



***Titanoderma trochanter* (Bory) Benhissoune, Boudouresque, Perret Boudouresque et Verlaque, et *Titanoderma ramosissimum* (Heydrich) comb. nov. (Corallinales, Rhodophytes), une redéfinition**

Guido BRESSAN¹ et Jacqueline CABIOCH²

(¹) Dipartimento di Biologia, Università degli Studi, Via Giorgieri 10, 34127 Trieste, Italie.

E-mail : gbressan@units.it

(²) Station Biologique de Roscoff, BP 74, 29682 Roscoff cedex, France

Résumé: Deux espèces de Corallinales semi-branchues de Méditerranée ont longtemps été confondues sous le nom de *Lithophyllum byssoides* maintenant erroné. Un essai de clarification tenté il y a quarante ans sur la seule base de la morphologie externe ne fut pas réellement adopté. L'examen de nouvelles récoltes, complété par une recherche au sein des collections-types conduit à distinguer clairement deux espèces *Titanoderma trochanter* et *Titanoderma ramosissimum* sur la base de leurs caractères anatomiques et reproducteurs.

Abstract : *Titanoderma trochanter* (Bory) Benhissoune, Boudouresque, Perret-Boudouresque et Verlaque, et *Titanoderma ramosissimum* (Heydrich) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta), a reassessment. Two partly branched Corallinales from the Mediterranean have been confused during a long time under the name *Lithophyllum byssoides*, now erroneous. Forty years ago, a first tentative dissociation taking into account only the external morphology remained unadopted. Examining new samples together with an investigation of type collections led to identify and separate clearly two species *Titanoderma trochanter* and *Titanoderma ramosissimum* through anatomical and reproductive features.

Keywords: Corallinales, *Titanoderma trochanter*, *T. ramosissimum*, Taxonomy, Mediterranean.

Introduction

Jusqu'à une date récente, on a désigné en Méditerranée, sous le nom non valide de *Lithophyllum trochanter* (Bory) Huvé, une Corallinale en forme de coussinets hémisphériques

de plusieurs centimètres d'épaisseur, de diamètre variable, fixés par une croûte réduite et fragile et essentiellement constitués de branches dressées ramifiées. L'espèce, relativement peu fréquente, demeure mal connue et son identification a fait l'objet d'une longue suite de confusions depuis sa création. Elle fut reconnue et décrite par Bory de Saint Vincent (Bory de Saint Vincent, 1832) à partir d'échantillons qu'il récolta sur la côte sud du Péloponnèse. Son auteur la nomma *Nullipora trochanter* Bory mais ne

désigna pas expressément de type. Un spécimen en fut cependant conservé au Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire naturelle (PC) à Paris et l'ouvrage de Bory donne de l'espèce une excellente illustration en couleur. Récemment Woelkerling (in Woelkerling & Lamy, 1998) a désigné l'échantillon du Muséum comme le lectotype de l'espèce et en a donné une illustration morphologique et anatomique. Dans ce même travail, il valide la combinaison *Lithophyllum trochanter* (Bory) H. Huvé ex Woelkerling, son auteur précédent (Huvé, 1963) n'en ayant pas indiqué le basionyme. Une ambiguïté subsiste cependant actuellement concernant ce taxon qui, peu de temps après sa reconnaissance, a fait l'objet d'une confusion. On lui attribua pendant de nombreuses années le nom d'espèce *byssoïdes* sur la base du *Millepora byssoïdes* (Lamarck) Lamarck, espèce pourtant bien différente. Quelques années auparavant Lamarck donnait en effet le nom de *Nullipora byssoïdes* Lamarck (Lamarck, 1801) puis de *Millepora byssoïdes* (Lamarck, 1816) à un autre taxon communément répandu en Méditerranée et en Atlantique, fortement saxicole, solide et porteur non de branches mais de lamelles dressées. Lamarck en donne une description très précise, ne désigne pas de type et se réfère à un dessin de Seba représentant un spécimen désigné par cet auteur sous le nom de *Gleba corallina alba* (Seba, 1758, pl. 116, fig. 7). On connaissait donc alors en Méditerranée deux taxons formant des concrétionnements fixés porteurs de productions dressées. Il s'agissait de deux espèces bien distinctes portant deux noms différents. Il semble qu'une première confusion fut introduite par Philippi qui reprit l'épithète *byssoïdes* pour désigner des spécimens qui se rapportent actuellement à l'espèce de Bory. C'est ainsi que fut créé dans un premier temps un *Lithothamnium byssoïdes* (Lamarck) Philippi lorsque la nature végétale des Nullipores fut reconnue (Philippi, 1837). Cette erreur d'identification fut adoptée et perpétuée par la suite dans de nombreux travaux tels ceux de Kützing (1869), Hauck (1885) et les nombreuses publications de Foslie (Woelkerling, 1984). Les échantillons de Lamarck demeurant introuvables, Woelkerling (1983) choisit de désigner comme néotype de *Nullipora byssoïdes* un échantillon de la collection de Philippi retrouvé au Rijksherbarium (L) de Leiden et provenant de Sicile. Cette typification fut accompagnée d'illustrations très semblables à celles fournies récemment par l'échantillon de *Nullipora trochanter* de Bory (Woelkerling & Lamy, 1998). Pendant une longue période l'espèce de Bory demeura oubliée, parfois seulement citée en synonymie (Hamel & Lemoine, 1953).

Une première tentative de réhabilitation est intervenue en 1963 lorsque H. Huvé, ayant accumulé un grand nombre d'observations et de récoltes en différents points de la Méditerranée, reconnut l'existence de deux entités bien distinctes au sein de ces massifs branchus alors couramment désignés sous le nom de *Lithophyllum byssoïdes* (Lamarck)

Foslie (Hamel & Lemoine, 1953). Retrouvant au Muséum de Paris (PC) l'échantillon de Bory, elle distingua sous le nom invalide de *Lithophyllum trochanter* (Bory) Huvé (Huvé, 1963) des échantillons à rameaux épais, souvent récurvés, et proposa, sans pouvoir consulter le type de Lamarck, de réserver le nom de *Lithophyllum byssoïdes* à des formes à rameaux grêles, dressés et annelés récoltés sur les côtes ouest de Corse. Les éventuelles différences anatomiques et reproductrices des deux taxons ne furent pas précisées et la distinction de ces deux entités demeura difficile pour la plupart des auteurs (Babbini & Bressan, 1997 ; Furnari et al., 1999). En outre, tout récemment, Benhissoune et al. (2002), effectuant le recensement des Rhodophyceae mentionnées sur les côtes marocaines, rapportent la signalisation à Tanger de *L. trochanter* et l'attribuent au genre *Titanoderma*.

La redécouverte récente des Nullipores de la collection Lamarck a permis de désigner le lectotype de *Nullipora byssoïdes* (Woelkerling & Lamy, 1998) et montré qu'il correspond à une espèce très commune dans les mers tempérées chaudes européennes, longtemps dénommée *Lithophyllum tortuosum* (Esper) Foslie (Hamel & Lemoine, 1953), plus récemment *Lithophyllum lichenoides* Philippi (Woelkerling et al., 1985) et maintenant *Lithophyllum byssoïdes* (Lamarck) Foslie. Ce dernier nom désigne donc actuellement l'espèce bioconstructrice des trottoirs de Méditerranée. Cette situation nouvelle soulève alors le problème de l'identité de l'espèce de Corse et la question se pose de savoir s'il s'agit d'une simple forme de *Titanoderma trochanter* ou d'une espèce différente non décrite. Une étude comparée de nombreux échantillons fertiles récoltés dans la nature fait apparaître des différences importantes et constantes qui justifient d'accorder à ce taxon le rang d'espèce. L'examen de la littérature révèle en outre que ce taxon a déjà été reconnu par Heydrich au sein des collections du Muséum de Paris (PC) et nommé *Lithophyllum cristatum* f. *ramosissima* Heydrich (Heydrich, 1902), transformé par la suite par Foslie en *Lithophyllum byssoïdes* f. *ramosissima* (Heydrich) Foslie (Foslie, 1904 ; Printz, 1929). Woelkerling (Woelkerling & Lamy, 1998) n'a pas retrouvé au Muséum de Paris (PC) le spécimen-type ayant servi de base à la création de cette forme ; il ne reste comme lectotype qu'un fragment du spécimen de Heydrich procuré autrefois par Hariot à Foslie, conservé au Muséum de Trondheim (TRH) et figuré dans l'œuvre posthume de Foslie (Printz, 1929, pl.56, Fig. 15). Ce fragment présente tous les caractères de l'espèce reconnue en Corse par H. Huvé et permet d'élever la forme *ramosissima* au rang d'espèce.

Nous avons entrepris une étude détaillée comparée des caractères anatomiques et reproducteurs des deux taxons. Les particularités morphogénétiques des branches ainsi que l'anatomie des croûtes basales conduisent à les rapporter

toutes deux au genre *Titanoderma*. Nous nous proposons donc ici, sur ces nouvelles bases, de redéfinir les deux espèces et de les désigner sous le nom de *Titanoderma trochanter* (Bory) Benhissoune, Boudouresque, Perret-Boudouresque et Verlaque, et de *Titanoderma ramosissimum* (Heydrich) comb. nov.

Matériel et méthodes

Les spécimens examinés étaient conservés, pour certains à sec, pour d'autres dans le formol neutre salé à 4 %. Deux techniques ont été utilisées. La première est celle de l'histologie classique (Cabioch, 1971), toujours appliquée à des échantillons formolés, qu'ils aient été directement conservés dans ce milieu ou bien demeurés à sec et ensuite longuement réhydratés dans le formol. Une des deux espèces (*T. ramosissimum*) s'étant révélée particulièrement fragile et difficile à examiner par ce moyen, nous avons été conduits à privilégier essentiellement l'usage de la microscopie électronique à balayage. Les spécimens, nettoyés à l'eau distillée et aux ultrasons puis séchés à l'air, ont ensuite été ombrés à l'or à l'aide d'un pulvérisateur cathodique Baltec SCD 005. Ils ont été examinés à l'aide d'un microscope à balayage Jeol 5200. Les structures reproductrices sont des conceptacles unipores de morphologies très voisines au sein d'une même espèce. Certaines sont de surcroît quelquefois très rares et en mauvais état de conservation, tels les conceptacles sexués de *T. trochanter*. Nous avons donc d'abord identifié la nature gamétophytique ou tétrasporophytique des échantillons par l'étude du contenu des conceptacles à l'aide de coupes à main levée de matériel décalcifié, accompagnées d'une coloration de contraste par le bleu d'aniline à 1 % dans l'eau acétifiée. Les observations en microscopie optique ont été effectuées à l'aide d'un microscope Wild M20 équipé d'une chambre claire de même marque. Ensuite nous avons choisi d'utiliser préférentiellement la technique du microscope électronique à balayage (MEB) pour les illustrations.

Une partie des récoltes est conservée dans l'herbier de Trieste (TSB), une autre au Centre Océanologique de Marseille (C.O.M.). Les échantillons des collections Cabioch, Giraud, Feldmann, Lambinon et Mahyoub, ainsi que les préparations réalisées pour ce travail, sont déposés au Laboratoire de Cryptogamie (PC) du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les types demeurent conservés dans leurs Muséums d'origine. La terminologie utilisée est celle redéfinie par Cabioch (1972 ; 1988). Les dimensions des cellules et des structures reproductrices sont exprimées selon les normes proposées par Adey & Adey (1973). Les abréviations désignant les herbiers suivent l'index de Holmgren et al. (1990).

Matériel examiné

Titanoderma trochanter (Bory) Benhissoune, Boudouresque, Perret-Boudouresque & Verlaque 2002 : 397.

Nullipora trochanter Bory de Saint Vincent, 1832 : 206, Péloponnèse, sans date (Bory de Saint Vincent, PC, sans numéro), lectotype désigné par Woelkerling in Woelkerling & Lamy, 1998 : 385, Figs 149, 349.

Collections identifiées sous les noms suivants :

Lithophyllum trochanter (Bory de Saint-Vincent) H. Huvé, 1963 : 150, Syrie (Mahyoub, sans lieu, 1973, in collection J. Cabioch) ; Grèce, Cyclades, Paros, Ilot Hebreo (H. Huvé, septembre 1955, collection du C.O.M. H-7031) ; Grèce, Cyclades, Mykonos (G. Giraud, août 1956) ; Grèce, Cap Ténare (H. Huvé, septembre 1955, collection du C.O.M. H-7032) ; id. (G. Giaccone, juin 1967, in TSB 6309 TTN TRC 1c) ; Grèce, Ilot Proti (G. Giaccone, 1 août 1967, in TSB 6309 TTN TRC : 1a, 1b) ; Grèce, I. de Crète, Cap Lithinos (H. Huvé, collection du C.O.M. H-7033 in TSB 6309 TTN TRC 1e) ; Albanie, Himara (L. Kashta, 4 août 1976, in TSB 6309 TTN TRC 1d) ; Italie, Torre dell'Orso (G. Bressan, 24 juillet 1992, in TSB 6309 TTN TRC : 2a, 2b, 2c, 2d, 2e) ; Italie, Sicile, Syracuse, Capo Murro di Porco (G. Giaccone, juin 1995, in TSB 6309 TTN TRC 3a) ; Italie, Sicile, M. Carta (G. Giaccone., 22 septembre 2002, in TSB 6309 TTN TRC : 3b, 3c, 3d, 3e, 3f) ; Italie, Sicile, Palermo (G. Giaccone, 1989, in collection J. Cabioch sans numéro).

Lithophyllum byssoides (Lamarck) Foslie, 1900 : 20, Grèce, Cap Ténare (H. Huvé, septembre 1955 in collection Feldmann, PC).

Lithothamnion byssoides (Lamarck) Philippi, 1837 : 388, Mauritanie (M. Mouchez, sans lieu, 1876, in herbier Thuret (PC) n° TA 35781).

Titanoderma ramosissimum (Heydrich) Bressan & Cabioch comb. nov. :

Lithophyllum byssoides (Lam.) Fosl. f. *ramosissima* (Heydr.) Foslie, 1904 : 5, Algérie, sans date, (TRH, sans numéro et préparation n° 847), lectotype désigné par Printz, 1929 : Pl. 56, Fig. 15 et sa légende.

Collections identifiées sous les noms suivants :

Lithophyllum byssoides (Lamarck) Foslie, 1900 : 20, Corse, Galeria (M. Verlaque octobre 1979, collection du C.O.M. H-7037) ; Corse, Propriano (J. Feldmann, en épave, 15 avril 1925) ; Corse, Gargalo (J. Feldmann, juillet 1962) ; Corse, Porticciolo (H. Huvé, août 1954, collection du C.O.M. H-7034) ; Corse, Ajaccio (F. Boergesen, Nov. 1897, M. Lemoine det.) ; Corse, Ajaccio, Punta de la Parata, (J. Lambinon, 3 juillet 1969, in collection J. Cabioch sans numéro) ; Corse, Lavezzi (M. Verlaque, 9 juillet 1979, collection du C.O.M. H-7035) ; Corse, Scandola (M. Verlaque, 1981, collection du C.O.M. in TSB 6309 TTN RMS 1a).

Goniolithon byssoïdes (Lamarck) Foslie, 1898 : 5, La Calle, Algérie (H. de Lacaze -Duthiers, 1863, PC).

Résultats

Titanoderma trochanter (Bory) Benhissoune, Boudouresque, Perret-Boudouresque & Verlaque, 2002 : 397
Figs 1-4

Basionyme : *Nullipora trochanter* Bory de Saint Vincent, 1832 : 206.

Synonymes homotypiques :

Lithophyllum trochanter (Bory) H. Huvé, 1963 : 150, invalidé par Athanasiadis, 1987 : 42.

Lithophyllum trochanter (Bory) H. Huvé *ex* Woelkerling, 1998 : 259 ; Furnari et al., 1999 : 47.

Titanoderma byssoïdes (Lamarck) Chamberlain et Woelkerling var. *trochanter* (Bory) Bressan et Babbini, 1997 : 152.

Dénominations erronées :

Lithothamnium byssoïdes (Lamarck) Philippi, 1837 : 388.

Spongites byssoïdes (Lamarck) Kützinger, 1869 vol. 19 : 35.

Lithothamnion byssoïdes (Lamarck) Philippi, Hauck, 1885 : 275.

Goniolithon byssoïdes (Philippi) Foslie, 1898 : 5 ; Cabioch, 1972 : 195 ; Bressan, 1974 : 104 ; Athanasiadis, 1987 : 33.

Lithophyllum byssoïdes (Lamarck) Foslie, 1900 : 20 ; Hamel et Lemoine, 1953 : 53.

Titanoderma byssoïdes (Lamarck) Chamberlain et Woelkerling, Woelkerling, 1988 : 260.

Lectotype : PC, sans numéro, étiqueté « *Millepora trochanter* Bory, expédition scientifique de Morée » par Bornet, désigné et illustré par Woelkerling in Woelkerling et Lamy, 1998 : 385 ; Fig. 349.

Caractères de l'échantillon lectotype

L'échantillon lectotype, désigné et illustré par Woelkerling (Woelkerling & Lamy, 1998, Fig. 109A et B ; Fig. 349) est un massif de branches de 70 mm d'envergure maximale et de 20 à 30 mm d'épaisseur. Les branches, enchevêtrées, sont dressées et ramifiées à partir d'une base non conservée. L'échantillon qui a été simplement cueilli, porte à sa face inférieure la trace de cette cassure. Aucune croûte basale n'est donc observable. Les branches, légèrement aplaties, sont arrondies à leur extrémité et ramifiées 3 à 4 fois de la base au sommet. Elles ont un diamètre qui peut atteindre 1000 µm à la base et 800 µm au sommet et portent quelques rares conceptacles unipores coniques. Leur extrémité, qui paraît lisse à l'œil nu, présente à la loupe une succession de fines stries parallèles, disposées perpendiculairement à l'axe

(Fig. 1A) et discernables jusque dans les parties basales. Ces stries sont espacées d'une centaine de µm. au sommet, un peu plus vers la base.

En section longitudinale radiale (Fig. 1B), l'anatomie apparaît constituée d'un ensemble de files cellulaires droites et parallèles dans la région centrale, arquées vers la périphérie. Cet ensemble forme une medulla très développée occupant l'essentiel de la branche sur 700 µm de large. Les files périphériques s'incurvent vers l'extérieur tandis que la taille de leurs cellules diminue. Les plus externes se disposent en une couche perpendiculairement à la surface et à la direction des files centrales, formant un cortex unistratifié. Chaque initiale corticale est surmontée d'une cellule épithallienne aplatie. Les cellules médullaires ont une forme allongée et sont disposées en rangées régulières formant des couches arquées, aplaties à leur sommet, et de hauteur très semblable. Les plus grandes de ces cellules, situées au centre de la medulla, mesurent au maximum 100-120 µm de long sur 12 µm de large. Elles sont donc disposées en dômes successifs peu arqués, un peu aplaties à leur sommet. La disposition des cellules épithalliennes, examinée en vue superficielle, paraît variable (Fig. 1C, D).

Des conceptacles unipores coniques s'observent vers la base d'une branche (Fig. 1E, F). D'un diamètre externe de 500 à 600 µm, ils n'ont pas montré de contenu. Une section figurée par Woelkerling (Woelkerling & Lamy, 1998, Fig. 109 B) permet de leur attribuer un diamètre interne de 250 µm.

Caractères de Titanoderma trochanter d'après l'ensemble des récoltes examinées

Ecologie et distribution géographique

L'espèce est décrite par H. Huvé (1963) comme caractéristique de l'horizon supérieur de l'étage infralittoral photophile des parois verticales bien éclairées des rochers battus. Elle peut former près du niveau et au dessous, dans les deux premiers mètres, des revêtements très denses alors que vers 4 à 5 mètres de profondeur elle devient plus disséminée. P. Huvé (1957) décrit, plus précisément dans le cas du Cap Tenare, à une profondeur de 0,20 à 1,5 m au-dessous de la ceinture à *Neogoniolithon brassica-florida* (Harvey) Setchell & Mason (sous le nom de *N. notarissii* (Dufour) Setchell & Mason) un recouvrement de *Tenarea undulosa* Bory mêlé de *Titanoderma trochanter* (sous le nom de *Lithophyllum byssoïdes* (Lamarck) Foslie) en pieds disséminés. Une telle disposition correspond également aux récoltes effectuées par G. Giraud à Myconos.

Dans l'état actuel des connaissances (P. Huvé, 1957 ; H. Huvé, 1963 ; Babbini & Bressan, 1997) *T. trochanter* semble localisé avec certitude à la Méditerranée orientale et distribué de la Syrie aux côtes est de l'Italie. Les nombreuses confusions dont les deux espèces ont été l'objet ne permettent pas de reprendre avec certitude l'ensemble des localisa-

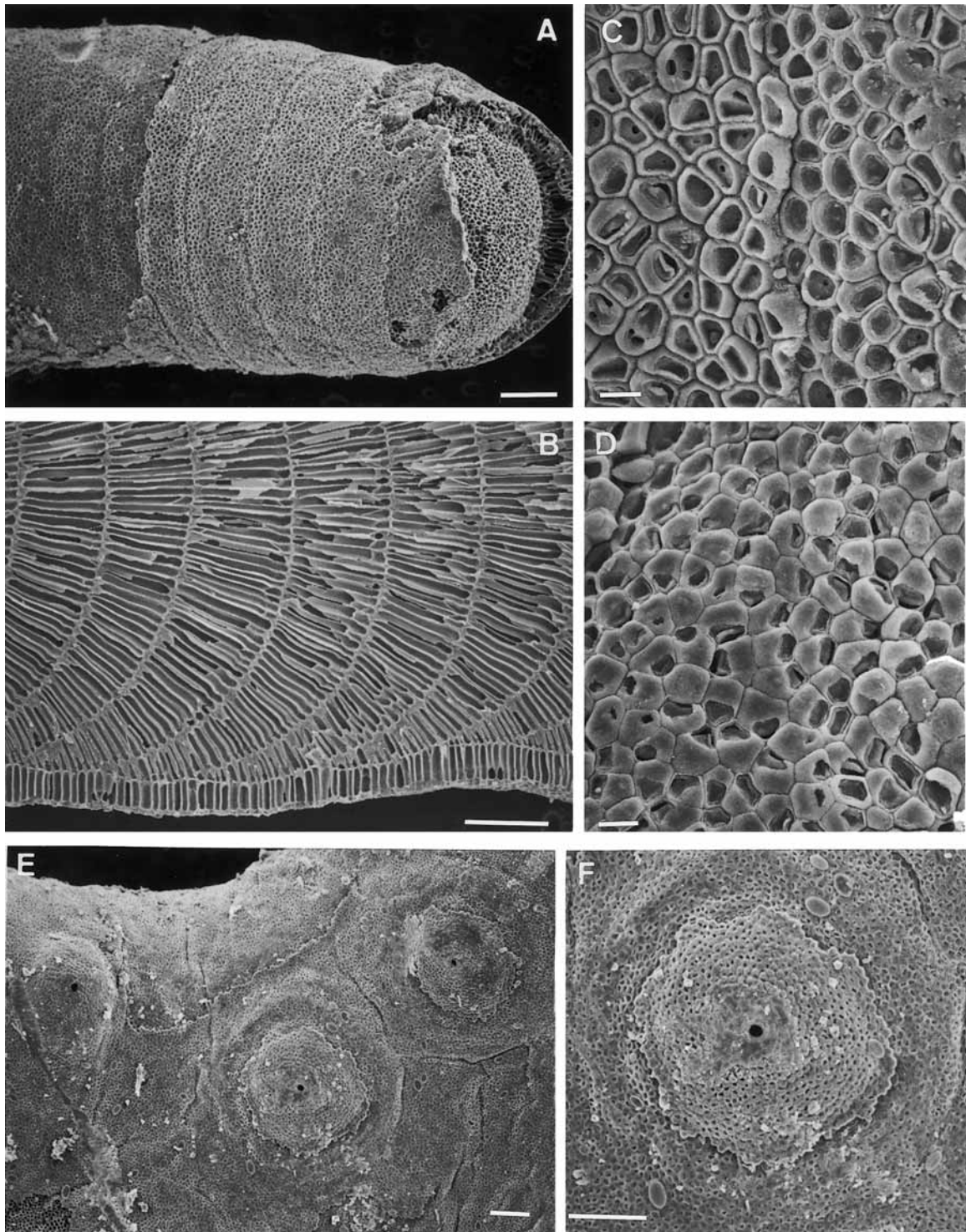


Figure 1. *Titanoderma trochanter*. Lectotype (PC) de *Nullipora trochanter* Bory. Microscopie électronique à balayage (MEB). **A.** Apex d'une branche montrant la striation. **B.** Section longitudinale axiale dans la région médiane d'une branche. **C.** Vue superficielle de l'épithalle dans une région jeune. **D.** idem, dans une région âgée. **E.** vue d'ensemble de conceptacles (nature non déterminée). **F.** idem, détail d'un pore. Echelles : A, B, E, F = 100 μ m ; C, D = 10 μ m.

Figure 1. *Titanoderma trochanter*. Lectotype (PC) of *Nullipora trochanter* Bory. Scanning electron microscopy (SEM). **A.** Apex of a branch showing striation. **B.** Axial longitudinal section in the median region of a branch. **C.** Surface view of epithallus near the apex. **D.** idem in a basal part. **E.** External aspect of a conceptacle (undetermined nature). **F.** idem, detail of a pore. Scale bars: A, B, E, F = 100 μ m; C, D = 10 μ m.

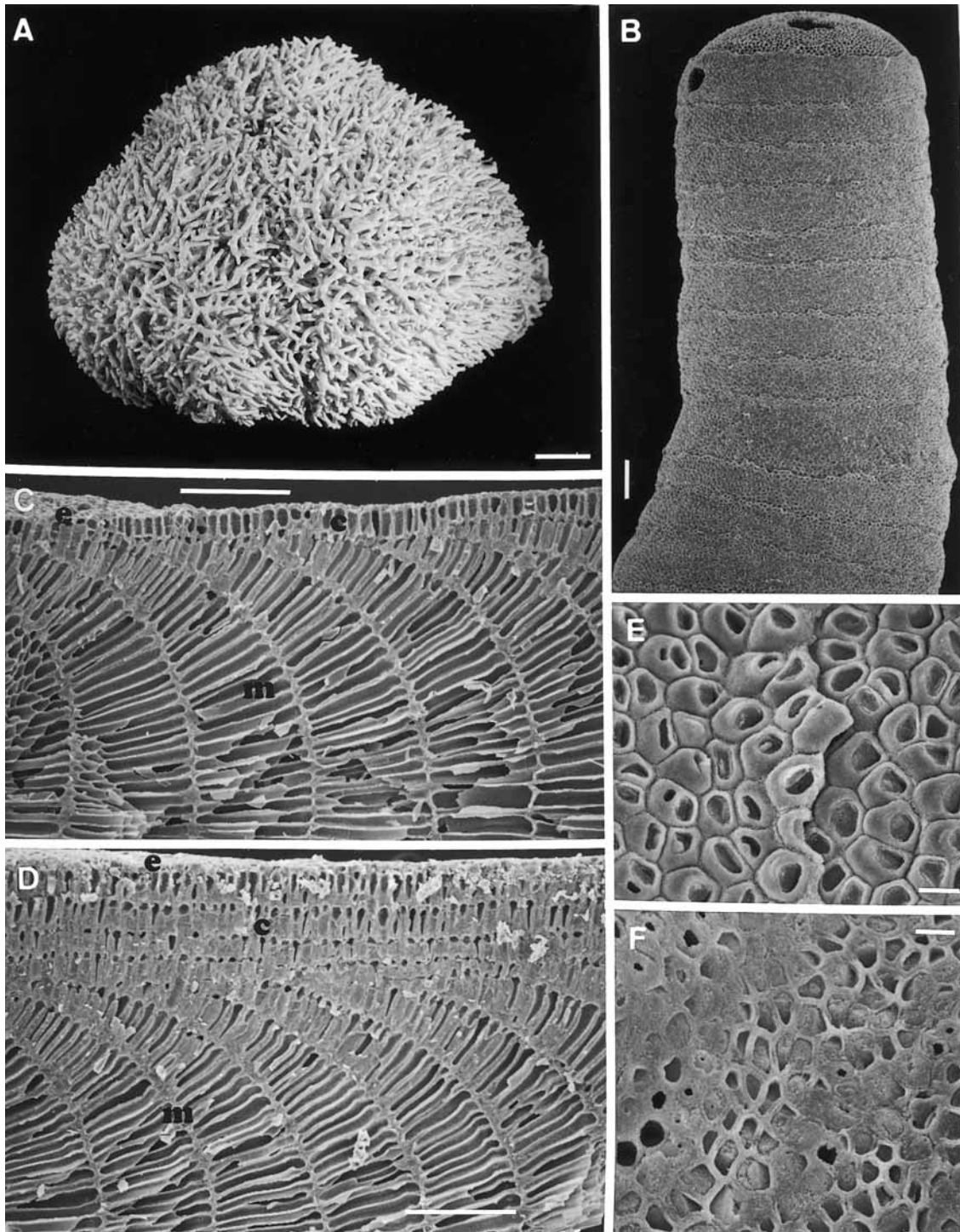


Figure 2. *Titanoderma trochanter* (Bory) Benhissoune, Boudouresque, Perret-Boudouresque & Verlaque. **A et D** : Spécimen de Paros, Grèce, récolte H. Huvé; **B, C, E et F** : Spécimens de Myconos, Grèce, récolte G. Giraud. **A.** Morphologie externe. **B-F** (MEB). **B.** Vue superficielle de l'apex d'une branche montrant la striation. **C.** Section longitudinale d'une branche dans une région jeune. **D.** idem, région âgée montrant le développement du cortex. **E.** Vue superficielle de l'épithalle dans une région jeune. **F.** idem dans une région âgée. (*c*) cortex ; (*e*) épithalle ; (*m*) medulla. Echelles : A = 1 cm ; B, C, D = 100 μ m ; E, F = 10 μ m.

Figure 2. *Titanoderma trochanter*. **A and D:** Specimen from Paros, Greece, collected by H. Huvé; **B, C, E and F:** Specimens from Myconos, Greece, collected by G. Giraud. **A.** External morphology. **B-F** (SEM). **B.** Surface view of the apex of a branch showing striation. **C.** Longitudinal section of a branch near the apex. **D.** idem in a basal part showing an important cortex. **E.** Surface view of epithallus near the apex. **F.** idem in a basal part. (*c*) cortex; (*e*) epithallus; (*m*) medulla. Scale bars: A = 1 cm; B, C, D = 100 μ m; E, F = 10 μ m.

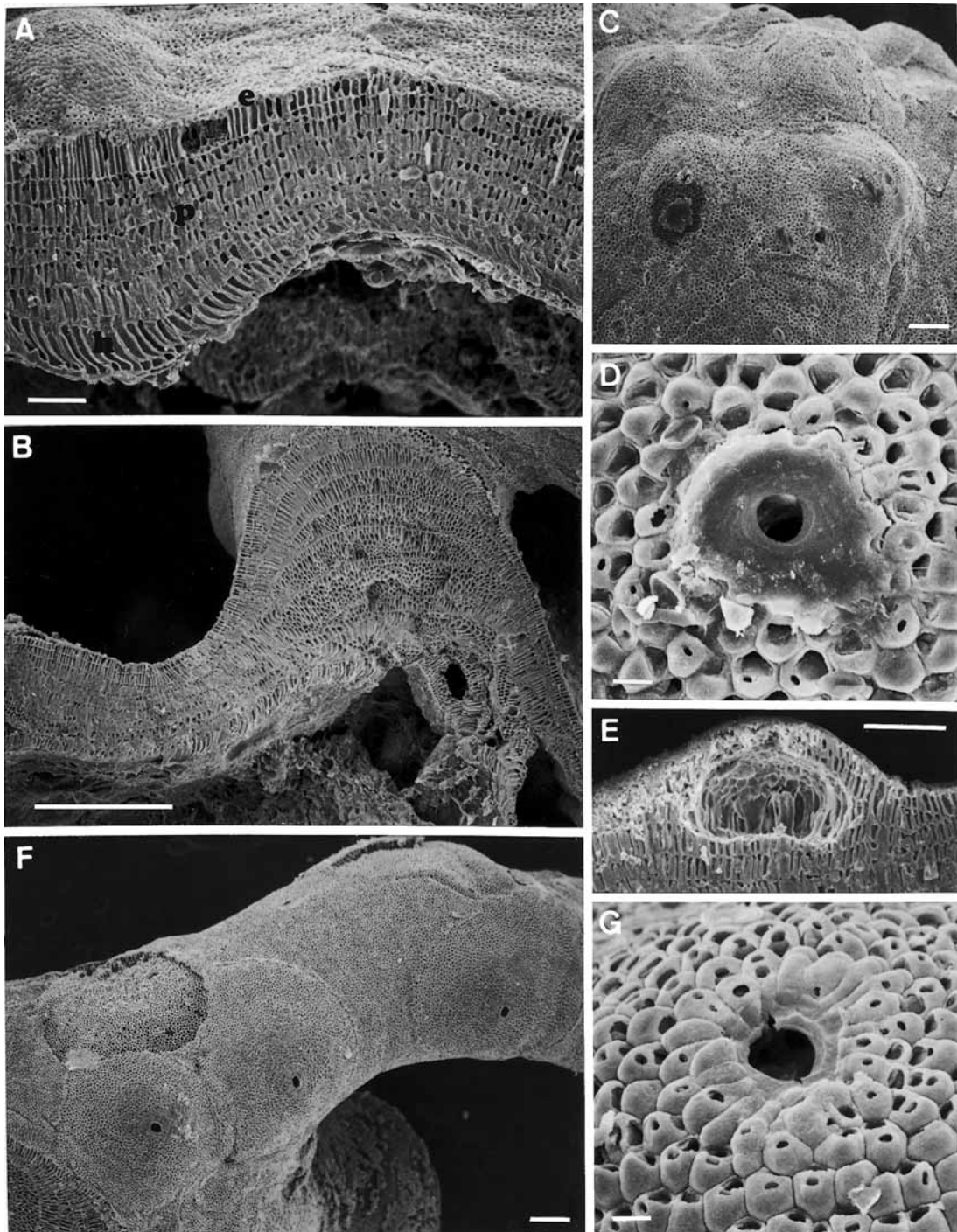


Figure 3. *Titanoderma trochanter*. Croûte basale et structures reproductrices (MEB). **A-E** : Spécimens de Syracuse, Italie, récolte G. Giaccone ; **F** : Spécimen de Myconos. **G** : Spécimen du Cap Ténare, Grèce, récolte H. Huvé. **A**. Section longitudinale d'une croûte basale. **B**. idem, première étape de la formation d'une jeune branche. **C**. conceptacles sexués femelles, vue d'ensemble. **D**. idem, détail d'un pore. **E**. idem, un conceptacle femelle en section longitudinale. **F**. Conceptacles asexués, vue d'ensemble. **G**. idem, détail d'un pore. (*e*) épithalle ; (*h*) hypothalle ; (*p*) périthalle. Echelles : A, C, E, F = 100 µm ; B = 500 µm ; D, G = 10 µm.

Figure 3. *Titanoderma trochanter*. Basal crust and reproductive structures (SEM). **A-E**: Specimens from Syracuse, Italy, collected by G. Giaccone; **F**: Specimen from Myconos. **G**: Specimen from Cap Tenare, Greece, collected by H. Huvé. **A**. Longitudinal section of a basal crust. **B**. idem, first step of the formation of a young branch. **C**. Female sexual conceptacles, external aspect. **D**. idem, detail of a pore. **E**. idem, a female conceptacle, longitudinal section. **F**. Asexual conceptacles, external aspect. **G**. idem, detail of a pore. (*e*) epithallus; (*h*) hypothallus; (*p*) perithallus. Scale bars: A, C, E, F = 100 µm ; B = 500 µm ; D, G = 10 µm.

tions recensées dans la littérature. H. Huvé mentionne *T. trochanter* en de nombreuses localités, dans les portions les plus chaudes de Mer Egée (Péloponnèse, Cyclades, Asie Mineure). Elle l'a observée également en Adriatique, d'Otrante au Cap Leuca. La présence de l'espèce a été rapportée également en Yougoslavie et à Corfou. Hamel & Lemoine (1953) indiquent, sous le nom de *Lithophyllum byssoïdes*, des localisations en Corse et à Alger qui correspondent en réalité à *T. ramosissimum*. Enfin, une récolte du Commandant Mouchez provenant des côtes de Mauritanie et conservée dans l'herbier Thuret (PC) appartient incontestablement à *T. trochanter* et atteste de la présence de l'espèce en Atlantique, présence que conforterait sa mention à Tanger par Benhissoune et al. (2002), ainsi que le spécimen en provenance du Maroc de la collection Foslie (TRH), figuré par Printz (Printz, 1929, Pl. 56, Fig. 13).

Morphologie externe

Nos observations portant sur des spécimens de provenances diverses confirment la plupart des caractères morphologiques distinctifs présentés par H. Huvé mais conduisent également à en modérer certains autres.

Les thalles constituent (Fig. 2A) des massifs trapus, toujours convexes, compacts et solides, pouvant atteindre 30 cm de diamètre et 5 à 10 cm d'épaisseur. Ils sont constitués de branches cylindriques rayonnantes, de 1 à 3 mm de diamètre dans leur région moyenne ; celles-ci sont quelquefois aplaties au niveau de leurs dichotomies qui sont au nombre de 3 à 4. Elles sont serrées et peuvent, sur certains spécimens, présenter des accollements et des soudures entre rameaux voisins, contrairement à ce qu'a observé H. Huvé. Les branches naissent d'une croûte basale réduite (1 à 1,5 cm d'envergure) qui de ce fait est rarement récoltée. Cette croûte assure l'adhésion du massif au substrat et celle-ci se trouve renforcée par l'intrication avec d'autres Corallinales à leur voisinage ainsi que par des branches dirigées horizontalement.

Indépendamment de leurs dimensions, la forme des massifs est variable. Certains échantillons des Cyclades ont des branches récurvées parallèlement au substrat et un peu effilées à leur extrémité. D'autres, au contraire, tels ceux de Sicile ou de Syrie, ont des branches arrondies à leur sommet - l'ensemble prenant alors l'aspect d'un chou-fleur. La couleur, rarement conservée sur les spécimens anciens, est d'un rose violacé sur le vivant.

Les extrémités des branches paraissent lisses mais un examen à la loupe montre une succession de stries fines et sans relief, espacées de 100 à 120 µm (Fig. 2B), quelquefois un peu plus au niveau des courbures, et qui demeure visible jusque vers leur base. C'est vers cette base que se rencontrent des organes de reproduction sous la forme de conceptacles unipores sexués ou asexués plus ou moins épars. Assez semblables, ils sont tous de forme conique très caractéristique.

Anatomie

L'organisation anatomique a été étudiée à partir de sections longitudinales radiales pour les croûtes basales et axiales dans les branches.

Les croûtes basales sont de faible envergure et rares sur les échantillons de collection qui ont été le plus souvent simplement cueillis. Elles montrent une organisation simple (Fig. 3A), ont une épaisseur variable, de 300 à 500 µm dans les régions âgées et peuvent être superposées. Leur anatomie est typique de celle du genre *Titanoderma* (Chamberlain, 1991 ; Chamberlain & Irvine in Irvine & Chamberlain, 1994). A la base, une nappe de files de cellules obliques constitue un hypothalle monostromatique qui s'accroît par le jeu d'un méristème marginal et terminal assurant l'expansion horizontale de l'ensemble à la surface du substrat. Cet hypothalle engendre vers le haut de courtes files verticales composées de 2 à 7 cellules de forme quadrangulaire, plus ou moins allongées et dont l'ensemble est dénommé périthalle. Chaque file périthallienne s'accroît par le jeu d'une initiale située en position sub-terminale et donc intercalaire, surmontée d'une petite cellule de recouvrement ou cellule épithallienne, de forme ovoïde. Les cellules hypothalliennes mesurent de 80 à 120 µm de haut et 20 µm de large. Les cellules périthalliennes ont une largeur de 20 µm et une hauteur variant de (10) 20 à 60 µm. Une telle organisation a été décrite par Raineri (1920) sur des échantillons de Tripolaine alors désignés sous le nom de *Lithophyllum byssoïdes* Lamarck.

Par endroits de petits mamelons sont visibles à la surface (Fig. 3A) et certaines sections montrent (Fig. 3B) qu'il s'agit de la formation de jeunes branches dressées nées d'une prolifération localisée du méristème périthallien. Les files ainsi formées sont constituées de cellules allongées, régulièrement disposées en strates à courbure constante, analogue à celle que l'on observe sur les branches adultes et qui semblent caractéristiques de l'espèce. Ceci confirme l'illustration donnée précédemment par Woelkerling (1988) sous le nom de *Titanoderma byssoïdes* (Philippi) Chamberlain & Woelkerling. Athanasiadis (1989), sur l'exemple de *Titanoderma cystoseirae* (Hauck) Woelkerling, Chamberlain et Silva, a proposé de nommer « coordinated subepithallial divisions » ce phénomène de reprise localisée et synchrone de la croissance et de la division des initiales subépithalliennes.

Les branches, formées à partir du périthalle de la croûte basale, demeurent de nature périthallienne et s'accroissent en permanence (Fig. 4B) par le jeu des initiales sub-terminales dont les cellules-filles se différencient progressivement en deux régions bien marquées. Une coupe longitudinale montre, dans une région moyenne, (Fig. 2C, D) un ensemble de files cellulaires centrales formant une medulla, bordée par un cortex constitué de 1 à 10 (12) couches de cellules quadrangulaires, l'ensemble se terminant à

l'extérieur par une couche de cellules épithalliennes de forme et de disposition variables selon le niveau du thalle considéré. Celles-ci apparaissent en vue superficielle (Fig. 2F), sous la forme de petites concavités, leur paroi externe étant peu ou non calcifiée. Une section passant par le sommet permet de suivre la réalisation progressive de cette structure (Fig. 4A, B). L'apex est constitué d'un faisceau d'initiales sub-terminales de forme très allongée. Par leurs cloisonnements transversaux et leur croissance, elles assurent l'élongation du faisceau médullaire. Les plus externes s'incurvent vers l'extérieur. Ces cloisonnements ainsi que la croissance des cellules sont synchrones et le phénomène répétitif. En outre les premières cellules-filles, médullaires, acquièrent dès le sommet dimensions et disposition définitives. La forme des strates est donc acquise dès le sommet. Ce n'est que 4 à 9 strates plus bas qu'apparaissent, dans les cellules sub-terminales périphériques les premiers cloisonnements transversaux à l'origine du cortex. Medulla et cortex croissent donc toujours par le jeu d'initiales sub-terminales. La croissance de la medulla est localisée au sommet, celle du cortex se fait en position basse et s'accroît vers la base, c'est-à-dire en direction basipète. Un tel phénomène peut également être qualifié du terme de « coordinated subepithallial divisions » proposé par Athanasiadis (1989).

L'organisation anatomique de ces branches présente à la fois certains caractères de remarquable constance et des variations en fonction du niveau et donc de l'âge de la région observée, la croissance s'effectuant toujours au sommet. Les cellules médullaires ont des dimensions constantes de l'apex vers la base de la branche. Elles mesurent de 100 à 150 μm de haut pour les plus grandes et ont une largeur de 8 à 12 μm . Elles sont disposées en rangées très caractéristiques formant, sur les coupes longitudinales, des arcs successifs relativement aplatis à leur sommet et à rayon de courbure très constant. Le cortex, au contraire, présente un développement variable. Inexistant au sommet, constitué d'une couche de cellules dans les régions jeunes (Fig. 2C), il peut en comporter de 7 à 12 dans les régions âgées (Fig. 2D). Les cellules corticales ont une forme quadrangulaire ; elles sont disposées en rangées régulières, ont une hauteur variable de 10 à 30 μm et une largeur de 8 à 10 μm et sont reliées par de nombreuses synapses secondaires. L'accroissement du cortex se fait par une couche de cellules initiales sub-terminales, recouvertes par une couche de cellules épithalliennes aplaties. Elles sont souvent petites dans les régions jeunes (Fig. 2E), où elles ne recouvrent que partiellement les initiales sous-jacentes ; elles sont plus importantes dans les régions âgées (Fig. 2F). Dans l'ensemble du thalle, les anastomoses nombreuses, observées entre cellules de files voisines sont exclusivement des synapses secondaires.

Au niveau de chaque strate le développement synchrone et identique d'une strate à l'autre donne au thalle un remarquable aspect de régularité sur les coupes longitudinales.

Chaque strate est donc constituée d'un faisceau axial de cellules médullaires allongées, entouré d'un manchon cortical périphérique qui s'épaissit progressivement vers la base de la branche. Rayon de courbure des strates, diamètre des branches, hauteur des cellules médullaires sont des caractères constants rencontrés sur tous les échantillons étudiés.

Cette succession de manchons contigus n'est pas totalement coalescente et se manifeste en vue superficielle par une succession de fines stries. La distance entre ces stries, mesurée en vue superficielle, correspond à la hauteur mesurée pour les cellules médullaires.

Structures reproductrices

L'examen de l'ensemble des échantillons a permis de reconnaître l'existence, à l'état fertile, de gamétophytes et de tétrasporophytes identifiés par le contenu de leurs conceptacles observé en microscopie optique, sur des coupes contrastées de matériel décalcifié (voir matériel et méthodes). L'espèce présente donc un cycle reproducteur trigénétique classique des Rhodophytes.

Les structures reproductrices sont toutes formées dans des conceptacles unipores très semblables par leurs dimensions, leur forme et leur localisation vers la base des branches. Le plus souvent épars, ils peuvent être également groupés. Peu fréquents, ils ont été rarement observés.

Les conceptacles sexués identifiés portent des gonimoblastes et sont donc de nature femelle. Ils ont été observés sur les échantillons de Paros et de Syracuse. De forme conique (Fig. 3C), ils sont disposés de manière épars à la surface des branches vers leur partie basale. Ils ont au microscope à balayage un diamètre externe de 400 à 600 μm . L'un d'eux, observé en section, montre un diamètre interne de 200 μm (Fig. 3E). Leur pore apparaît en vue superficielle entouré d'une rosette de cellules souvent masquée par une forte production de mucilage (Fig. 3D).

Les conceptacles asexués, producteurs de tétrasporocystes, ont été identifiés sur les spécimens de Myconos, du Cap Ténare et d'Otrante. Ils sont coniques. Étudiés au microscope électronique à balayage, ils ont un diamètre externe de 350 à 600 μm (Fig. 3F) et s'ouvrent par un pore entouré d'une rosette d'une quinzaine de cellules bordantes (Fig. 3G). Les rares coupes histologiques obtenues montrent que le toit est entièrement constitué d'une couche de cellules disposées perpendiculairement à sa surface. Le plancher est situé d'une manière constante à une profondeur de trois couches de cellules corticales. Lorsque les conceptacles apparaissent dans une région corticale peu développée, leur plancher se trouve directement au contact des cellules médullaires. Quelques restes de tétrasporocystes ont été observés à la périphérie des cavités mais l'état de conservation du matériel ne permet pas d'affirmer l'existence d'une columelle centrale. Par leur forme et leurs dimensions externes, les deux types de conceptacles sexués et asexués diffèrent donc peu les uns des autres.

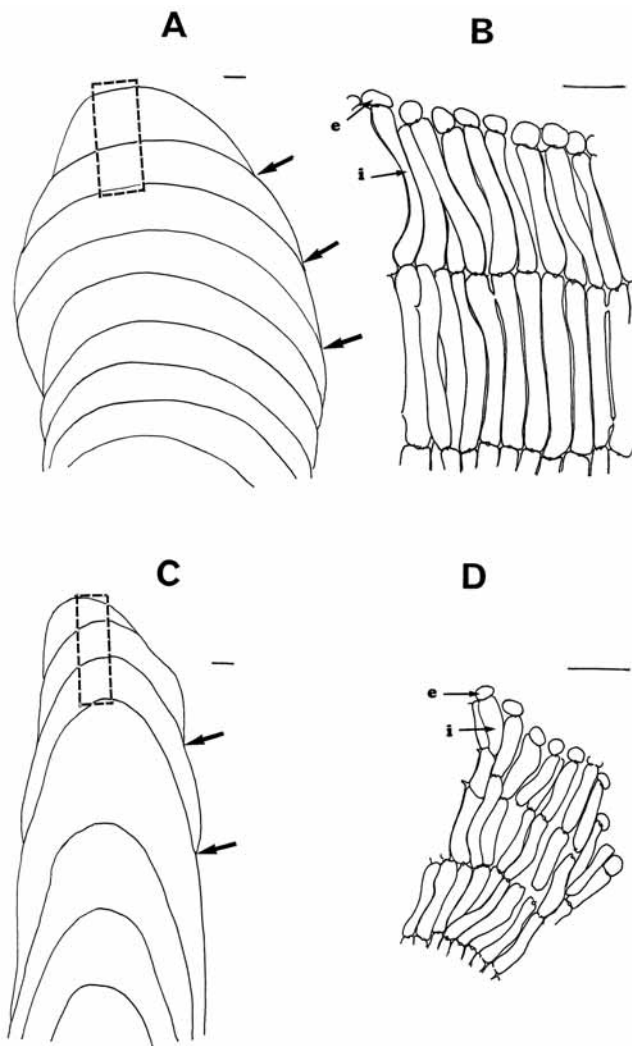


Figure 4. Formation des premières strates médullaires au sommet des branches de *Titanoderma trochanter* (A et B : échantillon de Palermo) et de *Titanoderma ramosissimum* (C et D : échantillon de Porticciolo). Sections longitudinales axiales ; microscopie optique ; B. détail de A (encadré). D. détail de C (encadré). (e) cellule épithallienne ; (i) initiale sub-terminale ; (flèches) emplacements des striations externes. Echelles : 50 µm.

Figure 4. Apical realization of the first medullary layers in branches of *Titanoderma trochanter* (A and B, specimen from Palermo) and *Titanoderma ramosissimum* (C and D: specimen from Porticciolo). Axial longitudinal sections. Light microscopy. B. detail of A; D. detail of C. (e) epithallial cell; (i) subterminal initial cell; (arrows) place of external striations. Scale bars: 50 µm.

Titanoderma ramosissimum (Heydrich)

Bressan et Cabioch comb. nov.

Figs 4 - 7

Basionyme : *Lithophyllum cristatum* f. *ramosissima* Heydrich, 1902 : 473.

Synonyme homotypique :

Lithophyllum byssoides (Lamarck) Foslie f. *ramosissima* (Heydrich) Foslie, 1904 : 5.

Dénominations erronées :

Lithophyllum byssoides (Lamarck) Foslie. H. Huvé, 1963 : 149.

Titanoderma byssoides (Lamarck) Chamberlain et Woelkerling var. *byssoides* Bressan et Babbini, 1997 : 152.

Lectotype : *Lithophyllum byssoides* (Lamarck) Foslie f. *ramosissima* (Heydrich) Foslie, 1904 : 5, Algérie, sans date, collecteur non indiqué (TRH, sans numéro et préparation n° 847), lectotype désigné par Printz, 1929 : Pl. 56, Fig. 15 et sa légende.

Caractères de l'échantillon lectotype

L'échantillon lectotype (Fig. 5A), désigné et figuré par Printz (Printz, 1929, Pl. 56, Fig. 15 et sa légende), est un fragment de 2,5 cm de long, 1 cm de large et 1 à 2 cm d'épaisseur. Il s'agit d'un massif de branches fines très enchevêtrées, prostrées pour la plupart, et dont la croûte basale n'a pas été prélevée. Les rameaux sont cylindriques, ont un diamètre de 500 à 600 µm à l'apex, 800 à 1000 à la base et sont fortement annelés vers les extrémités (Fig. 5B).

Une section longitudinale de branche montre (Fig. 5F), sur une épaisseur de 320 à 550 µm, un ensemble de files parallèles de cellules allongées, disposées en strates successives régulières très arquées et constituant une medulla. Ces cellules sont fragiles, ont des contours sinueux et une longueur maximale de 220 µm et une largeur de 10 µm. A la périphérie les files médullaires s'incurvent vers l'extérieur ; leurs cellules diminuent de taille et deviennent quadrangulaires. L'ensemble constitue un cortex réduit au sommet, développé vers la base. Cette organisation se présente donc comme une succession de dômes pointus et extérieurement peu jointifs. Une couche de cellules épithalliennes recouvre l'ensemble. En vue superficielle, elles apparaissent sous la forme de concavités petites et déportées dans les régions jeunes (Fig. 5D), plus grandes et plus régulières dans les régions âgées (Fig. 5E).

Des conceptacles unipores assez peu nombreux mais groupés sont visibles dans les régions moyennes des branches (Fig. 5C). De forme arrondie, hémisphérique, ils ont un diamètre externe de 250 à 290 µm. Les cellules bordant les pores sont nettement recouvertes de mucilage. La préparation de Foslie (TRH lame n° 847) est une lame mince et ne conserve que les structures calcifiées. Elle comporte deux coupes sagittales de conceptacles. Sur l'une d'elle, presque axiale, le diamètre interne est de 200 µm. Cette préparation ne peut montrer ni reste de contenu ni columelle.

Caractères de Titanoderma ramosissimum d'après l'ensemble des récoltes examinées

Ecologie et distribution géographique

D'après H. Huvé (1963) *T. ramosissimum* (sous le nom de *L. byssoides*) est une espèce localisée près de la surface, dans la fraction supérieure de l'étage infralittoral photophile où elle forme des placages sur les roches sub-verticales battues et bien éclairées. Sous le nom de *T. byssoides*, Cabioch et al. (1992) l'indiquent également présente sur des roches légèrement inclinées à la limite du ressac en stations bien éclairées et modérément battues. Ses biotopes diffèrent donc peu *a priori* de ceux de *T. trochanter*, mais il semble que l'espèce demeure plus superficielle.

La confusion entre les deux taxons étant extrême, les signalisations recensées dans les compilations biogéographiques récentes demandent à être confirmées par un réexamen des récoltes. Les données les plus fiables sont donc actuellement celles de H. Huvé complétées par les récoltes que nous avons examinées.

Dans l'état actuel de nos connaissances *T. ramosissimum* apparaît connu de la côte ouest de Corse et d'Algérie. Sa présence en Sicile et dans le golfe de Naples demeure hypothétique.

Morphologie externe

Tous les spécimens examinés sont des massifs (Fig. 6A) de branches fines irrégulièrement enchevêtrées, n'offrant ni la même compacité ni la même régularité que *T. trochanter*. Ils sont également plus petits. La surface est hirsute, jamais régulière.

Les branches, toujours fines, n'atteignent pas ou rarement 1 mm de diamètre. Souvent anastomosées, elles se ramifient dichotomiquement trois à quatre fois. Elles sont cylindriques, quelquefois un peu aplaties seulement au niveau des dichotomies. Leurs extrémités (Fig. 6B, C) ont un aspect annelé bien visible à l'œil nu et que l'on suit à la loupe jusque dans les régions basales. La hauteur d'un anneau peut atteindre 150 à 200 µm. Certaines branches sont densément recouvertes de petits conceptacles unipores remarquables en forme de boules hémisphériques de 250 à 300 µm de diamètre. Les spécimens ont le plus souvent été cueillis et ne montrent à leur face inférieure qu'un enchevêtrement de branches prostrées. Certains possèdent une croûte basale réduite d'un centimètre d'envergure environ d'où naissent les premières branches, mais l'adhésion au substrat est également consolidée par des rameaux à disposition horizontale.

Anatomie

L'espèce se prêtant mal aux techniques histologiques, l'organisation anatomique a été étudiée essentiellement à l'aide de la microscopie électronique à balayage. Dans ce but, des sections longitudinales radiales dans les croûtes et axiales dans les branches ont été réalisées.

Les croûtes basales observées, peu fréquentes, ont un diamètre réduit (0,5 à 1 cm environ au maximum) et sont d'une

fragilité extrême. Elles sont parfois superposées (Fig. 7A, B). Leur épaisseur est faible (50 à 150 µm). En coupe radiale, elles apparaissent constituées d'un hypothalle monostromatique à cellules hautes et obliques, assurant l'expansion horizontale du thalle. Cet hypothalle est surmonté d'une couche de courtes cellules périthalliennes recouverte par une couche d'épithalliennes. Les cellules hypothalliennes mesurent de 25 à 50 µm de haut et 8 µm de large, les périthalliennes 12 µm de haut et 8 µm de large.

Les branches ont une organisation du même type que celles de *T. trochanter*. Elles montrent, en coupe longitudinale dans une région moyenne (Fig. 6F), une medulla centrale, épaisse de 550 à 600 µm, constituée de files de cellules allongées, à parois sinueuses, minces et fragiles, disposées en strates régulières, concentriques et de forme pointue. Un cortex recouvre l'ensemble ; il comporte de une à cinq couches de cellules allongées. Un épithalle unistratifié le recouvre plus ou moins complètement vers l'extérieur (Fig. 6D, E).

Nous n'avons pas observé le mode d'apparition des branches à partir de la croûte. Une coupe apicale (Fig. 4C, D) permet de reconstituer les étapes de la morphogenèse de ces structures adultes. L'accroissement des files médullaires s'effectue au sommet par le jeu d'initiales sub-terminales allongées. Les cellules-filles subissent ensuite un allongement et acquièrent progressivement dans les strates sous-jacentes leurs dimensions définitives. Les files médullaires, seules présentes au début, s'entourent, six à huit strates plus bas, d'un cortex formé par une reprise d'activité des initiales sub-terminales des files médullaires périphériques. Ce cortex s'épaissit ensuite en direction basipète. Toutes les initiales sub-terminales ont une croissance et des divisions synchrones et constantes, contribuant à une organisation très régulière de l'ensemble du thalle qui se traduit extérieurement par une succession de manchons contigus demeurant disjoints. La hauteur de chacun d'eux correspond à celle d'une strate de cellules médullaires. Dans l'ensemble du thalle, les synapses secondaires sont nombreuses entre cellules voisines de files différentes.

L'ensemble présente, au sein d'un même thalle à la fois des caractères très constants et des variations en fonction de la région considérée.

Les cellules médullaires ont des dimensions constantes depuis les trois ou quatre premières strates sous-apicales jusque vers la base. Elles atteignent au maximum 200 µm de long et 10 µm de large. Elles sont disposées en rangées caractéristiques, formant sur les coupes des arcs très accentués, pointus à leur sommet. Le cortex a, au contraire, un développement variable, réduit à une couche de cellules vers le sommet, il peut en comporter jusqu'à cinq vers la base. Ses cellules mesurent 10 à 20 µm de haut et 8 à 10 µm de large.

Structures reproductrices

Gamétophytes et tétrasporophytes ont été identifiés sur cou-

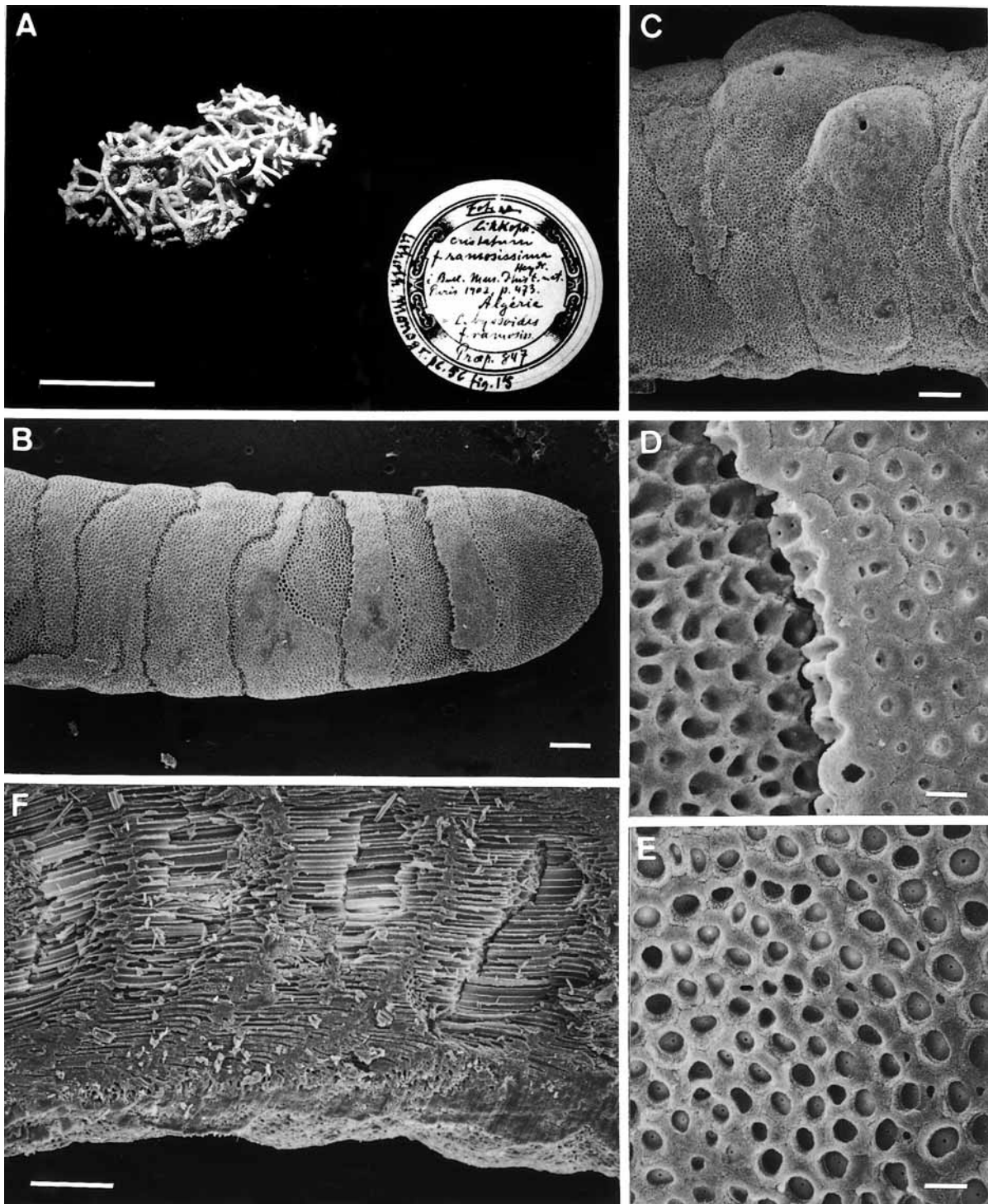


Figure 5. *Titanoderma ramosissimum*. Lectotype (TRH) de *Lithophyllum cristatum* f. *ramosissimum* Heydrich. **A.** Morphologie externe. **B.** Extrémité d'une branche (MEB). **C.** Vue d'ensemble de conceptacles unipores (MEB). **D.** Vue superficielle de l'épithalle dans une région jeune (MEB). **E.** Vue superficielle de l'épithalle dans une région âgée (MEB). **F.** Section longitudinale d'une branche (MEB). Echelles : A = 1 cm ; B, C, F = 100 µm ; D, E = 10 µm.

Figure 5. *Titanoderma ramosissimum*. Lectotype (TRH) of *Lithophyllum cristatum* f. *ramosissimum* Heydrich. **A.** External morphology. **B.** Tip of a branch (SEM). **C.** External view of uniporate conceptacles (SEM). **D.** Surface view of epithallus near the apex (SEM). **E.** Surface view of epithallus in a basal part (SEM). **F.** Longitudinal section of a branch (SEM). Scale bars: A = 1 cm; B, C, F = 100 µm; D, E = 10 µm.

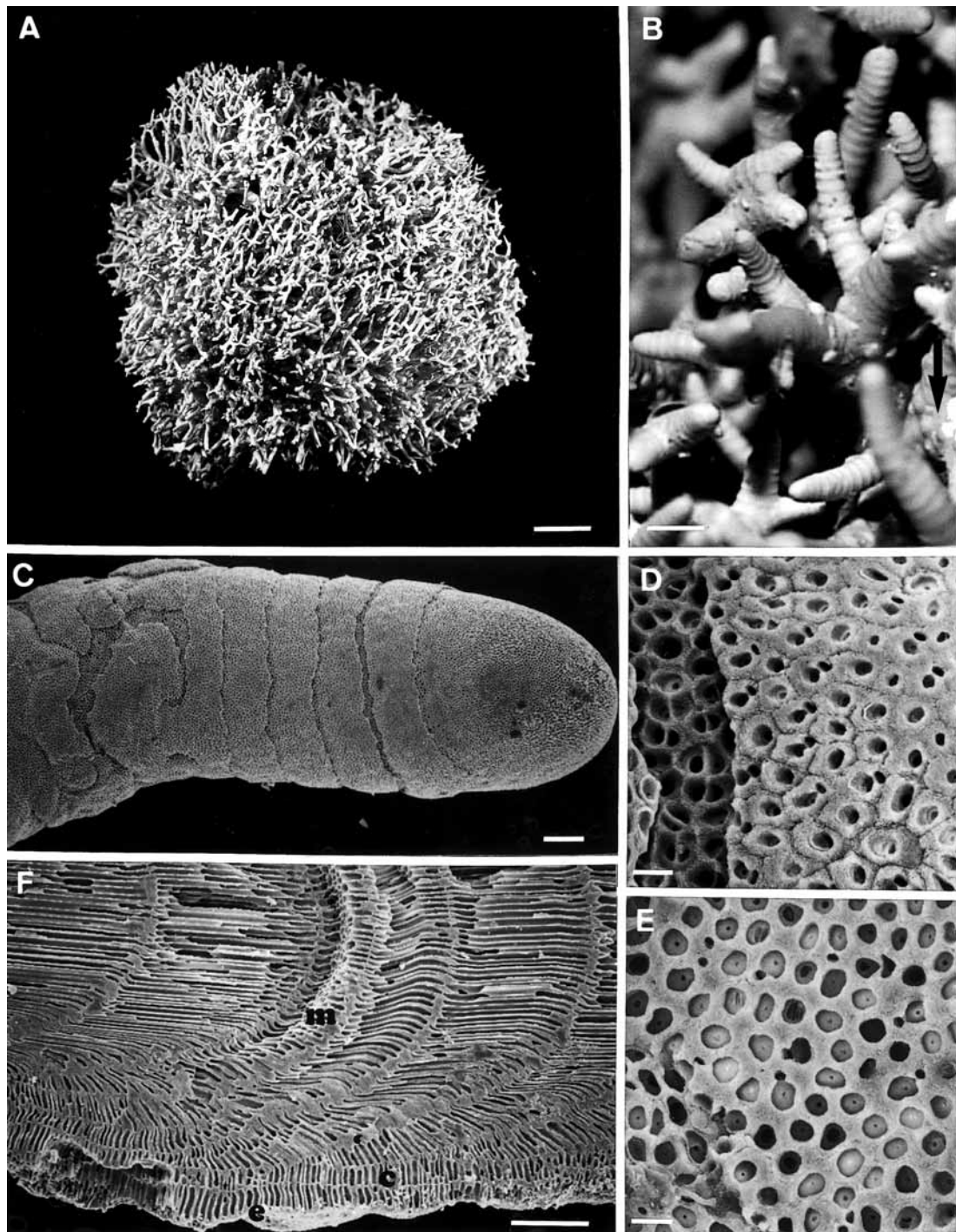


Figure 6. *Titanoderma ramosissimum* (Heydrich) Bressan & Cabioch comb. nov. **A, D, E et F** : Spécimen du Cap Lavezzi, Corse, récolte M. Verlaque ; **B** : Spécimen de Scandola, Corse, récolte M. Verlaque ; **C** : Spécimen de Gargalo, Corse, récolte J. Feldmann. **A.** Morphologie externe. **B.** Détail des extrémités de branches annelées. **C.** Détail d'une extrémité annelée (MEB). **D.** Vue superficielle de l'épithalle dans une région jeune (MEB). **E.** idem dans une région âgée (MEB). **F.** Section longitudinale axiale dans une branche (MEB). (*c*) cortex ; (*e*) épithalle ; (*m*) medulla. Echelles : A = 1 cm ; B = 1500 µm ; C, F = 100 µm ; D, E = 10 µm.

Figure 6. *Titanoderma ramosissimum* (Heydrich) Bressan & Cabioch comb. nov. **A, D, E and F** : Specimen from Cap Lavezzi, Corse, collected by M. Verlaque; **B** : Specimen from Scandola, Corse, collected by M. Verlaque; **C** : Specimen from Gargalo, Corse, collected by J. Feldman. **A.** External morphology. **B.** Detail of the tips of annulated branches. **C.** Detail of an annulated tip (SEM). **D.** Surface view of epithallus near the apex (SEM). **E.** idem in a basal part (SEM). **F.** Axial longitudinal section in a branch (SEM). (*c*) cortex; (*e*) epithallus; (*m*) medulla. Scale bars: A = 1 cm; B = 1500 µm; C, F = 100 µm; D, E = 10 µm.

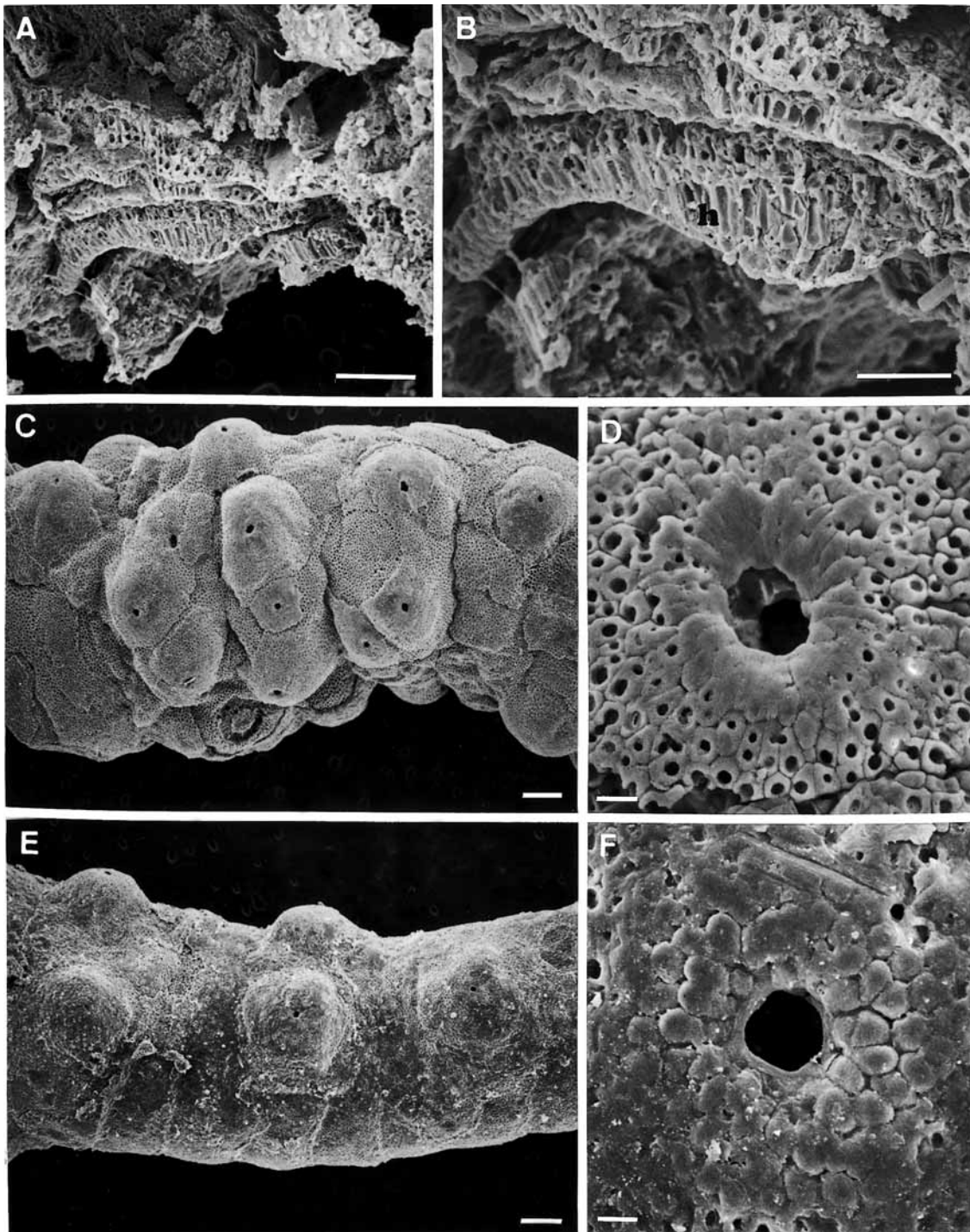


Figure 7. *Titanoderma ramosissimum*. Croûte basale et structures reproductrices (MEB). **A et B** : Spécimen d'Ajaccio, Corse, récolte J. Lambinon. **C et D** : Spécimen de Gargalo. **E et F** : Spécimen du Cap Lavezzi. **A**. Section longitudinale de plusieurs croûtes basales superposées. **B**. idem, détail d'une de ces croûtes. **C**. conceptacles sexués femelles, vue d'ensemble. **D**. Détail du pore d'un conceptacle sexué. **E**. Conceptacles asexués, vue d'ensemble. **F**. Détail du pore d'un conceptacle asexué. (*h*) hypothalle. Echelles: A, C, E = 100µm ; B = 50 µm ; D, F = 10 µm.

Figure 7. *Titanoderma ramosissimum*. Basal crust and reproductive structures (SEM). **A and B**: Specimen from Ajaccio, Corse, collected by J. Lambinon. **C and D**: Specimen from Gargalo. **E and F**: Specimen from Cap Lavezzi. **A**. Longitudinal section of several basal crusts. **B**. idem, detail of one of these crusts. **C**. Sexual female conceptacles, external view. **D**. Detail of the pore of a sexual conceptacle. **E**. Asexual conceptacles, external view. **F**. Detail of a pore of an asexual conceptacle. (*h*) hypothallus. Scale bars: A, C, E = 100 µm; B = 50 µm; D, F = 10 µm.

pes colorées de matériel décalcifié parmi les thalles fertiles, lesquels sont peu nombreux mais très remarquables par la densité et le nombre de leurs conceptacles. Comme dans le cas de *T. trochanter*, les conceptacles unipores sexués et asexués sont très semblables par leur forme, leurs dimensions et leur disposition (Fig. 7C, E). Ils diffèrent par contre fortement de ceux de l'espèce précédente par leur forme en boule très caractéristique et leur disposition fréquente en agglomérats.

Les conceptacles asexués, producteurs de tétrasporocystes ont été observés sur les spécimens du cap Lavezzi, d'Ajaccio (Punta de la Parata) et de Scandola. Ils ont une forme hémisphérique et un diamètre externe de 250 à 300 µm. Ils s'ouvrent par un pore où l'on distingue mal, en vue superficielle, la disposition des cellules de bordure (Fig. 7F) en raison de la permanence d'un fort recouvrement mucilagineux. Quelques coupes histologiques favorables montrent les restes d'une probable columelle centrale et un toit formé d'une couche de cellules toutes disposées perpendiculairement à la surface.

Les conceptacles sexués, observés sur les échantillons de Gargalo, sont de nature femelle. Leur forme est hémisphérique, leur diamètre externe de 250 à 300 µm et leur diamètre interne de 120 à 160 µm. Ils s'ouvrent par un pore très enrobé de mucilage (Fig. 7D). En coupe, leur toit apparaît construit par de courtes files de cellules disposées, vers la périphérie, perpendiculairement à la surface, tandis que le pore est entouré de files inclinées et ramifiées. Nous n'avons pas observé de cellule de fusion en plateau, fréquente chez les Lithophylloideae. Celle-ci, vraisemblablement de petite taille, engendre un enchevêtrement central de filaments gonimoblastiques produisant des gonimoblastes en périphérie.

Le plancher des conceptacles, tant sexués qu'asexués, se situe à une profondeur de trois couches de cellules corticales. Leur position apicale dans des régions à cortex faiblement développé fait qu'ils sont fréquemment au contact direct des cellules médullaires.

Discussion et Conclusion

Nos observations montrent à l'évidence l'existence de deux taxons différents, *Titanoderma trochanter* et *T. ramosissimum*, au sein de l'ancien complexe de formes branchues longtemps dénommé *Lithophyllum byssoïdes*. Elles confirment donc certaines des conclusions de H. Huvé et en infirment d'autres. Elles confirment également, en la corrigeant, une proposition apportée dans la dernière publication de Foslie (1909) qui distingue au sein de l'ancien complexe *L. byssoïdes*, outre la *f. ramosissima* Heydrich, une *f. amphiroaeformis* basée sur le *Lithothamnium amphiroaeformis* Rothpletz, espèce fossile branchue, ramifiée. Les caractères (cellules médullaires de 100 µm de long, disposées en ran-

gées aplaties) indiqués par son auteur (Rothpletz, 1891) apparaissent très similaires à ceux de *Titanoderma trochanter* et laissent envisager une possible synonymie. *Nullipora trochanter* étant plus anciennement décrit cette forme *amphiroaeformis* ne peut donc être conservée.

Leurs caractéristiques cytologiques (anastomoses sous la forme exclusive de synapses secondaires) et reproductrices (conceptacles asexués unipores maintiennent les deux espèces au sein de la sous-famille des Lithophylloideae où les plaçait déjà leur appartenance au genre *Lithophyllum*. Leurs croûtes basales caractérisées par un hypothalle unistratifié à cellules obliques conduisent en outre à les rattacher au genre *Titanoderma* dont la valeur a été récemment confortée (Bailey, 1999). La présence d'une telle croûte chez *T. trochanter* (sous le nom de *Lithophyllum byssoïdes*) avait fait l'objet d'une observation ancienne (Raineri, 1920) et d'une autre plus récente de Woelkerling (1988) qui proposa sur cette base la nouvelle combinaison : *Titanoderma byssoïdes* (Lamarck) Woelkerling et Chamberlain. La réapparition de croûtes juvéniles de type *Titanoderma* observée au cours des régénérations chez *T. trochanter* (sous le nom de *L. byssoïdes*) (Cabioch, 1972), confirme les données fournies par la structure de base. Il est possible que d'autres exemples existent chez certaines espèces de *Lithophyllum* branchus dont ni les croûtes basales ni les régénérations n'ont été décrites. Sur la base de l'existence de *Titanoderma* branchus Cabioch (1970) avait proposé la réhabilitation du genre *Goniolithon* créé par Foslie (1898) avec pour espèce-type *G. papillosum*. Cette proposition a été reprise par Bressan (1974) sous le nom de *Goniolithon byssoïdes* (Lamarck) Foslie. Nous ne la maintenons pas ici, le genre *Goniolithon* n'ayant pas à ce jour fait l'objet d'un nombre suffisant d'investigations.

Les similitudes morphogénétiques poussées entre les deux taxons *Titanoderma trochanter* et *T. ramosissimum* qui viennent d'être reconnues, pourraient incliner à interpréter ceux-ci comme simplement deux formes d'une même espèce. Cependant une troisième espèce européenne, constituée de croûtes hérissées de branches dressées et actuellement dénommée *Titanoderma papillosum* (Zanardini) Price, John et Lawson, présente également les mêmes particularités (Cabioch, 1972). La croûte juvénile est de type *Titanoderma* ; les branches comportent une medulla à cellules allongées, disposées en strates régulières, une croissance sub-terminale apicale des files médullaires seules présentes au sommet et l'apparition d'un cortex important en position non apicale qui se développe en direction basipète. *T. papillosum* se distingue incontestablement de *T. trochanter* et *T. ramosissimum* par ses branches toujours réduites à des excroissances non ramifiées, jamais striées, d'une hauteur maximale de 5 mm, par la forme tabulaire, quelquefois concave, des strates médullaires et la hauteur maximale de leurs cellules (150 µm). Tous ces caractères, *a priori* de faible poids au regard des similitudes énoncées plus haut,

contribuent cependant à la définition de l'espèce que l'on ne saurait confondre avec les deux autres.

Ces constatations font ressortir deux aspects novateurs. Ce sont, d'une part, l'originalité de ce type de morphogénèse, d'autre part l'importance discriminante de certains caractères *a priori* négligeables, mais dont la combinaison s'avère primordiale. Ce sont la morphologie externe des branches, la forme des strates médullaires, la longueur maximale de leurs cellules. A cela s'ajoutent les caractères souvent non disponibles de la croûte basale et des conceptacles en ce qui concerne leur disposition, leur forme et leurs dimensions.

Dans l'identification des deux espèces *T. trochanter* et *T. ramosissimum* un ensemble de caractères distinctifs nouveaux et stables (tableau 1) sont ainsi apparus et doivent retenir en premier l'attention. Ce sont :

- la morphologie et les dimensions des branches, ainsi que leur surface finement striée et sans relief (*T. trochanter*) ou fortement annelée (*T. ramosissimum*).

- l'anatomie des branches qui présente des différences marquées et constantes au niveau de la taille des cellules médullaires et du rayon de courbure de leurs strates superposées constituant les dômes. *T. trochanter* a des cellules courtes, disposées en dômes aplatis, *T. ramosissimum* des cellules plus longues, disposées en dômes pointus.

- l'anatomie des croûtes basales et les dimensions de leurs cellules.

- la forme et les dimensions des conceptacles. Ils sont coniques et grands chez *T. trochanter*, en boules hémisphériques et plus petits chez *T. ramosissimum*.

Plusieurs caractères communs aux deux espèces nécessiteront toujours un examen approfondi :

- La morphologie externe des rameaux peut varier en fonction de l'habitat de l'algue. Les branches, bien que de calibre toujours différent selon l'espèce considérée, peuvent présenter des formes prostrées ou plus ou moins dressées et hirsutes vraisemblablement en relation avec les conditions hydrodynamiques locales. Elles peuvent également

Tableau 1. Principaux caractères distinctifs de *Titanoderma trochanter* et *Titanoderma ramosissimum*.

Table 1. Main diagnostic features of *Titanoderma trochanter* and *Titanoderma ramosissimum*.

Caractères	<i>T. trochanter</i> lectotype PC	<i>T. trochanter</i>	<i>T. ramosissimum</i>	<i>T. ramosissimum</i> lectotype TRH
Branches : morphologie				
striations	sans relief	sans relief	fortement annelées	fortement annelées
diamètre apex	800 µm	400-1000 µm	400-600 µm	500-600 µm
diamètre base	1000 µm	1300-3000 µm	1000-1200 µm	800-1000 µm
Branches : anatomie				
<i>Medulla</i>				
forme des rangées	peu arquée	peu arquée	pointue	pointue
épaisseur totale	700 µm	400-900 µm	550-600 µm	320-550 µm
longueur maximale des cellules	120 µm	150 µm	200 µm	220 µm
Croûte basale				
	<i>absente</i>			<i>absente</i>
épaisseur totale		300-500 µm	50-150 µm	
hauteur cellules hypothalliennes		80-100 µm	20-50 µm	
largeur cellules hypothalliennes		20 µm	8 µm	
nombre de couches de cellules périthalliennes		2-7	1	
hauteur cellules périthalliennes		20-60 µm	12 µm	
largeur cellules périthalliennes		20 µm	8 µm	
Conceptacles				
forme extérieure	<i>nature non déterminée</i> conique	<i>asexués</i> conique	<i>asexués</i> hémisphérique	<i>nature non déterminée</i> hémisphérique
position sur le thalle	à la base, épars	à la base, épars	jusqu'au sommet, groupés	rare et groupés
diamètre externe	500-600 µm	350-600 µm	250-300 µm	250-290 µm
Conceptacles				
forme extérieure		<i>sexués</i> conique	<i>sexués</i> hémisphérique	
position sur le thalle		épars	épars ou groupés	
diamètre externe		400-550 µm	250-300 µm	

toutes former des anastomoses.

- Les croûtes basales des deux taxons présentent une organisation très semblable, avec un hypothalle unistratifié à cellules obliques mais différent par les dimensions des cellules hypothalliennes.
- L'organisation anatomique des branches résulte du même type de fonctionnement morphogénétique qui se traduit par un empilement de dômes arqués à première vue très similaires d'une espèce à l'autre et qui entraîne en conséquence une striation plus ou moins marquée en surface.
- Le cortex connaît dans les deux cas un développement progressif de l'apex vers la base des branches.
- Les conceptacles, assez peu fréquents, sont toujours unipores et tétrasporophytes et gamétophytes sont représentés en proportions égales.

Ces résultats font ressortir l'importance phylogénétique et systématique des croûtes basales qui résument à elles seules les caractères génériques fondamentaux. Dans de nombreux cas, elles ne sont pas récoltées ni connues et notre compréhension des espèces demeure alors partielle.

Enfin, il est important de souligner que la clarification que nous venons d'exposer se base pour une grande part sur une solide comparaison avec les caractères d'échantillons types. De telles investigations sont à l'heure actuelle considérablement facilitées par le vaste travail de recensement des collections anciennes (Woelkerling, 1993 ; Woelkerling & Lamy, 1998) entrepris et mené à bien depuis quelques années et dont les conséquences seront de plus en plus nombreuses.

La séparation des deux taxons accentue le problème de leurs distributions géographiques qui paraissent disjointes. *T. trochanter* serait largement distribué en Méditerranée orientale jusqu'aux côtes est de l'Italie, mais également présent en Atlantique. *T. ramosissimum* est actuellement connu avec certitude sur les côtes ouest de la Corse et celles de l'Afrique du Nord. Sa distribution s'inscrit donc à l'intérieur de celle de *T. trochanter*. Un réexamen des récoltes recensées dans les compilations récentes devrait, sur la base des critères proposés ici, apporter de nouvelles précisions, mais ne changerait pas considérablement les données biogéographiques. Dans ce contexte *T. trochanter* et plus particulièrement *T. ramosissimum*, apparaissent comme des espèces concrétionnantes fragiles dont il convient de recommander la protection.

Remerciements

Ces résultats ont été obtenus grâce à des aides nombreuses et diverses. Ils s'appuient d'abord sur le prêt ou le don de nombreuses collections (J. Feldmann, G. Giaccone, G. Giraud, H. Huvé, L. Kashta, J. Lambinon, H. Mahyoub, M. Verlaque). Le lectotype de *Lithophyllum cristatum* f. *ramosissima* nous a été prêté par le Dr. S. Saastad du Muséum de Trondheim (TRH). Le Dr. B. de Reviers nous a offert l'accès aux collections du Muséum National

d'Histoire Naturelle (PC) tant celles de l'herbier général que de l'herbier Thuret et du type de *Nullipora trochanter*. Nous en sommes à tous très reconnaissants. A Roscoff, nous avons bénéficié de l'aide de J. Sourimant pour l'obtention et le tirage de vues au microscope électronique à balayage, de J. Orillon et H. Ronné pour les macrophotos. Enfin, ce travail a été encouragé à l'Université de Trieste par l'octroi d'une subvention de voyage pour un séjour à Roscoff.

Références

- Adey W.H. & Adey P. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Isles. *British Phycological Journal*, **8**: 343-407.
- Athanasiadis A. 1987. A survey of the seaweeds of the Aegean Sea with taxonomic studies of species of the tribe Antithamnieae (Rhodophyta). Goterna : Kungälv. 174 pp.
- Athanasiadis A. 1989. North Aegean marine algae. III Structure and development of the encrusting coralline *Titanoderma cystoseirae* (Rhodophyta, Lithophylloideae). *Nordic Journal of Botany*, **9**: 435-441.
- Babbini L. & Bressan G. 1997. Recensement des Corallinacées de la Mer Méditerranée et considérations phytogéographiques. *Bibliotheca phycologica*, **103**. Cramer: Berlin, Stuttgart. 421 pp.
- Bailey J.C. 1999. Phylogenetic positions of *Lithophyllum incrustans* and *Titanoderma pustulatum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on 18S rRNA gene sequence analyses, with a revised classification of the Lithophylloideae. *Phycologia*, **38**: 208-216.
- Benhissoune S., Boudouresque C.F., Perret-Boudouresque M. & Verlaque M. 2002. A checklist of the Seaweeds of the Mediterranean and Atlantic coasts of Morocco. III. Rhodophyceae (Excluding Ceramiales). *Botanica Marina*, **45**: 391-412.
- Bory de Saint-Vincent J.B. 1832. Notice sur les polypiers de la Grèce. In Bory de Saint-Vincent J.B. (éd.), *Expédition Scientifique de Morée* (Section des Sciences physiques), **3**: 204-209, pl. 54.
- Bressan G. 1974. Rodoficee calcaree dei mari Italiani. *Bolletino della Società Adriatica di Scienze*, **59**: 1-132.
- Cabioch J. 1970. Application des caractères morphogénétiques à la systématique des Corallinacées : le genre *Goniolithon*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **270**: 1447-1450.
- Cabioch J. 1971. Etude sur les Corallinacées. I. Caractères généraux de la cytologie. *Cahiers de Biologie Marine*, **12**: 121-186.
- Cabioch J. 1972. Etude sur les Corallinacées. II. La morphogénèse ; conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cahiers de Biologie Marine*, **13**: 137-288.
- Cabioch J. 1988. Morphogenesis and generic concepts in coralline algae - a reappraisal. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, **42**: 493-509.
- Cabioch J., Floc'h J.Y., Le Toquin A., Boudouresque C.F., Meinesz A. & Verlaque M. 1992. *Guide des Algues des Mers d'Europe*. Delachaux & Niestlé : Lausanne. 223 pp.
- Chamberlain Y.M. 1991. Historical and taxonomic studies in the genus *Titanoderma* (Rhodophyta, Corallinales) in the British

- Isles. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany Series)* **21**: 1-80.
- Foslie M. 1898.** Systematical survey of the Lithothamnia. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, **1898**: 1-7.
- Foslie M. 1900.** Revised systematical survey of the Melobesieae. *Det Kongelige Norske Selskabs Skrifter*, **1900**: 1-22.
- Foslie M. 1904.** Algologiske notiser. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, **1904**: 1-9.
- Foslie M. 1909.** Algologiske Notiser VI. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, **1909**: 1-63.
- Furnari G., Cormaci M. & Serio D. 1999.** Catalogue of the benthic marine macroalgae of the Italian coast of the Adriatic Sea. *Bocconea*, **12**: 5-214.
- Hamel G. & Lemoine M. 1953.** Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, **VII**: 15-136.
- Hauck F. 1885.** *Die Meeressalgen Deutschlands und Oesterreichs*. E. Kummer, Leipzig, 575 pp.
- Heydrich F. 1902.** Quelques nouvelles Mélobésiées du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle*, **8**: 473-476.
- Holmgren P.K., Holmgren N.H. & Barnett L.C. 1990.** Index Herbariorum. Pt I. The Herbaria of the World. Koeltz Scientific Books: Königstein. 693 pp. (*Regnum Vegetabile* vol. 120).
- Huvé H. 1963.** Données écologiques et biogéographiques relatives à quelques Mélobésiées méditerranéennes caractéristiques des niveaux superficiels de la roche littorale. *Rapport de la Commission internationale pour la Mer Méditerranée*, **27**: 147-159.
- Huvé P. 1957.** Contribution préliminaire à l'étude des peuplements superficiels des côtes rocheuses de Méditerranée orientale. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **21**: 50-65.
- Irvine L.M. & Chamberlain Y.M. 1994.** *Seaweeds of the British Isles*. Vol. 1: *Rhodophyta*. Part 2B: Corallinales, Hildenbrandiales. HMSO: London. 276 pp.
- Kützing F.T. 1869.** *Tabulae Phycologicae*. Vol. 19. Privately published, 36 pp., 100 pls.
- Lamarck J.B. 1801.** *Système des animaux sans vertèbres*. Deterville, Paris, 432 pp.
- Lamarck J.B. 1816.** *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. 1^{re} éd., vol. 2, Verdière, Paris, 568 pp.
- Philippi R.A. 1837.** Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. *Archiv für Naturgeschichte*, **3**: 387-393.
- Printz H. 1929.** M. Foslie: Contributions to a monograph of the Lithothamnia. *Det Kongelige Norske Videnskabers Selskab Museet*, Trondheim. 60 pp + 75 Pls.
- Raineri R. 1920.** Corallinaceae del Litorale Tripolitano. *Rendiconti dell'Accademia dei Lincei*, **29**: 282-318.
- Rothpletz A. 1891.** Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und der Corallineen. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **43**: 295-322.
- Seba A. 1758.** *Locupletissimi Rerum Naturalium Thesauri Accurata Descriptio*, vol. 3, Jansson-Wessberg, Amsterdam.
- Woelkerling W.J. 1983.** A taxonomic reassessment of *Lithothamnium* Philippi (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of R. A. Philippi's original collections. *British Phycological Journal*, **18**: 165-197.
- Woelkerling W.J. 1984.** *Foslie and the Corallinaceae: an analysis and indexes*. Vaduz, J. Cramer, 142 pp. (Note: *Bibliotheca phycologica*) **69**.
- Woelkerling W.J. 1988.** *The coralline red algae: An analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae*. British Museum (Natural History)/Oxford University Press. 268 pp.
- Woelkerling W.J. 1993.** Type collections of Corallinales (Rhodophyta) in the Foslie herbarium (TRH). *Gunneria*, **67**: 1-289.
- Woelkerling W.J., Chamberlain Y.M. & Silva P.C. 1985.** A taxonomic and nomenclatural reassessment of *Tenarea*, *Titanoderma* and *Dermatolithon* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on studies of type and other critical specimens. *Phycologia*, **24**: 317-337.
- Woelkerling W.J. & Lamy D. 1998.** *Non-geniculate Coralline Red Algae and the Paris Museum: Systematics and Scientific History*. Publications Scientifiques du Muséum/A.D.A.C., Paris, 767 pp.