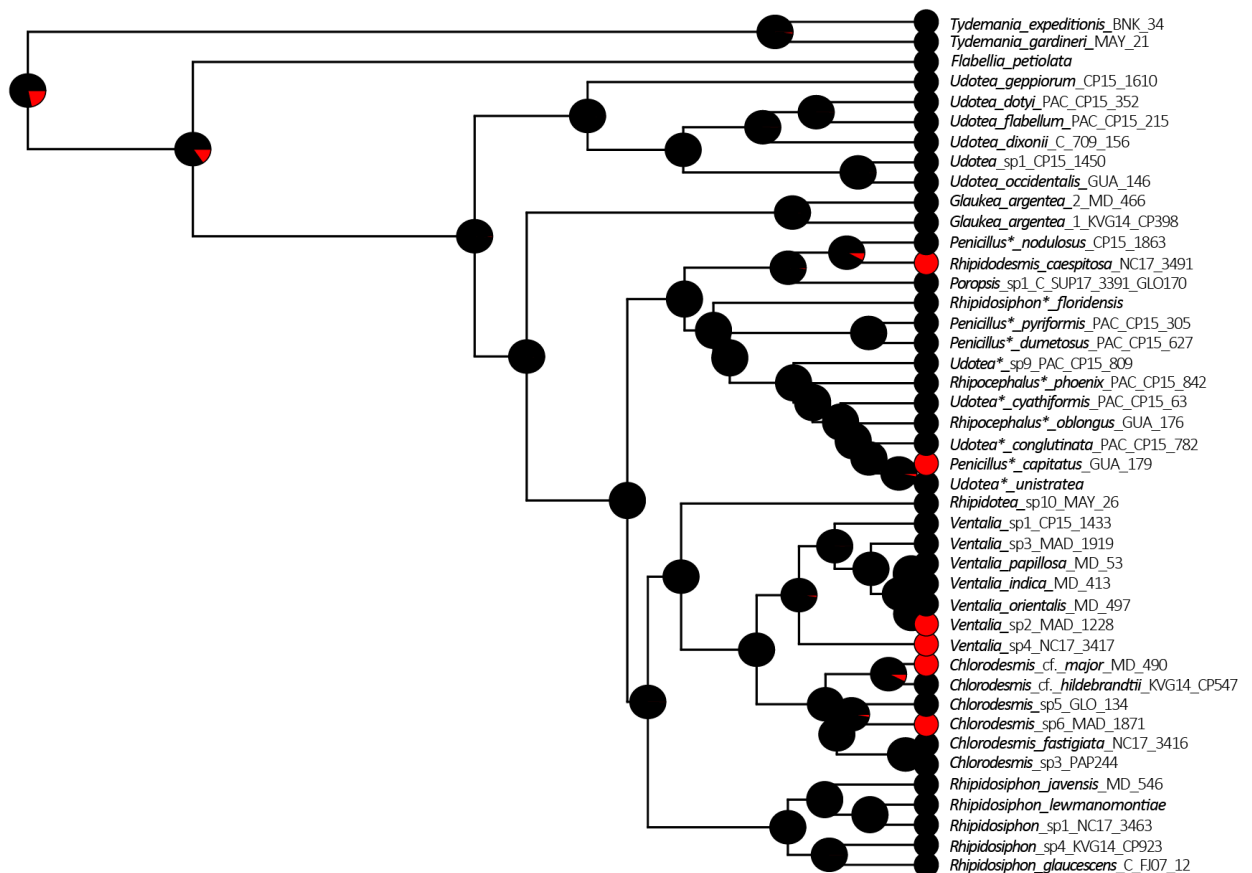
PS: 1.357264 non

Corrélation avec : Aucune

Ancêtre : dichotomies isomorphes

Remarques:

- Dichotomies isomorphes : **Symlésiomorphie** retrouvée pour la majorité des genres et espèces des Udoteaceae
- Dichotomies anisomorphes : Caractère dérivé et **homoplastique par convergence ou parallélisme** retrouvé chez *Rhipidodesmis* (**synapomorphie**) et certaines espèces au sein des genres *Chlorodesmis*, *Ventalia* et du « complexe Caraïbes ».
- Caractère non discriminant à l'échelle générique mais informatif et diagnostique à l'échelle spécifique.



Isomorphes (1)= noir; Présence de dichotomies anisomorphes (2)= Rouge

Alignement des dichotomies (BDA)

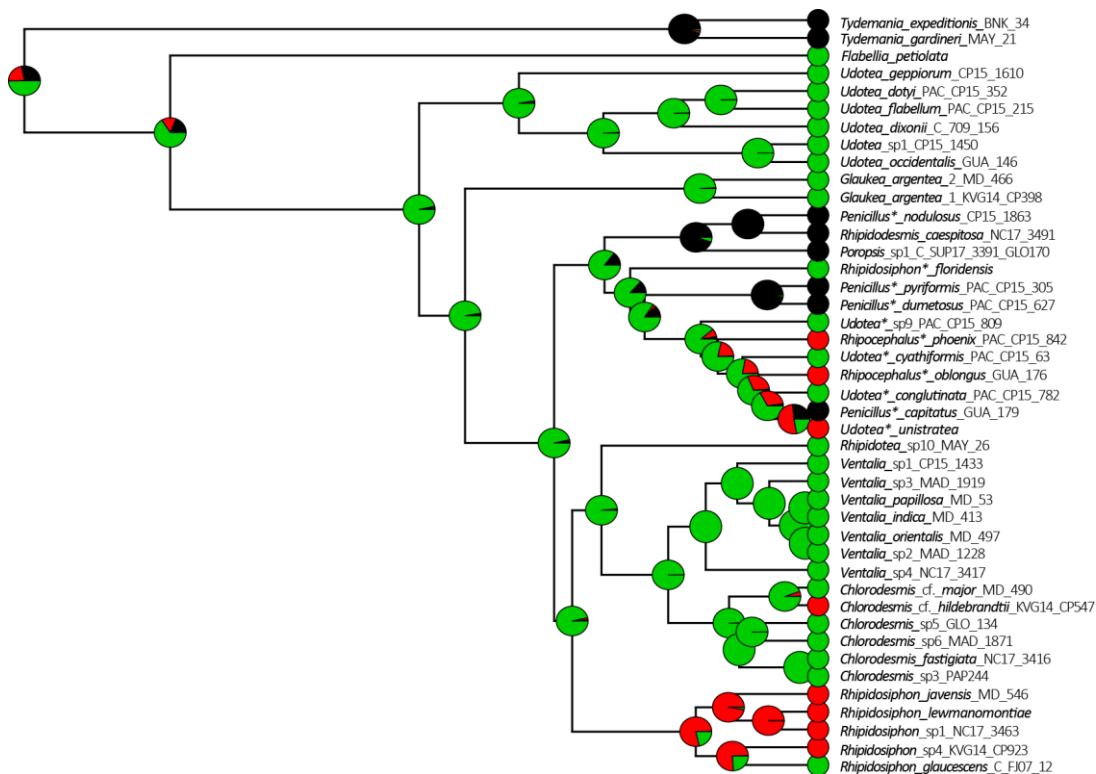
PS: -0.5198916

Corrélié à: Forme de la fronde, diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), disposition de siphons primaires, type de constrictions, forme du stipe, jonction stipe-fronde

Ancêtre: Hasard (50%)

Remarque:

- **Dichotomies non-alignées : Symplesiomorphie** pour les genres *Udotea* s.s, *Ventalia*, *Flabellia* et *Glaukea*. Retrouvée également chez l'ancêtre et la majorité des espèces de *Chlorodesmis*, mais une espèce montre un état dérivé à l'échelle spécifique avec des dichotomies alignées à la base de la fronde.
- Dichotomies alignées : Caractère dérivé **homoplastique (convergence et parallélisme)** apparu quatre fois au sein des Udoteaceae. **Synapomorphie** pour le genre *Tydemania* et le « complexe PPR » (*Poropsis*, *Rhipidosesmis*). Retrouvé au niveau spécifique au sein du « complexe Caraïbes ».
- Alignement des dichotomies à la base de la fronde uniquement : **Homoplasie de convergence** ayant évolué *a minima* cinq fois au sein de la famille. Etat ancestral et spécifique majoritaire pour le genre *Rhipidosiphon*, mais une espèce montre une réversion évolutive l'état ancestral des Udoteaceae, à savoir des dichotomies non alignées. Le caractère est ensuite retrouvé chez certaines espèces au sein du « complexe Caraïbes » et une espèce au sein de *Chlorodesmis*.
- Les deux états dérivés évoluent tous depuis un ancêtre symplesiomorphe.
- Le « complexe Caraïbes », montre pour ce caractère encore, une mosaïque d'états à l'échelle spécifique, évoluant d'un ancêtre avec des dichotomies non-alignées.



Alignées (1)= Noir; Uniquement à la base (2) = Rouge; Non-alignées (3)= Vert

Présence ou absence de constrictions supra-dichotomiales (BDC)

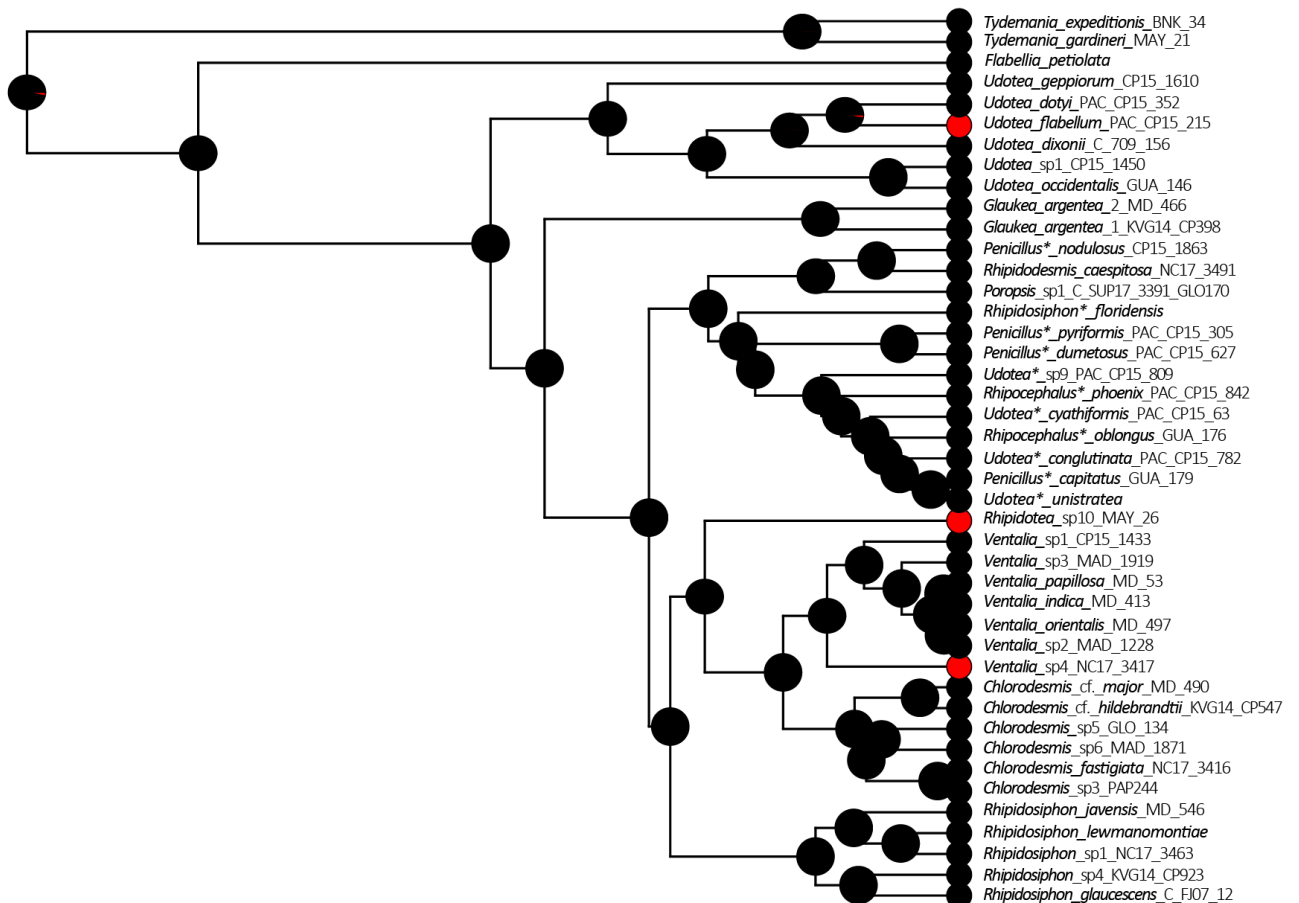
PS: 0.9476334 NON

Corrélation avec : Indépendant

Ancêtre : Constrictions au-dessus des dichotomies

Remarques:

- Caractère très peu variable au sein des Udoteaceae.
- Majorité des genres et espèces présentent des constrictions supra-dichotomiales (**symplesiomorphie**)
- L'état dérivé avec présence ou absence de constrictions au-dessus des dichotomies n'est aperçue que trois fois à l'échelle spécifique (**homoplasie de convergence**).
- L'absence totale de constrictions n'est pas présentée ici puisque ne concernant aucune espèces des Udoteaceae, mais état présent chez certains taxons des familles voisines des Udoteaceae.



Présence(1)= Noir ; Variable (présence ou absence) (2) = Rouge

Constrictions type (BDCT): symmetric (1); asymmetric (2); both (3)

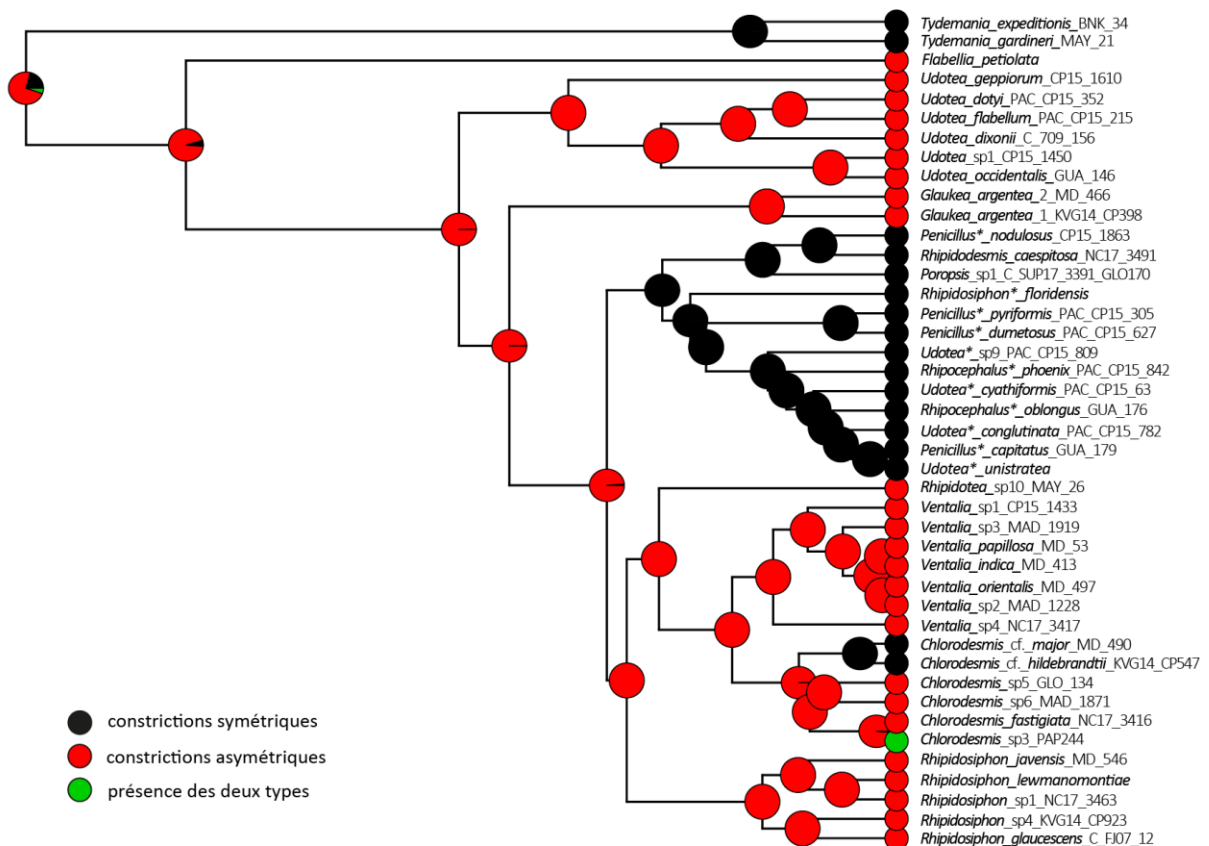
PS: -1.252544

Corrélation avec : forme de la fronde, disposition des siphons primaires, structures secondaires sur les siphons de la fronde, cortication de la fronde, Jonction stipe-fronde

Ancêtre : Constrictions asymétriques

Remarques:

- Constrictions asymétriques : **Synplésiomorphie** retrouvée dans la majorité des genres des Udoteaceae
- Constrictions symétriques : **Synapomorphie** pour le genre *Tydemania*, le « complexe Caraïbes » et le « complexe PPR ». Egalement retrouvé et diagnostique au niveau spécifique au sein de *Chlorodesmis*. Cet état est apparu trois fois de manière indépendante (**homoplasié de convergence**)
- Une espèce apparaît polymorphe pour ce caractère au sein du genre *Chlorodesmis* (constrictions asymétriques et symétriques)
- Caractère diagnostique au niveau générique mais également spécifique pour le genre *Chlorodesmis*



Cortication de la fronde (BC)

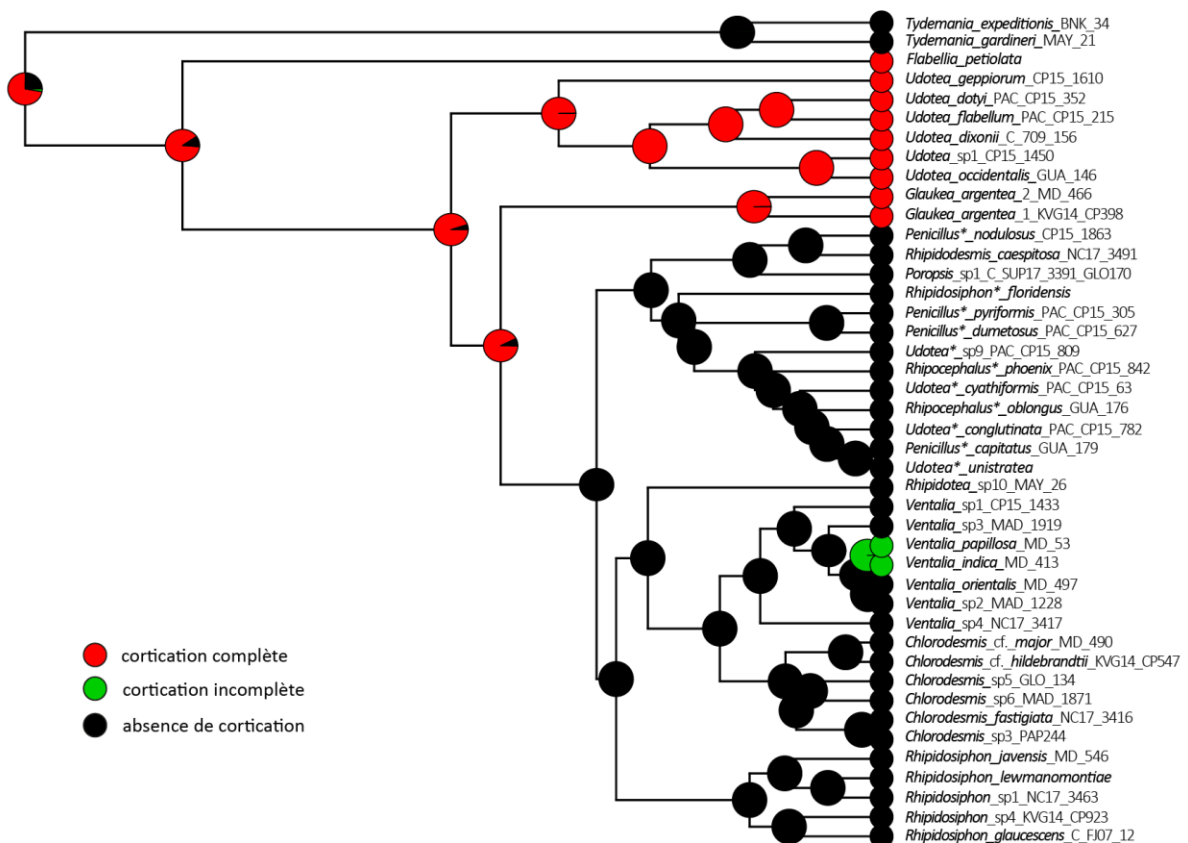
PS: -1.046853

Corré à : Cortication du thalle, diamètre des siphons de la fronde et du stipe (échelle de taille), structures secondaires sur les siphons de la fronde et du stipe, type de constrictions, présence ou absence de pores

Ancêtre: Cortication complète de la fronde (> 50%)

Remarque:

- Cortication complète de la fronde : **Simplésiomorphie** retrouvée chez *Udotea* s. s., *Glaukea* et *Flabellia*
- Absence de cortication : Etat dérivé apparu deux fois de manière indépendante (**Homoplasie de convergence**) chez *Tydemania*, *Chlorodesmis*, *Rhipidosiphon*, *Rhipidotea* et pour les « complexe Caraïbes » et « complexe PPR » pour lesquels le caractère est **synapomorphe**. Egalement retrouvé pour *Ventalia* mais évolution d'un autre état pour deux espèces ensuite. Etat ayant évolué depuis un ancêtre entièrement cortiqué et conservation et transmission du trait aux espèces subséquentes
- Cortication incomplète : Etat dérivé intermédiaire apparu depuis un ancêtre non cortiqué au sein de *Ventalia*.



Stipe

Diamètre des siphons du stipe

Continu : moyenne des diamètres des siphons par espèce

Discret : Echelle de diamètre : $\leq 50 \mu\text{m}$ (1); $50-100[\mu\text{m}$ (2); $[100-150[\mu\text{m}$ (3); $\geq 150 \mu\text{m}$ (4)

PS (continu) : $K = 0.6399857$ (PS mais plus faible que selon BM) ; $\text{Pagel} = 1.013083$ (fort PS selon BM)>> BM modèle

PS (discret): 0.04368749 NON

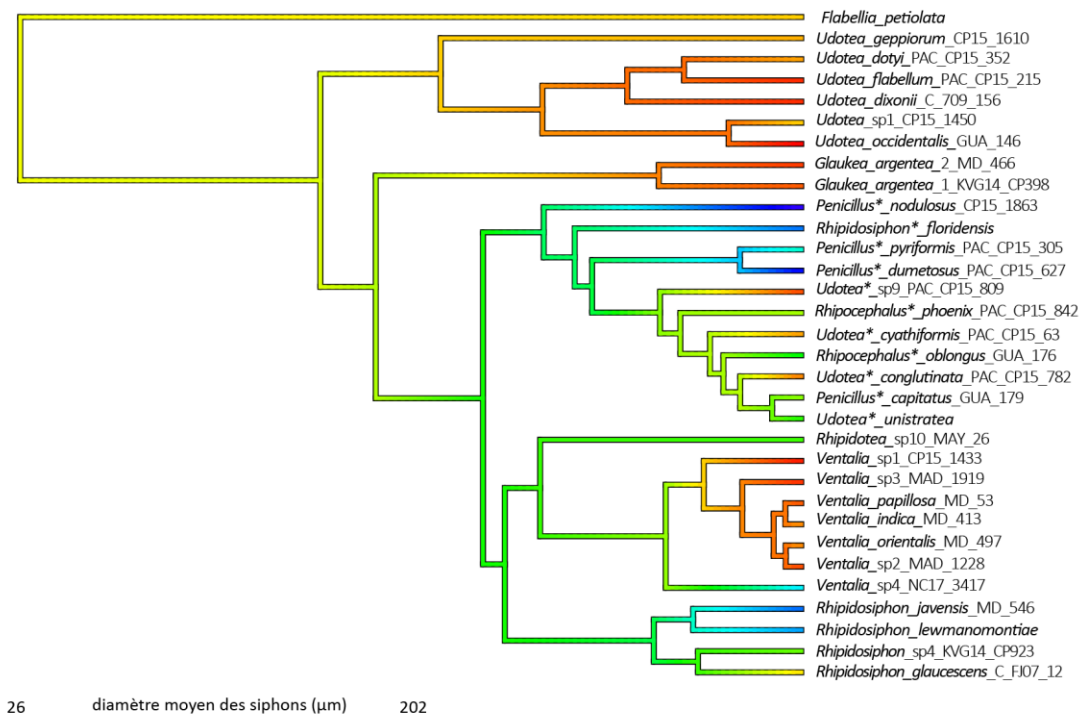
Corrélation avec diamètre des siphons de la fronde : non

Corrélation avec autres traits : Présence ou absence de pores, épaisseur de la fronde, aspect des siphons de la fronde (-), cortication de la fronde (-)

Ancêtre= $70 \mu\text{m}$

Remarque :

- Diminution par rapport à la taille ancestrale pour les genres *Udotea* s.s., *Glaukea*, *Ventalia* (sauf pour une espèce), *Flabellia*
- Augmentation du diamètre par rapport à la taille ancestrale aperçue pour les genres *Rhipidosiphon*, *Rhipidotea*, et le « complexe PPR » et le « complexe Caraïbes », avec pour ce dernier, des diminutions secondaires en-deçà du diamètre ancestral.
- Pour le genre *Rhipidosiphon*, le diamètre ancestral et majoritairement retrouvé au sein des espèces est supérieur à celui de l'ancêtre des Udoteaceae mais un cas de réversion vers ce dernier est vu en l'espèce *Udotea glaucescens*.



Aspect des siphons du stipe (SsA):

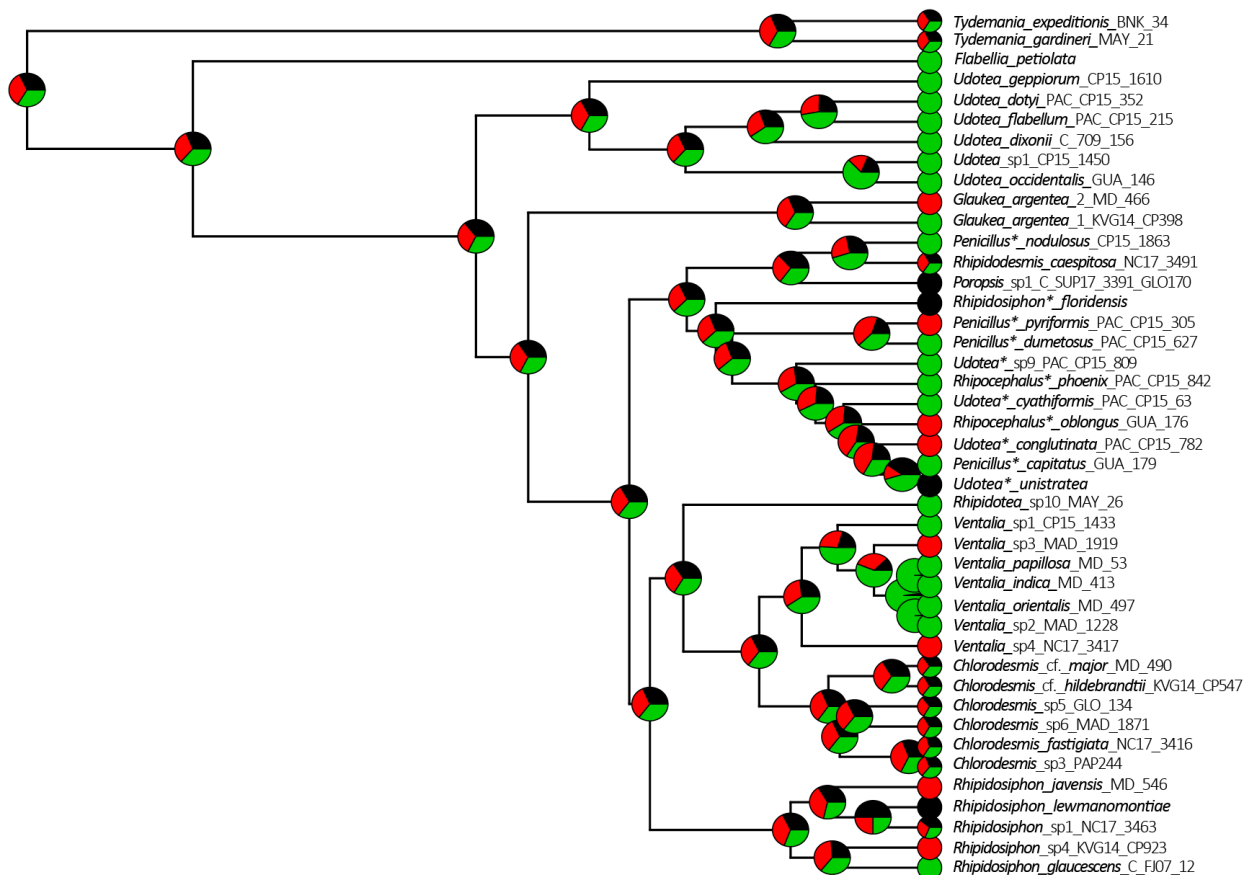
PS: 1.786454 (NON)

Corrélation avec : Aucune

Ancêtre : Incertain

Remarques:

- Caractère très variable et labile
- Peu informatif à l'échelle des genres. **Apomorphie** de siphons à aspect anguleux retrouvé chez les espèces d'*Udotea* s.s. mais pas au niveau de leur ancêtre commun.
- Discriminant à l'échelle spécifique, notamment au sein de *Rhipidosiphon* ou de « complexe Caraïbes »



Droits et cylindriques (1); Tortueux (2); Anguleux par présence de constrictions (4) = Vert

Structures secondaires sur les siphons du stipe (SsF)

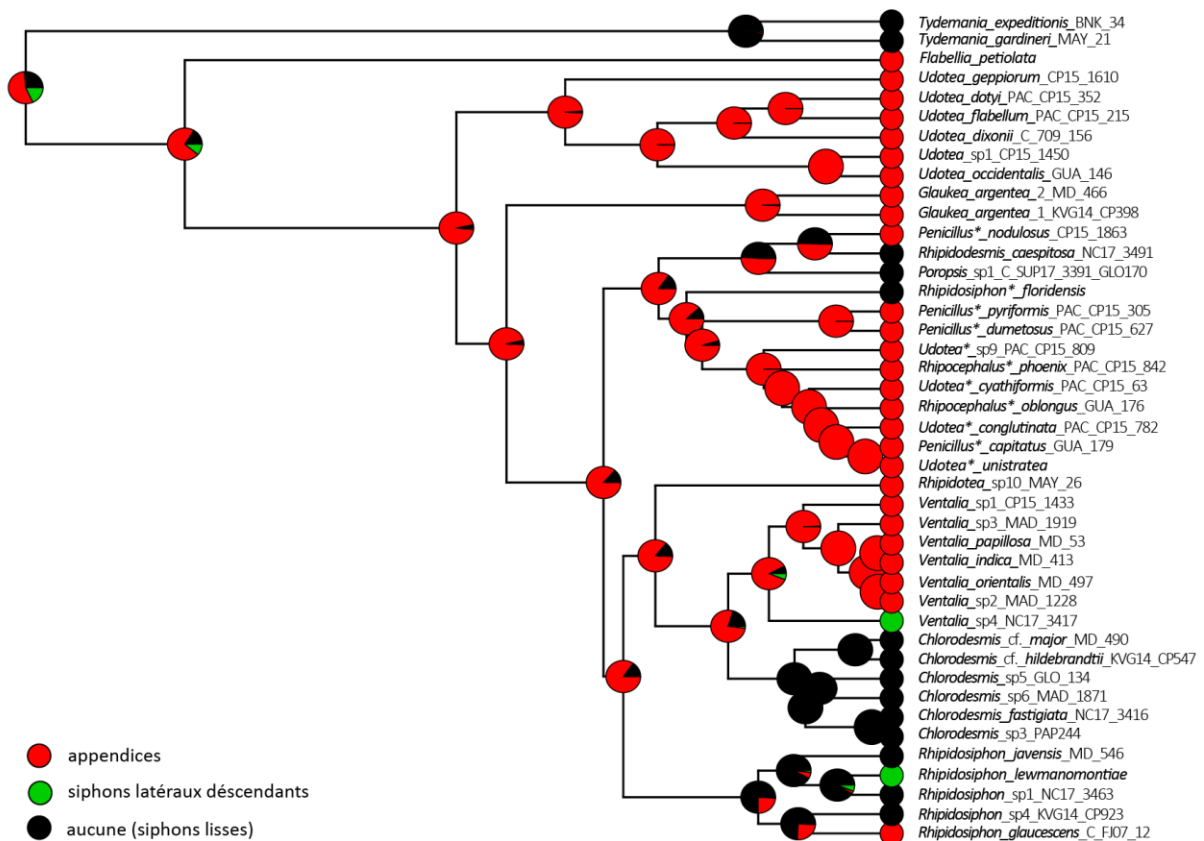
PS: -0.3462864

Corrélation avec : Cortication du thalle, forme de la fronde, présence ou absence du stipe, attachement du thalle, diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), structures secondaires sur les siphons de la fronde, cortication de la fronde, disposition des siphons primaires, surface calcifiée poreuse ou non

Ancêtre : Présence d'appendices

Remarques:

- Appendices : Caractère **symplesiomorphe** conservé pour les genres : *Udotea* s.s. *Flabellia*, *Glaukea*, *Rhipidotea*. Retrouvée également chez *Ventalia* et « complexe Caraïbes » mais pour ces derniers une espèce évolue vers un état dérivé.
- Absence de structures secondaires : Caractère dérivé ayant évolué quatre fois indépendamment (**homoplasie de convergence ou parallélisme** et retrouvé à l'échelle spécifique pour *Rhipidosiphon* et « complexe Caraïbes » ou pour le genre *Poropsis* (**synapomorphie**).
- La présence de latéraux ascendants est apparue deux fois indépendamment (**homoplasie de convergence**)
- Caractère diagnostique à l'échelle spécifique pour *Rhipidosiphon* (trois états de caractère présents, évoluant depuis un ancêtre cortiqué).



Stipe Cortication (SC)

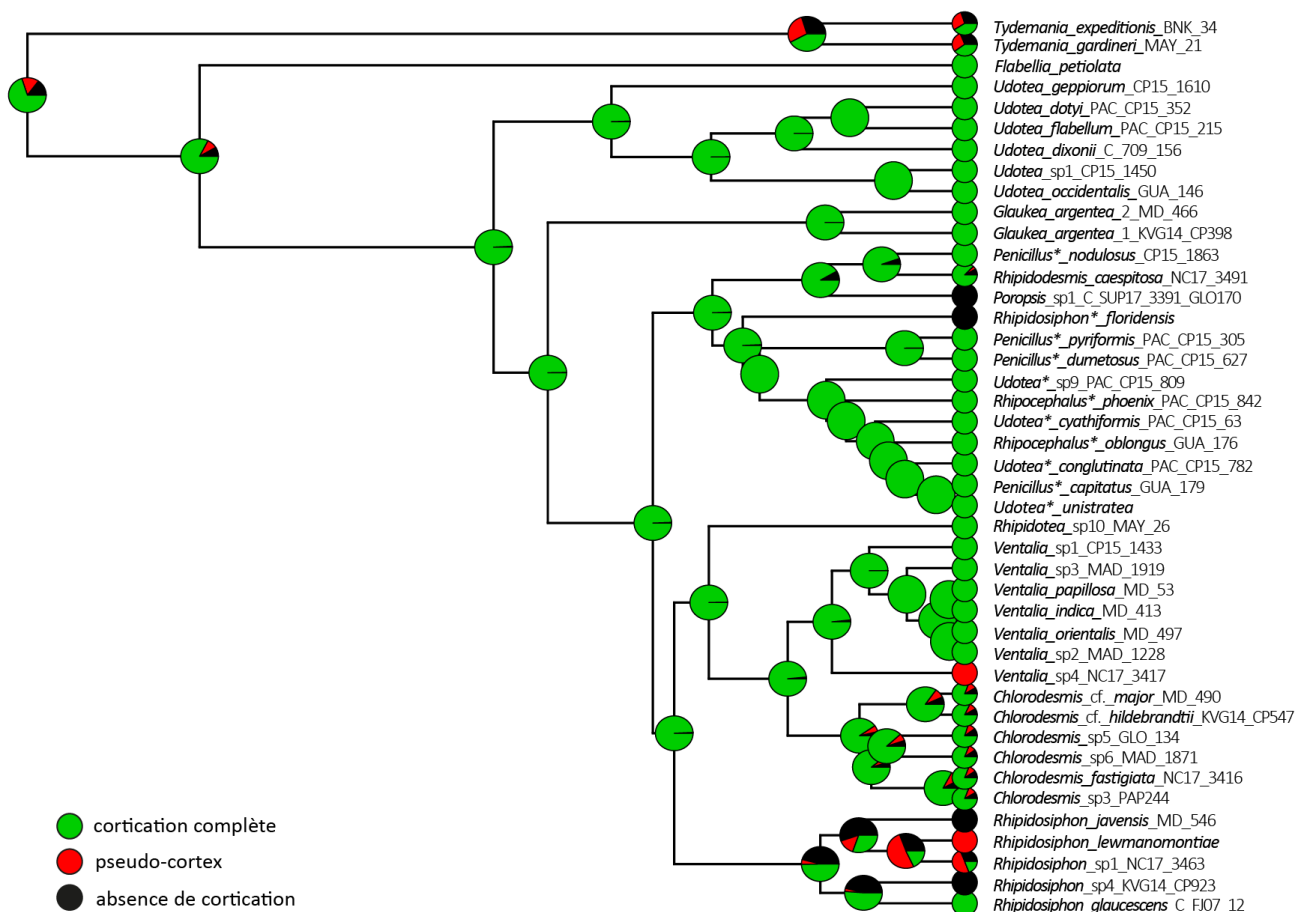
PS: -0.3634745

Corrélation avec : Cortication du thalle, forme de la fronde, présence ou absence du stipe, attachement du thalle, diamètre des siphons de la fronde (échelle de taille), structures secondaires sur les siphons de la fronde, cortication de la fronde, disposition des siphons primaires, surface calcifiée poreuse ou non

Ancêtre : Stipe cortiqué (mais <50%)

Remarques:

- Cortication complète du stipe : **Symplesiomorphie retrouvé chez les genres *Flabellia*, *Udotea* s.s., *Glaukea* et *Rhipidotea***. Retrouvée également chez *Ventalia* (mais une espèce avec pseudocortex) et le « complexe Caraïbes » (mais une espèce sans cortication)
- Absence de cortication : Etat dérivé **homoplastique par convergence** retrouvé pour le genre *Rhipidosiphon* (mais évolution à l'échelle spécifique vers d'autres états), *Poropsis* (**synapomorphie**) et au sein du « complexe Caraïbes ». Etat hérité depuis un ancêtre entièrement cortiqué à chaque fois.
- Présence de pseudocortex : Etat dérivé apparu deux fois de manière indépendante (**homoplasie de convergence**) au sein de *Rhipidosiphon* et *Ventalia*. Correspond à un stade intermédiaire et évolue depuis des ancêtres cortiqués ou sans cortication



RÉSUMÉ

Les macroalgues sont des éléments essentiels des écosystèmes marins y compris des récifs coralliens, particulièrement concernés par les changements globaux. La conservation de la biodiversité représente un enjeu majeur dans ces milieux et c'est dans ce contexte que cette étude s'est intéressée à deux familles d'algues vertes, Udoteaceae et Rhipiliaceae, caractéristiques des flores marines tropicales mais paradoxalement peu étudiées. Les données génétiques disponibles ont révélé de nombreux conflits taxonomiques et des phylogénies mal résolues. Cette étude vise, dans un premier temps, à analyser la diversité spécifique en combinant des données génétiques (*tufA*, *rbcL* et 18S rDNA), morphologiques et géographiques, et par le biais de méthodes de délimitation d'espèces et de reconstructions phylogénétiques. Par cette approche intégrative, une révision du statut taxonomique des genres et des familles est proposée. Dans un second temps, cette étude s'est intéressée à la diversification et à la biogéographie des deux familles ainsi qu'à l'évolution phénotypique de la famille Udoteaceae par l'inférence de traits morphologiques sur la phylogénie.

Pour la famille Udoteaceae, 43 espèces ont été étudiées en phylogénie, dont 13 nouvelles espèces et cinq dont l'assignation devra être validée. Les genres *Udotea*, *Rhipidosiphon* et *Chlorodesmis* ont été révisés, les nouveaux genres *Glaukea*, *Ventalia* et *Rhipidotea* sont proposés et le genre *Rhipidodesmis* reconsidéré. Les genres *Tydemanina* et *Flabellia* sont conservés tandis que le statut des genres *Poropsis*, *Penicillus* et *Rhipocephalus* est encore à élucider. Pour la famille Rhipiliaceae *sensu largo*, 45 espèces ont été étudiées, dont 27 sont nouvelles pour la science et quatre dont l'assignation est à confirmer. La famille Rhipiliaceae *sensu stricto* a été redéfinie autour du genre *Rhipilia* révisé. Le genre *Rhipiliopsis* est exclu de la famille et forme une lignée à part entière avec *Callypsigma* et le nouveau genre proposé *Rhipiliospina*.

Les Udoteaceae sont apparues durant le Trias supérieur dans la Mer de Téthys et sont caractérisées par trois centres de diversité. La famille Rhipiliaceae est apparue durant le Crétacé inférieur dans l'« actuel » Indo-Pacifique central (inclus dans la mer de Téthys à l'époque) et qui est resté son centre de diversité. Enfin, l'inférence des traits morphologiques pour la famille Udoteaceae réactualise le statut des caractères habituellement utilisés dans la diagnose de ces genres. Bien que de nombreuses symplésiomorphies et synapomorphies aient été révélées et jugées pertinentes dans un contexte de révision taxonomique, de nombreux autres caractères se sont avérés homoplastiques et témoignent d'une histoire évolutive des Udoteaceae marquées par de nombreuses évolutions parallèles.

Mots clés : taxonomie intégrative, phylogénie, délimitation d'espèces, biogéographie, diversification, histoire évolutive, macroalgues, Chlorophyceae, Indo-Pacifique

Abstract

Macroalgae are key elements of marine ecosystems, including coral reefs, which are particularly affected by global changes. Biodiversity conservation is a major challenge in these environments and it is in this context that the study focused on two families of green macroalgae, Udoteaceae and Rhipiliaceae, which are characteristic of tropical marine flora but paradoxically little studied. The previous genetic data have revealed many taxonomic conflicts and poorly resolved phylogenies. The primary goal of this study was to analyze the species diversity using a combination of genetic (*tufA*, *rbcL* and 18S rDNA), morphological and geographical data, as well as species delimitation methods and phylogenetic reconstructions. Thanks to this integrative approach, a revision of the taxonomic status of genera and families was proposed. The study then focused on the two families' diversification and biogeography, and the phenotypic evolution of the Udoteaceae family using morphological traits inference on phylogeny.

A total of 43 species of the Udoteaceae family were used in phylogenetic analyses, revealing 13 new species and five whose identification needed validation. The results led to the revision of *Udotea*, *Rhipidosiphon* and *Chlorodesmis*, the description of three new genera (*Glaukea*, *Ventalia*, and *Rhipidotea*) and the reconsideration of the genus *Rhipidodesmis*. The status of *Tydemanina* and *Flabellia* did not require any changes, while the status of *Poropsis*, *Penicillus*, and *Rhipocephalus* still requires some clarification. For the family Rhipiliaceae *sensu largo*, 45 species were included in phylogeny, of which 27 appeared new to science, while the status of four needs to be confirmed. The family Rhipiliaceae *sensu stricto* was redefined based on the revised genus *Rhipilia*. *Rhipiliopsis* was excluded from the family as it clusters in a fully supported lineage with *Callypsigma* and a new genus, *Rhipiliospina*.

Biogeographical analyses revealed that the Udoteaceae family appeared during the Upper Triassic period in the Tethys Sea and is characterized by three centers of diversity. The Rhipiliaceae family appeared during the Lower Cretaceous in the current Central Indo-Pacific region (when it was included in the Tethys Sea) and remained its center of diversity. Finally, the analysis of morphological trait inference led to an update of the diagnostic characters traditionally used for the identification of Udoteacean genera. Although many symplésiomorphies and synapomorphies were highlighted and considered relevant in the context of taxonomic revision, many other characters appeared homoplastic and may result from several parallel evolutions in the family's evolutionary history.

Key words: Integrative taxonomy, phylogeny, species delimitation, biogeography, diversification, evolutionary history, macroalgae, Chlorophyceae, Indo-Pacific